

RÔLES DES GOURMANDS DANS LA RÉSILIENCE DES CHÊNES PÉDONCULÉS DÉPÉRISSANTS

CHRISTOPHE DRÉNOU – MARINE BOUVIER – JEAN LEMAIRE

Les chênes pédonculés seront-ils capables de surmonter les stress hydriques provoqués par les sécheresses attendues dans les années à venir ? C'est la question sur laquelle se penche l'IDF dans cette étude, mettant en avant que, selon les types de gourmands qu'il développe, un chêne sera mieux à même ou non de surmonter ces stress.

En France, les chênes ont subi de nombreuses vagues successives de dépérissement. Les plus citées correspondent aux années 1920, 1940, 1976, 1989 à 1991 et 2003 à 2005^{11, 20, 30}. Avec les changements climatiques annoncés, les inquiétudes portent surtout sur le chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) qui montre une moindre résistance à la sécheresse que le chêne sessile (*Quercus petraea* [MATTUS.] LIEBL.)^{1, 5}. L'enjeu est économique car la France est le premier pays producteur de chênes en Europe avec 30 à 40 % de la superficie européenne en pédonculé et sessile²¹.

Lorsqu'un arbre sain subit un dépérissement, il s'écarte de la norme et exprime des symptômes qui peuvent être observés à différents niveaux : morphologiques, anatomiques, physiologiques, biochimiques... Parmi ces symptômes, comment doit être interprétée l'apparition de gourmands en retrait des branches mortes ?

Un gourmand est une pousse qui apparaît sur le tronc ou une branche à partir d'un

bourgeon resté en latence. Chez le chêne, les bourgeons latents à l'origine des gourmands sont tous de nature proventive^{16,9}. À l'origine, « gourmand » est un terme d'arboriculture fruitière servant à désigner une pousse infertile dont le développement « épuise » les branches à fruits. Ce terme a donc dès le départ une connotation négative. Même appréciation de la part des forestiers puisque la grande majorité des défauts du bois dépréciant la qualité des grumes sont attribués aux gourmands. Pour le biologiste, un gourmand est tantôt une « pousse d'agonie »^{15,8}, tantôt une « structure de secours »^{13,17,25}.

L'objectif de l'étude est de mieux comprendre les rôles joués par les gourmands dans la réaction des chênes pédonculés après un dépérissement.

Les travaux présentés ont été réalisés dans le cadre d'un projet français intitulé « Les chênaies atlantiques face aux changements climatiques : comprendre et agir »^{23,3,14}. Ce projet concerne toutes les régions situées sur la façade atlantique française, depuis la Normandie jusqu'en Midi-Pyrénées.

LES PEUPELEMENTS ET LES ARBRES ÉTUDIÉS

Nous avons choisi d'analyser des chênes pédonculés soumis à des conditions climatiques difficiles. En France, la zone atlantique comprise dans le triangle Angers-Tours-Poitiers et ses bordures, avec un P-ETP moyen inférieur à 250 mm (différence entre les précipitations annuelles et l'évapotranspiration) et une température maximale moyenne entre juin et août supérieure ou égale à 24 °C (normale clima-

tique trentenaire 1961-1990), répondait à cette exigence.

Dans un premier temps, toutes les forêts privées de chênes réparties sur un maillage systématique de 2 km de côté ont été inventoriées, visitées et sélectionnées lorsqu'elles répondaient aux critères suivants : aucune éclaircie depuis 2003 (afin de limiter la présence de gourmands due à une forte exposition lumineuse), hauteur dominante supérieure à 16 mètres (stations favorables au chêne), dominance de chênes sessiles et pédonculés en futaies issues de régénération naturelle ou d'anciens taillis sous futaies. Trente-six placettes ont finalement été retenues : deux dans la Sarthe, cinq en Maine-et-Loire, deux dans les Deux-Sèvres et vingt-sept dans la Vienne. Les surfaces terrières totales, comprises entre 15 et 55 m²/ha étaient globalement très élevées (moyenne supérieure à 25 m²/ha).

Les arbres choisis correspondaient aux dix premiers chênes pédonculés dominants ou codominants observés à partir du centre de chaque placette. En tout, 345 arbres ont été étudiés en 2010 en période défeuillée. Leur hauteur moyenne par placette variait de 16,29 à 29,39 mètres et leur diamètre était compris entre 16 et 85 cm. À noter que quatre chênes abattus dans la Sarthe lors d'une exploitation forestière ont permis de prélever dans le houppier une vingtaine de branches et autant de gourmands afin de réaliser des observations fines.

NATURE DES OBSERVATIONS

Du fait de leur apparition tardive, les gourmands conservent pendant longtemps (15 ans environ) une écorce d'as-

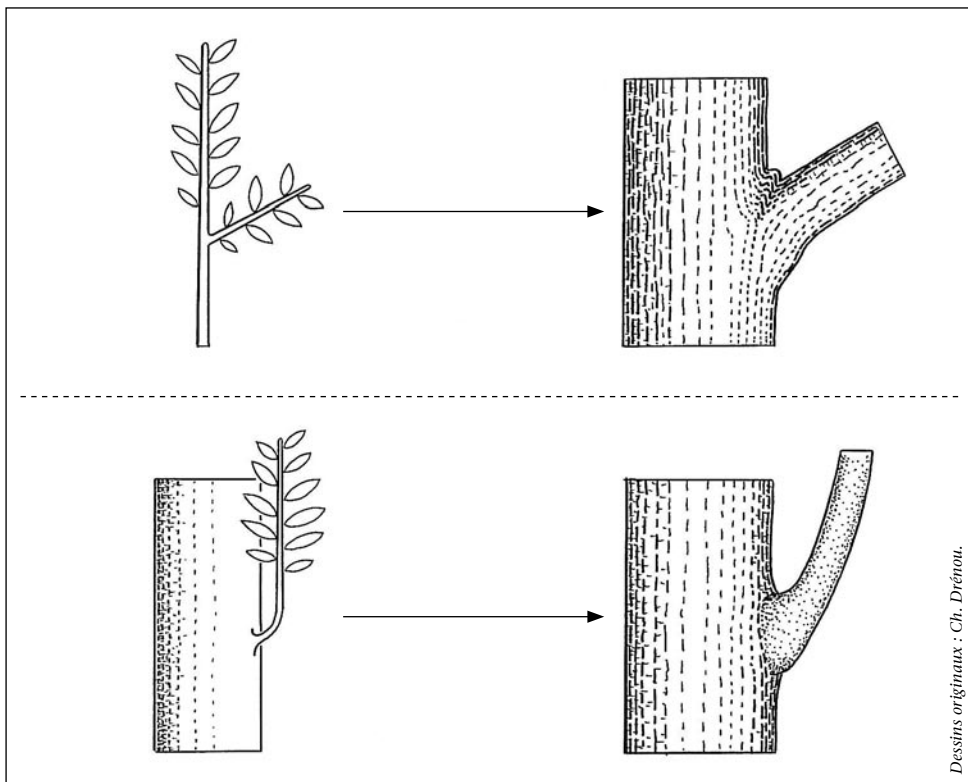


Figure 1 – Distinction morphologique entre la dynamique de mise en place d'une branche (schémas du haut) et celui d'un gourmand (schémas du bas).

pect plus jeune que celle de leur structure porteuse et se différencient ainsi des branches. Par ailleurs, à l'aisselle d'une branche, on discerne une ride d'écorce plissée, et sous la branche se différencie une faible déformation appelée « col » de la branche. Les gourmands, eux, sont reconnaissables par l'empatement caractéristique qu'ils forment à leur base et qui révèle une insertion superficielle et fragile (figure 1).

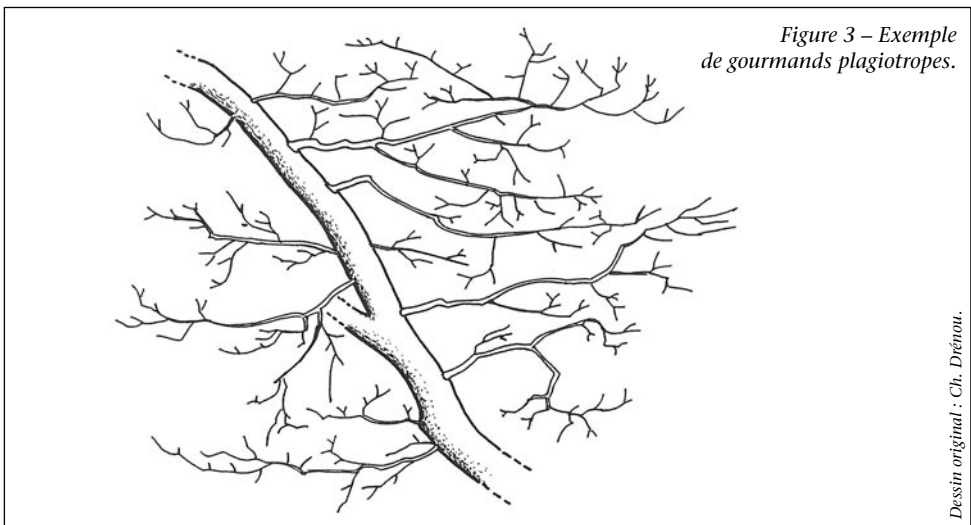
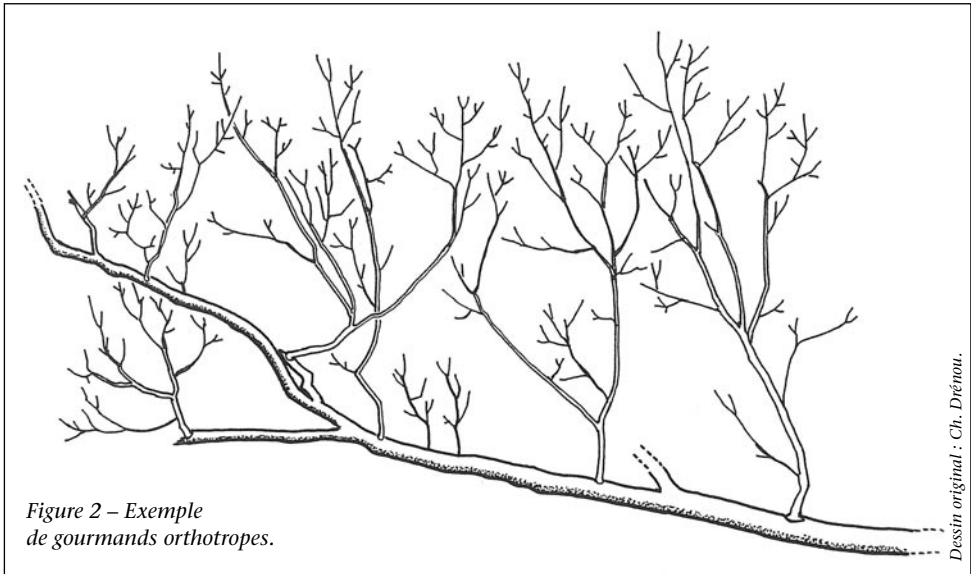
La direction générale de croissance des gourmands permet de distinguer trois ty-

pes de gourmands. Notons que la direction de croissance des gourmands est indépendante de celle de l'axe qui les porte.

Les gourmands orthotropes (du grec « *orthos* » : droit et de « *tropos* » : direction) ont une direction de croissance verticale et reproduisent l'architecture de jeunes chênes (figure 2). Il y a à leur niveau réapparition de caractères juvéniles : polycyclisme (plusieurs pousses au cours de la même saison), absence de floraison, forte croissance en longueur et en épaisseur, feuilles larges...

Les gourmands plagiotropes (du grec « *plagios* » : oblique) ont une direction de croissance horizontale à oblique et reproduisent l'architecture de jeunes branches (figure 3). On y retrouve également des caractères juvéniles, notamment un feuillage souvent marcescent.

Les gourmands agéotropes (du grec « *a* » : sans, « *géo* » : terre et « *tropos* » : direction) sont sans direction de croissance privilégiée et peuvent même pousser « la tête en bas » (figure 4). Ils présentent des caractères morphologiques de vieillesse : axes grêles, de petites dimensions (hauteur



inférieure à 30 cm), à ramification appauvrie, sans polycyclisme et à floraison précoce possible (dès la troisième année). Contrairement aux gourmands orthotropes et plagiotropes dont la durée de vie est illimitée, les gourmands agéotropes dépassent rarement cinq années d'existence. Ils meurent et se renouvellent aux mêmes points d'insertion, ce qui finit par engendrer des bouquets de pousses agéotropes caractéristiques.

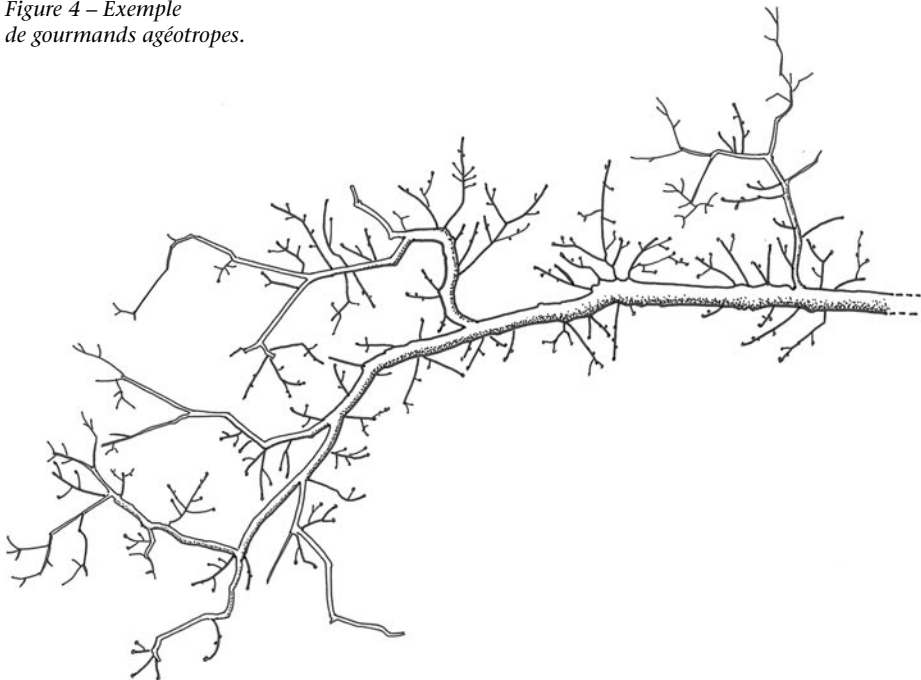
Selon la nature des gourmands observés et la présence de branches sommitales mortes de plus de 3 cm de diamètre, les chênes ont été classés selon cinq morphotypes :

- le type I : absence de gourmands dans le houppier fonctionnel (exposé à la

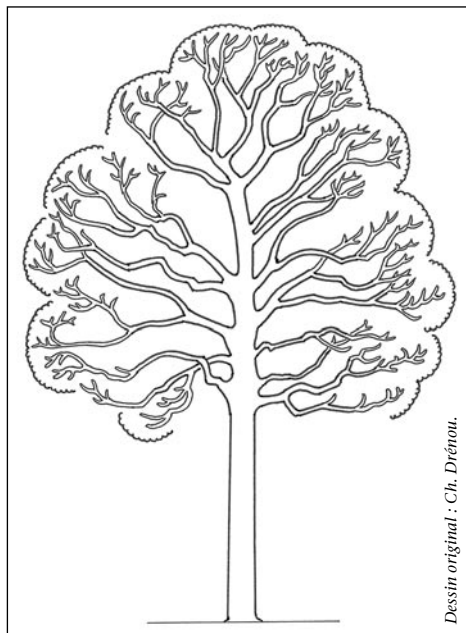
lumière), taux de branches sommitales mortes inférieur à 25 % (figure 5) ;

- le type II : présence de gourmands orthotropes vivants dans le houppier fonctionnel, taux de branches sommitales mortes supérieur à 25 % (figure 6) ;
- le type III : absence de gourmands dans le houppier fonctionnel, mais présence de gourmands plagiotropes en dessous formant un deuxième houppier emboîté sous le premier, taux de branches sommitales mortes supérieur à 25 % (figure 7) ;
- le type IV : présence de gourmands majoritairement agéotropes répartis de façon diffuse dans tout le houppier, taux de branches sommitales mortes supérieur à 25 % (figure 8) ;

Figure 4 – Exemple de gourmands agéotropes.

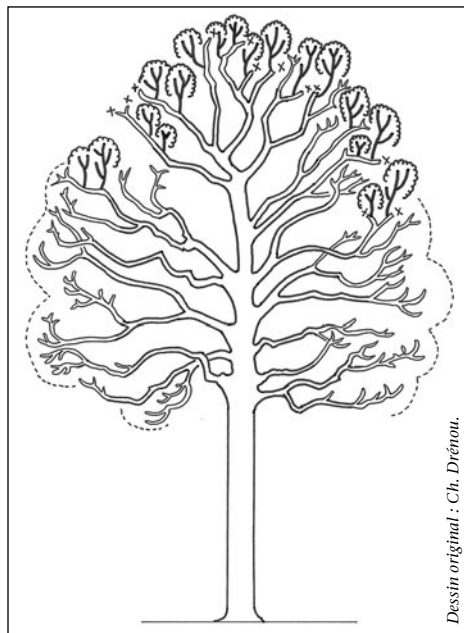


Dessin original : Ch. Drénou.



Dessin original : Ch. Drénou.

Figure 5 – Schéma d'un chêne pédonculé de type morphologique I.

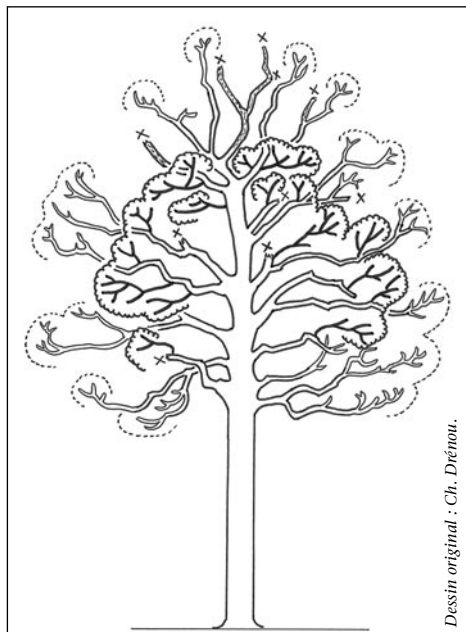


Dessin original : Ch. Drénou.

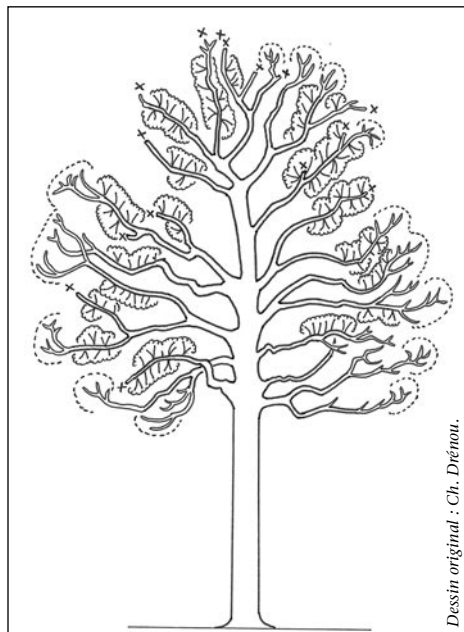
Figure 6 – Schéma d'un chêne pédonculé de type morphologique II (les gourmands orthotropes sont représentés en trait gras).

Figure 7 – Schéma d'un chêne pédonculé de type morphologique III (les gourmands plagiotropes sont représentés en trait gras).

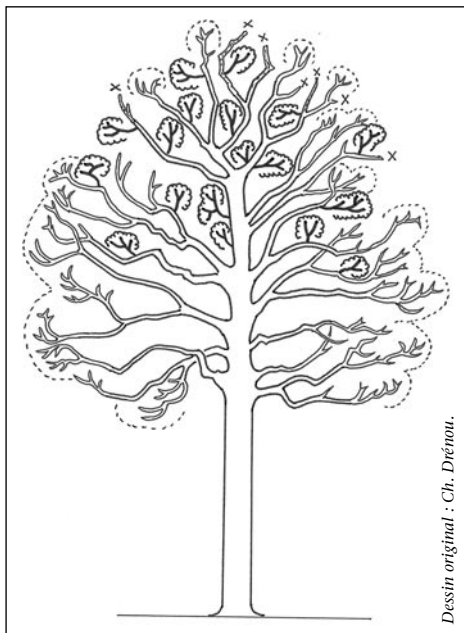
Figure 8 – Schéma d'un chêne pédonculé de type morphologique IV (noter les gourmands agéotropes le long des branches).



Dessin original : Ch. Drénou.



Dessin original : Ch. Drénou.



Dessin original : Ch. Drénou.

Figure 9 – Schéma d'un chêne pédonculé de type morphologique V (les gourmands sont représentés en trait gras).

- le type V : absence de gourmands orthotropes dans le houpier fonctionnel, présence des trois types de gourmands répartis de façon diffuse en dessous mais sans formation d'un deuxième houpier, taux de branches sommitales mortes supérieur à 25 % (figure 9).

ÉTUDE DE LA CROISSANCE RADIALE DES CHÊNES PORTANT DES GOURMANDS ORTHOTROPES (TYPE II) ET DES CHÊNES COUVERTS DE GOURMANDS AGÉOTROPES (TYPE IV)

La distribution des 345 chênes de notre étude selon la classification précédente a donné les résultats suivants : 56 types I, 134 types II, 17 types III, 53 types IV, 70 types V et 15 arbres morts.

Étant donnée notre problématique, nous avons cherché à caractériser la croissance radiale de chacun des cinq morphotypes, et en particulier celle des types II, III et IV, car ils portent respectivement des gourmands orthotropes, plagiotropes et agéotropes. Cependant, seuls les types II et IV ont été retenus. Le type I ne s'est pas rencontré sur un nombre suffisant de peuplements, l'effectif du type III était trop faible, enfin, nous avons jugé le type V trop hétérogène pour poursuivre nos investigations.

Afin de minimiser les effets des conditions stationnelles (fertilité, sylviculture...) sur la croissance radiale, nous avons choisi d'utiliser la méthode des couples. Parmi les 36 peuplements initiaux, 19 comprenant au moins un arbre de type II et un autre de type IV ont été sélectionnés afin de constituer 19 couples. Par couple, le nombre d'arbres appartenant à un type (II ou IV) variait de 1 à 7. Au total, 48 types II et 42 types IV répartis entre les 19 couples ont été retenus. Tous les arbres ont été choisis dans la strate dominante et dans la même classe d'âges (80 à 100 ans selon les couples).

L'analyse des cernes s'est faite sur des carottes de bois extraites des troncs à l'aide d'une tarière de Pressler équipée d'une chignole motorisée. Les carottages ont été effectués au-dessus des contreforts de façon à réduire l'impact économique de l'opération, et la direction de prélèvement a été fixée parallèlement aux courbes de niveau afin d'éviter la présence de bois de tension. Chaque carotte a été collée sur une baguette de bois pour maintenir sa rectitude lors du séchage, les vaisseaux conducteurs orientés perpendiculairement à la baguette. Après ponçage progressif des

carottes, celles-ci ont été lues (mesures séparées du bois initial et final dans chaque cerne) sur une plateforme de mesure comprenant un banc manuel (Lintab®), un stéréomicroscope (Leica®) et un ordinateur équipé du logiciel TSAPWIN®.

Une vérification du bon synchronisme des profils de croissance par la méthode d'interdatation a été réalisée²⁰. Cette méthode identifie des années caractéristiques de croissance qui sont généralement particulières au niveau climatique. Elles correspondent aux années pour lesquelles au moins 70 % des arbres présentent une même tendance de croissance, à savoir : cerne de l'année n au moins 10 % plus large que celui de l'année $n-1$ (tendance positive) ou cerne n au moins 10 % plus fin que le cerne $n-1$ (tendance négative). Ainsi, les années caractéristiques permettent de vérifier que la date attribuée à chaque cerne correspond bien à la date réelle de son élaboration. Les différentes étapes de l'interdatation ont été effectuées à l'aide de fonctions établies avec le logiciel de statistique R.

Les résultats sont présentés en largeurs de cernes au centième de millimètres. La con-

version en surfaces de cernes est souvent recommandée afin de réduire l'effet de l'âge des arbres sur la croissance radiale⁴. Ce choix n'a pas été retenu pour deux raisons. La première est liée au manque de précision des mesures de circonférence des troncs sur le terrain (écorces recouvertes de mousses, de lierres ; sections rarement circulaires). La deuxième concerne l'âge des arbres étudiés, en particulier l'équivalence des classes d'âges entre les types II et les types IV de chaque couple. Seuls quatre couples présentaient des arbres de type IV plus vieux que les arbres de type II, mais leur retrait de l'analyse statistique n'a rien changé à la valeur significative des résultats obtenus.

Les traitements statistiques des largeurs de cernes sur les dix-neuf répétitions (couples) afin de comparer les chênes du type II et ceux du type IV ont été réalisés à partir d'analyse de variance à un facteur (ANOVA) au seuil de 5 %.

La méthode d'interdatation a permis d'identifier treize années caractéristiques sur la période 1973-2009 : huit à tendance de croissance négative et cinq à tendance positive (tableau 1).

Tableau 1 – Récapitulatif des années caractéristiques, des valeurs de l'ERC (Écart Relatif de Croissance) et du pourcentage d'arbres carottés concernés (effectif total = 90).

Années	1974	1976	1977	1981	1982	1983	1988	1989	1990	1996	2004	2007	2009
Tendances de croissance	-	-	+	-	+	+	+	-	-	-	-	+	-
ERC (%)	-25,99	-22,28	74,53	-20,41	53,14	44,41	39,94	-32,73	-15,40	-20,07	-23,02	74,44	-17,85
% effectif	78,30	75,47	74,53	74,53	72,64	77,36	74,52	86,79	72,64	73,58	76,41	89,62	70,75

$ERC = 100 \times [(L_n - L_{n-1}) / L_{n-1}]$ avec L_n : largeur de cerne à l'année n et L_{n-1} : largeur de cerne à l'année $n-1$.

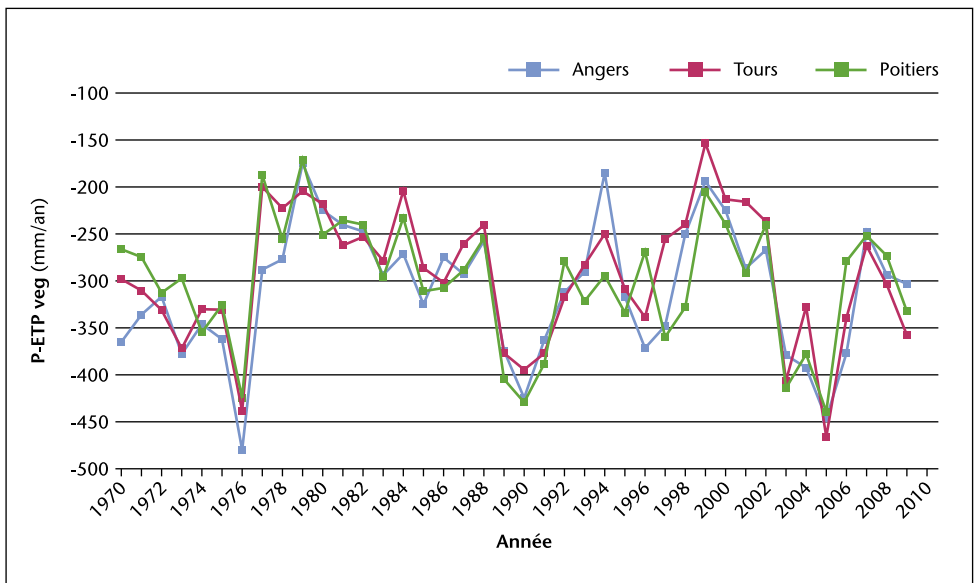
En examinant les valeurs moyennes du P-ETP (différence entre les précipitations et l'évapotranspiration d'avril à octobre inclus) des stations météorologiques de Poitiers, Angers et Tours (triangle comprenant les dix-neuf couples de l'étude), on constate trois faits. Tout d'abord, les trois périodes apparaissant particulièrement défavorables en termes de P-ETP, à savoir 1976, 1989-1990 et 2004-2005 (souvent citées dans la littérature), sont associées à une diminution de la largeur des cernes. D'autre part, trois autres années à tendance de croissance négative (1974, 1996 et 2009) correspondent à une valeur du P-ETP proche de -325 mm, seuil critique pour le chêne pédonculé²². Enfin, seule l'année 1981 présente une croissance radiale en diminution alors que la valeur du P-ETP est élevée. Ce dernier résultat sou-

ligne l'importance des autres facteurs sur l'état sanitaire des chênes (engorgement en eau des sols, chenilles défoliatrices...) (figure 10).

Considérant que les années à forte tendance de croissance négative (ERC < -20 %) sont potentiellement les années d'origine des dépérissements des arbres, nous avons cherché à comparer le comportement des chênes de type II avec celui des chênes de type IV pour chaque période de temps comprise entre ces années critiques, soit cinq intervalles : 1977-1980, 1982-1988, 1990-1995, 1997-2003 et 2005-2009 (la période entre 1974 et 1976 a été jugée trop réduite pour être prise en compte).

Deux phases successives apparaissent visuellement. Avant 1989, les arbres du

Figure 10 – Valeurs de P-ETP (moyenne annuelle de avril à octobre inclus) depuis 1970 pour les stations météorologiques de Angers, Tours et Poitiers.



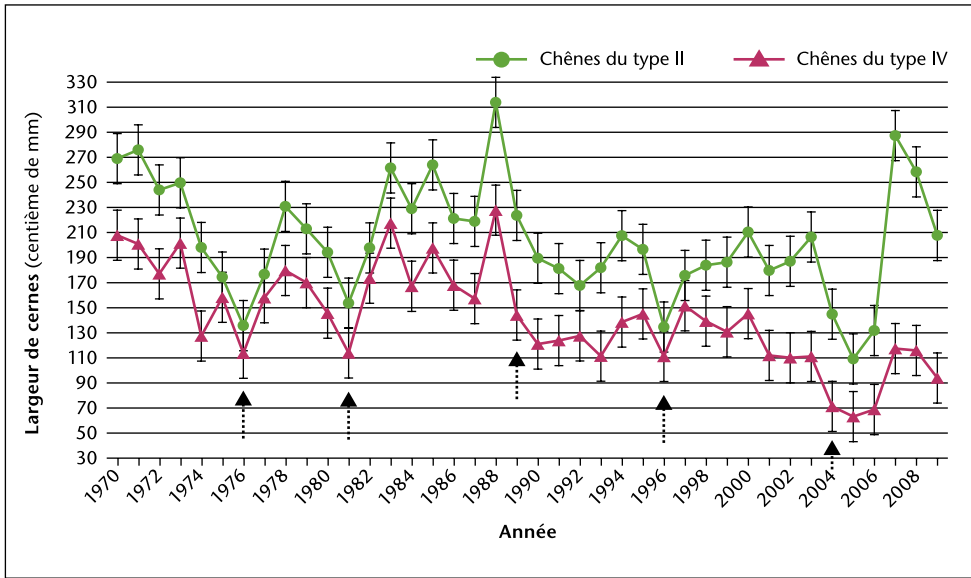


Figure 11 – Évolution de la largeur moyenne des cernes entre 1970 et 2009 pour les chênes du type II (courbe verte) et ceux du type IV (courbe rose). Les barres verticales représentent les écarts-types. Les années critiques de croissance sont marquées par les flèches en pointillés.

type II et ceux du type IV ont un comportement identique : la largeur des cernes diminue au cours d'une année critique, augmente les années suivantes puis rechute à l'année critique suivante. Après 1989, les chênes du type II continuent à récupérer entre deux années critiques, alors que les individus du type IV ont de plus en plus de difficultés à se rétablir après une baisse de la croissance radiale (figure 11).

Cette tendance est confirmée par l'analyse de la largeur moyenne des cernes sur chacune des périodes étudiées (en excluant les valeurs des années critiques). Chez les chênes de type II, cette moyenne est presque constante entre 1977 et 2009 et oscille autour de 2 mm. Elle est au con-

traire fortement décroissante pour les arbres de type IV : elle passe de 1,7 mm (période 1977-1980) à 0,9 mm (période 2005-2009), soit une perte de 43,3 %. Les ANOVA réalisées sur les dix-neuf couples démontrent que cette différence est significative entre 1997 et 2003, et très significative entre 2005 et 2009.

DISCUSSION

Les gourmands agéotropes, marqueurs d'un dépérissement irréversible ?

Un chêne de type IV, couvert de gourmands agéotropes, ne parvient pas à récupérer sa croissance radiale initiale. Ce dépérissement est-il irréversible et conduira-t-il l'arbre vers la mort ? Bien que concernant

d'autres espèces, la littérature est à ce sujet peu optimiste :

- sur les poiriers on trouve des axes très grêles similaires aux gourmands agéotropes de notre étude, et désignés par le terme de « brindilles ». Si on supprime le bourgeon terminal d'une brindille, on ne provoque pas, comme on s'y attendrait, la croissance des bourgeons sous-jacents. Au contraire, la brindille finit par se dessécher et mourir⁶ ;
- KOZLOWSKI¹⁹ montre que la possibilité de transformation d'un rameau court en rameau long à la suite d'un stress diminue fortement avec l'âge de l'arbre ;
- plus un arbre est âgé, plus son architecture a tendance à inclure des gourmands agéotropes apparaissant spontanément sur le pourtour du houppier, mais plus il est difficile de provoquer l'apparition de gourmands orthotropes nécessaires à la résilience, même après de fortes opérations de taille^{12, 24} ;
- chez les hêtres dominés du sous-étage, à très faible croissance en hauteur et en épaisseur, la relance du développement dépend de deux conditions. La première est la production d'un nombre suffisant de gourmands sur le tronc. La deuxième est l'apparition de gourmands de grandes tailles (hauteur supérieure à 50 cm). Si les gourmands, même nombreux, sont peu vigoureux, ils parviennent à synthétiser la quantité de sucres nécessaire à leur pérennité, à la formation de nouveaux petits gourmands et au renouvellement des racines fines, mais sont dans l'incapacité de restaurer la croissance cambiale⁷.

Les gourmands orthotropes, marqueurs de résilience ?

L'apparition de gourmands peut avoir plusieurs origines : sécheresse, manque de

lumière ou au contraire forte exposition lumineuse (éclaircies brutales), bris de branches, pathogènes, etc. Lorsque l'arbre émet des gourmands orthotropes, le retour à une croissance radiale normale, mais aussi à un niveau de réserves satisfaisant est possible. Cela a été montré sur plusieurs essences ornementales², les chênes têtards²⁶ et le hêtre⁷. Cette résilience implique la restauration d'une circulation hydrique efficace, et de ce point de vue, les gourmands jouent de nombreux rôles.

Quand la masse foliaire d'un houppier est brutalement amputée à la suite d'un traumatisme (tempête, défoliation, taille...), la transpiration diminue fortement et par conséquent, le moteur de la circulation hydrique ralentit. L'apparition de gourmands permet de réactiver la pompe¹⁰.

Les gourmands ont le même rôle chez les arbres dominés. Privés de lumière, leur houppier est trop réduit pour maintenir les flux de sève dans un tronc devenu par ailleurs trop grêle^{24, 8}.

En peuplement à forte densité, parce que les troncs sont particulièrement longs et que les couches d'aubier sont excessivement fines, il y a augmentation de la résistance hydraulique des tissus conducteurs¹⁸. Cette résistance peut être amenuee, notamment après une éclaircie, soit en réduisant la distance entre les feuilles et les racines (descente de cime), soit en augmentant le diamètre du tronc par formation de cernes plus larges grâce au développement des gourmands^{27, 24}.

En période de forte sécheresse, lorsque la pression de la sève devient inférieure à la tension de la vapeur, il y a rupture des colonnes d'eau et embolies²⁹. Une fois en-

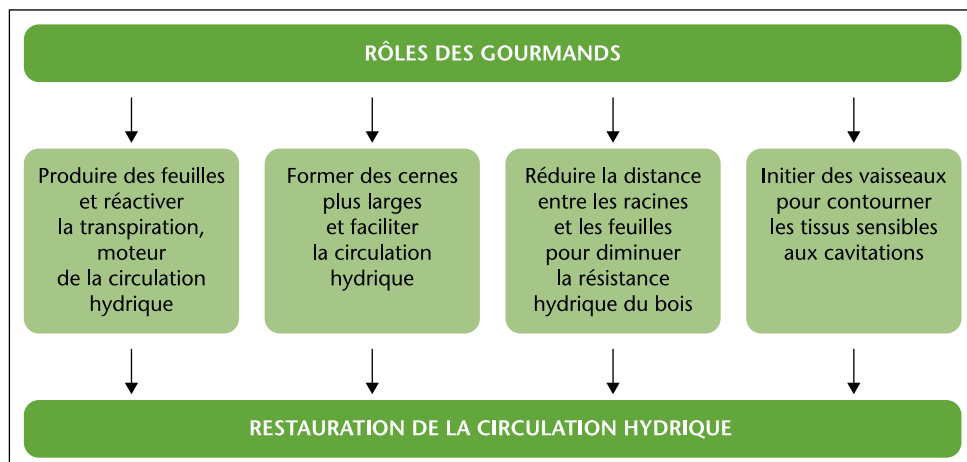


Tableau 2 – Rôles des gourmands vis-à-vis de la circulation hydrique.

core, les gourmands jouent un rôle en initiant de nouveaux vaisseaux conducteurs pour contourner les tissus sensibles aux embolies estivales^{28, 27, 10} (tableau 2).

CONCLUSION : UN AUTRE REGARD SUR LES CHÊNES

Il convient de ne pas confondre les symptômes liés au dépérissement (appauvrissement de la ramification, mortalité...) et ceux résultant des mécanismes de défense de l'arbre (recouvrement des plaies, apparition de gourmands). Les premiers reflètent des dégradations physiologiques, les seconds révèlent des mécanismes de réparation. Selon la nature du stress et l'état sanitaire initial de l'arbre, celui-ci semble pouvoir s'orienter vers différentes voies.

Lorsqu'il y a émission de gourmands orthotropes, un retour à l'état sain après une phase de rétablissement physiologique

et morphologique apparaît possible. On pourrait alors parler de résilience.

Lorsque l'arbre se trouve bloqué dans une situation de croissance ralentie et qu'il ne produit plus qu'une succession de gourmands agéotropes, le dépérissement risque fort d'être irréversible¹⁴.

Ce travail mérite d'être poursuivi selon trois directions :

- étudier les relations existantes entre la capacité de stockage en amidon des chênes pédonculés et la population de gourmands présents dans le houppier ;
- étendre à d'autres essences proches (chênes sessiles et pubescents par exemple) ou lointaines (résineux) ce type d'analyse ;
- proposer à terme une méthode de diagnostic visuel de l'état de santé des chênes pédonculés qui permettrait un pronostic sur les dynamiques de réactions des arbres après un dépérissement, ce qui intéresse les forestiers, notamment au cours des opérations de martelage. ■

BIBLIOGRAPHIE

- ¹ BECKER M., LEVY G. [1983]. Le dépérissement du chêne, les causes écologiques. Exemple de la forêt de Tronçais et premières conclusions. *Revue Forestière Française* 35(5) : 341-356.
- ² BORY G., HEBERT G., CLAIR-MACZULAJTYS D. [1997]. *L'arbre et les opérations de taille*. In : RIVIÈRE L.-M. éd. *La plante dans la ville*, colloque du 5-7 nov. 1996, Angers, Inra édit. : 207-218.
- ³ BOUVIER M. [2010]. *Mise en place d'un protocole de pronostic visuel de la capacité de réaction au dépérissement du chêne pédonculé* (*Quercus robur L.*). Mémoire de fin d'études, Enita de Bordeaux, 40 p. + annexes.
- ⁴ BRÉDA N. [1998]. *Analyse rétrospective de la croissance radiale des chênes de la forêt domaniale de la Hart (Haut Rhin)*. Rapport scientifique convention ONF/INRA, 47 p.
- ⁵ BRÉDA N., GRANIER A., AUSSÉNAC G. [2004]. La sécheresse de 2003 dans le contexte climatique des 54 dernières années : analyse écophysiological et influence sur les arbres forestiers. *Revue Forestière Française* 56(2) : 109-131.
- ⁶ CHAMPAGNAT P. [1965]. Physiologie de la croissance et de l'inhibition des bourgeons : dominance apicale et phénomènes analogues. *Encyclopedia of Plant Physiology* 15(1) : 1106-1164.
- ⁷ CHANSON B., NICOLINI E. [2001]. *Les relations entre la croissance primaire et la croissance secondaire : antagonisme ou complémentarité des méristèmes dans la plan d'organisation des arbres ?* In : *L'arbre 2000/ The tree*. Actes du 4^e colloque international sur l'arbre, du 20-25 août 2000 - Montréal, sous la direction de Michel Labrecque, Isabelle Quentin éditeur : 71-79.
- ⁸ COLIN F. ROBERT N., DRUELLE J.-L., FONTAINE F. [2008]. Initial spacing has little influence on transient epicormic shoots in a 20-year-old sessile oak plantation. *Annals of Forest Science* 65(5) : 508-518.
- ⁹ COLIN F., FONTAINE F., VERGER S., FRANÇOIS D. [2010]. Gourmands et autres épícormiques du chêne sessile. Mise en place sur les troncs, dynamique et contrôle sylvicole. *Rendez-vous techniques de l'ONF*, hors-série n°5 « Sylviculture des chênaies dans les forêts publiques françaises » : 45-55.
- ¹⁰ CRUIZIAT P., COCHARD H., AMÉGLIO T. [2002]. Hydraulic architecture of trees : main concepts and results. *Annals of Forest Science* 59 : 723-752.
- ¹¹ DELATOUR C. [1983]. Les dépérissements de chênes en Europe. *Revue Forestière Française* 35(4) : 265-282.
- ¹² DRÉNOU C. [1994]. *Approche architecturale de la sénescence des arbres. Le cas de quelques angiospermes tempérées et tropicales*. Montpellier, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier II, 261 p. (Thèse de doctorat).
- ¹³ DRÉNOU C. [2009]. *Face aux arbres, apprendre à les observer pour les comprendre*. Ulmer, Paris, 156 p.
- ¹⁴ DRÉNOU C., BOUVIER M., LEMAIRE J. [2011]. La méthode de diagnostic ARCHI, application aux chênes pédonculés dépérissants. *Forêt-entreprise* 200 : 4-15.
- ¹⁵ EVANS J. [1983]. Le contrôle des gourmands. État actuel des recherches en Grande-Bretagne. *Revue Forestière Française* 35(5) : 369-375.
- ¹⁶ FONTAINE F., JARRET P., DRUELLE J.-L. [2002]. Étude et suivi des bourgeons épícormiques à l'origine des gourmands chez le chêne sessile. *Revue Forestière Française* 54(4) : 337-356.
- ¹⁷ HEURET P., NICOLINI E., EDELIN C., ROGGY J.-C. [2003]. Approche architecturale pour l'étude des arbres de forêt tropicale humide guyanaise. *Revue Forestière Française* 55(num. spé.) : 158-178.
- ¹⁸ KAZARJAN V.-O. [1969]. *Le vieillissement des plantes supérieures*. Ed. Navka, Moscou. Tra-

- duction française Riedacker A., CNRF, Nancy, 194 p.
- ¹⁹ KOZLOWSKI T.T. [1971]. *Growth and development in trees*. New-York, London : Academic Press, vol. 1 : *Seed germination, ontogeny, and shoot growth*, 443 p. ; vol. 2 : *Cambial growth, root growth, and reproductive growth*, 514 p.
- ²⁰ LEBOURGEOIS F. [2006]. Sensibilité au climat des chênes sessile et pédonculé dans le réseau renecofor. Comparaison avec les hêtraies. *Revue Forestière Française* 58(1) : 29-44.
- ²¹ LEMAIRE J. [2010]. *Le chêne autrement. Produire du chêne de qualité en moins de 100 ans en futaie régulière*. Guide technique, CNPF/IDF éd., Paris, 176 p.
- ²² LEMAIRE J. [2011]. L'autécologie du chêne pédonculé est mieux cernée. *Forêt-entreprise* 201: 5-12.
- ²³ LEMAIRE J., MARÉCHAL N. [2011]. Les chênaies atlantiques face aux changements climatiques : comprendre et agir. *Forêt-entreprise* 198 : 48-50.
- ²⁴ NICOLINI E. [1997]. *Approche morphologique du développement du hêtre Fagus sylvatica L.* Montpellier, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier II, 185 p. (Thèse de Doctorat).
- ²⁵ NICOLINI E., CARAGLIO Y., PELISSIER R., LEROY C., ROGGY J.-C. [2003]. Epicormic branches, a growth indicator for a tropical forest tree, *Dicorynia guianensis* AMSHOFF (*Caesalpinaceae*). *Annals of Botany* 92(1) : 97-105.
- ²⁶ RENAUDIN S. [1996]. *Les émondés de Haute-Bretagne : Étude dendrologique du chêne et perspectives archéologiques*. DEA, Université de Nantes, 86 p.
- ²⁷ SACHS T., NOVOPANSKY A., COHEN D. [1993]. Plants as competing populations of redundant organs. *Plant. Cell. Envir.* 16 : 765-770.
- ²⁸ TISON A. [1905]. Remarques sur la chute des bourgeons terminaux de certains arbres. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, ser. 5, 9. : 164-180.
- ²⁹ TYREE M.T., COCHARD H. [1996]. Summer and winter embolism in oak : impact on water relations. *Annales des Sciences forestières* 53 : 173-180.
- ³⁰ VINCKE C. [2003]. *Approche écophysio-logique des flux d'eau au sein d'une chênaie pédonculé déperissant sur sol à régime hydrique alternatif*. Thèse de doctorat, Université Catholique de Louvain, 367 p.

Le projet « Les chênaies Atlantiques face aux changements climatiques : comprendre et agir » bénéficie de financements de l'Europe, de l'État ainsi que des Régions : Normandie, Bretagne, Pays de la Loire, Île de France-Centre, Poitou-Charentes, Aquitaine et Midi-Pyrénées. Nous tenons à remercier : Bruno Jacquet (CRPF Centre) ; Yves Lacouture (CETEF Charente) ; Arnaud Guyon, Marc Mounier et Jean-Marc Demené (CRPF Poitou-Charentes) ; Maël Soleau ; Christian Weben (CRPF Pays de La Loire) ; le DSF Nord-Ouest, Grégory Sajdak et Mireille Thollet (IDF Toulouse) ; Laurent Burnel, Alain Cabanettes et Jérôme Willm (INRA-Dynafor Toulouse).

CHRISTOPHE DRÉNOU

christophe.drenou@cnpf.fr

MARINE BOUVIER

CNPF Suf IDF Toulouse

Maison de la Forêt

7, chemin de la Lacade

F-31320 Auzeville-Tolosane

JEAN LEMAIRE

jean.lemaire@cnpf.fr

CNPF Suf IDF Orléans

13, avenue des Droits de l'Homme

F-45921 Orléans Cedex