

FORÊT • NATURE

OUTILS POUR UNE GESTION
RÉSILIENTE DES ESPACES NATURELS

Tiré à part de la revue **Forêt.Nature**

La reproduction ou la mise en ligne totale ou partielle des textes
et des illustrations est soumise à l'autorisation de la rédaction

foretnature.be

Rédaction : Rue de la Plaine 9, B-6900 Marche. info@foretnature.be. T +32 (0)84 22 35 70

Abonnement à la revue Forêt.Nature :
librairie.foretnature.be

Abonnez-vous gratuitement à Forêt.Mail et Forest.News :
foretnature.be

Retrouvez les anciens articles de la revue
et d'autres ressources : **foretnature.be**



GOURMANDS ET AUTRES ÉPICORMIQUES
DU CHÊNE ET DU HÊTRE.
PARTIE I : UN RENOUVELLEMENT DES CONCEPTS
POUR UNE RÉACTIVATION DES RECHERCHES

FRANCIS COLIN – FLORENCE FONTAINE – FRANÇOIS NINGRE

Depuis 10 ans, l'INRA Nancy, l'ONF et l'Université de Reims poursuivent des recherches sur les gourmands et autres épïcormiques du chêne et plus récemment du hêtre. Cet article présente les principaux acquis de ces recherches : apparition et filiation des différents types, concepts de potentiel et de cortège épïcormiques, effets de l'âge, du sous-étage, des dépressages et enfin des éclaircies.

Il est connu depuis fort longtemps que des rameaux peuvent apparaître sur le tronc des arbres forestiers, plus ou moins longtemps après que les branches du houppier soient apparues voire même se soient élaguées. Ces ramifications appelées gourmands ont fait l'objet d'un grand nombre d'études tant en Europe qu'aux États-Unis. La moelle de ces ramifications n'est pas reliée directement à la moelle de leur axe porteur d'où l'impression d'un développement à la périphérie du tronc. C'est ce que traduit le terme « épïcormique » formé à partir du grec *épi* (à l'extérieur) et *cormus* (tronc).

D'autres « formations » existent sur le tronc des arbres, notamment les broussins et les picots, qui sont elles aussi épïcormiques. Celles-ci ont été bien moins étudiées⁹⁻² et leur apparemment avec les gourmands a été peu mis en avant. Pourtant, broussins et picots participent activement à la dépréciation de la qualité commerciale des

grumes et à la proportion relativement faible de qualité A ; pour le chêne cette proportion est estimée entre 2 et 5 %. Cette dépréciation de la qualité concerne des grumes produites selon des scénarios sylvicoles anciens. De nombreux autres scénarios ont été imaginés ces derniers temps, notamment des scénarios qui impliquent des mises à grande distance des arbres dès qu'ils ont atteint 12 mètres voire moins. Ainsi est-il nécessaire de reprendre les études sur les gourmands et autres épïcormiques dans le but de connaître l'impact des nouveaux scénarios sylvicoles.

Les gourmands constituent une expression de la réitération, réplification plus ou moins totale de l'architecture du jeune plant. La réitération intervient soit pour remplacer des structures disparues après un endommagement naturel ou provoqué par l'homme soit pour tirer profit de nouvelles ressources du milieu (lumière, eau, éléments minéraux) rendues disponibles suite à une ouverture du peuplement, naturelle (par dégâts de tempête) ou artificielle (éclaircie, ouverture de route ou passage de ligne électrique...). Les gourmands constituent donc un élément adaptatif fort. À noter que l'arboriculture fruitière et paysagère a depuis fort longtemps tiré avantage des diverses tailles pour favoriser les réitérats de manière à augmenter la production fruitière ou à modeler la forme des ligneux.

Le forestier, en introduisant le régime de la futaie et ainsi en contrôlant la confection de grumes longues, a inconsciemment souhaité « repousser » les gourmands et autres réitérats dans le houppier de manière à isoler une grume sans réitérats. Ceci fonctionne bien pour certaines espèces mais moins bien pour d'autres dont le chêne et le hêtre.⁸

OBJECTIF DE CET ARTICLE

Cet article poursuit quatre buts :

1. Présenter un certain nombre de concepts nouveaux, issus notamment des travaux de FONTAINE³ récemment complétés à l'INRA ; ces concepts permettent de dessiner un cadre méthodologique nouveau, de quantifier et d'analyser les épïcormiques par des techniques statistiques adaptées.
2. Présenter un réseau d'expérimentations appelé « EpiChêne » mis en place en France depuis 10 ans.
3. Présenter quelques résultats récents obtenus particulièrement sur le chêne.
4. Tracer de nouvelles pistes de recherche, si possible dans le cadre de collaborations franco-belges.

Cet article reprend et complète un article récent publié dans la revue *Forêt-entreprise*¹. Il est organisé en deux parties : 1. Concepts nouveaux pour une réactivation des recherches ; 2. Premiers résultats obtenus dans le réseau « EpiChêne ». Cet article a été rendu possible grâce aux travaux soutenus financièrement par l'Europe (Projet OAK-KEY 1996-1999) puis par l'Office National des Forêts depuis 1999 au moyen de contrats de recherche successifs.

BOURGEONS AXILLAIRES ET BOURGEONS ÉPICORMIQUES

Chaque année, l'allongement de la tige produit une pousse annuelle. Celle-ci peut être acquise en une seule période ininterrompue d'allongement (figure 1A) ou en plusieurs, par exemple une pousse printanière de mi-avril à début mai, une pousse de « Juin » ou de la Saint-Jean de mi-juin à

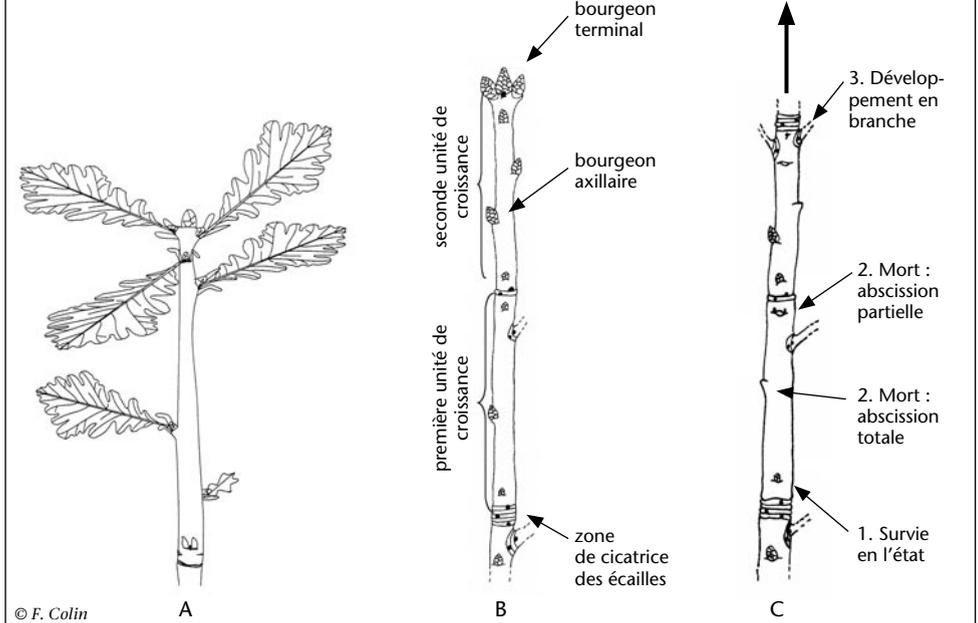
début juillet (figure 1B) et éventuellement d'autres notamment début août. Chaque pousse acquise en une période d'allongement est une unité de croissance (en abrégé UC).

À la base (on dit à l'aisselle) de toute feuille, y compris de feuille transformée en écaille, se trouve un bourgeon dit « axillaire » (figure 1A et 1B). L'année sui-

vant son dépôt, celui-ci peut soit tomber, soit se développer en pousse feuillée (dite « branche séquentielle »), soit encore rester en l'état. Un bourgeon axillaire qui reste au moins une saison de végétation sans se développer devient un bourgeon épïcormique primaire (figure 1C). Son positionnement obéit à la disposition initiale des feuilles ou phyllotaxie ; on dit qu'il est proventif.

Figure 1 – Mise en place des bourgeons axillaires puis épïcormiques sur chêne. (A) Représentation d'une unité d'allongement ; lors de l'allongement de la tige qui deviendra le futur tronc, des feuilles sont déposés selon une phyllotaxie 2/5 : après deux tours de tige cinq feuilles sont mises en place, la feuille 5 se retrouvant à l'aplomb de la feuille 1. À l'aisselle de chaque feuille est placé un bourgeon, que cette feuille soit réduite aux deux stipules basaux (cas rencontré en bas de l'unité d'allongement ou de croissance UC) ou qu'elle présente un limbe bien développé en haut de l'UC. À l'aisselle des plus grandes feuilles on peut parfois observer un bourgeon avec deux bourgeons fils à sa base. (B) Pousse annuelle composée de deux unités d'allongement à la fin de l'année considérée. Les feuilles n'ont pas été

dessinées. À remarquer que lors de l'allongement de la seconde UC, quelques rares bourgeons du haut de la première UC peuvent se développer en branche. (C) La pousse annuelle précédente est représentée un an plus tard. Les feuilles sont tombées. Trois devenir des bourgeons axillaires sont possibles : (1) rester en l'état et devenir ainsi bourgeon épïcormique primaire ; (2) tomber soit totalement (abscission totale) soit partiellement en laissant le ou les deux bourgeons-fils (abscission partielle) ; (3) se développer en branche séquentielle ; dans ce cas des bourgeons se mettent en place à la base de cette branche, appelés bourgeons épïcormiques secondaires.



© F. Colin

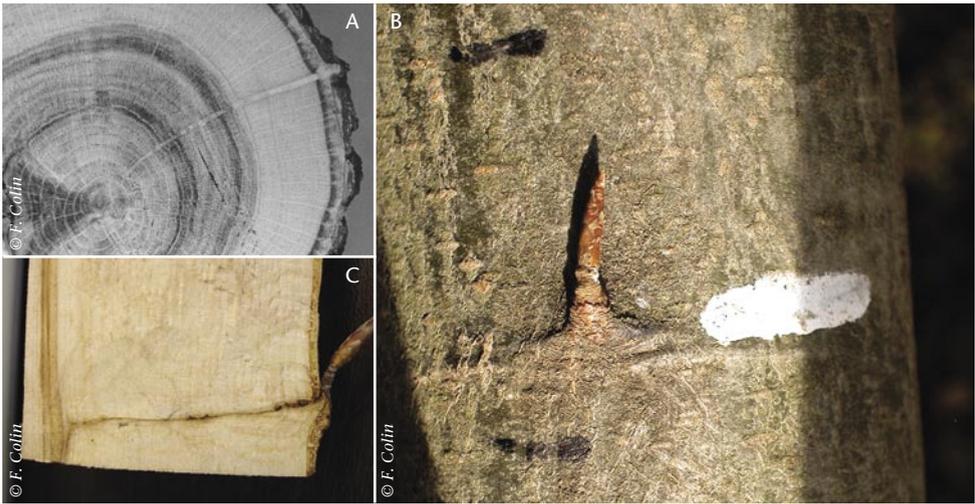


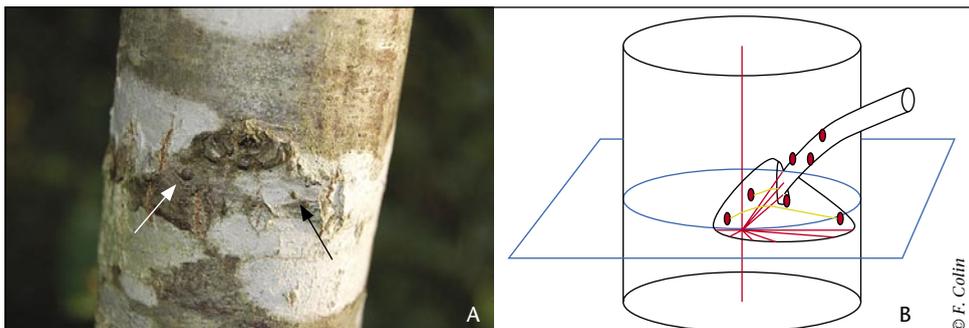
Figure 2 – Trace vasculaire d'un bourgeon épicornique laissée dans le bois. (A) Cas du chêne : la trace vasculaire évolue horizontalement et peut ainsi être suivie dans un plan transversal. (B) Cas du hêtre : un bourgeon allongé typique, avec bourgeon + portion d'axe porteur. (C) La trace qui remonte faiblement et régulièrement ne peut être suivie que dans un plan longitudinal-radial (LR). Voir dans le texte les explications sur la trace vasculaire.

On observe les bourgeons épicorniques soit isolés latéralement, soit davantage regroupés aux limites des pousses annuelles et UC intra-annuelles, là où se concentrent les traces des écailles qui protégeaient le bourgeon terminal (figure 1B). La trace laissée dans le bois par de tels bourgeons (figure 2) n'est pas une moelle, caractérisée par un diamètre assez important, de couleur brune et constituée uniquement de parenchyme, mais une trace vasculaire, de faible diamètre, formée à la fois de parenchyme et de débris ligneux, et de couleur à peine plus foncée que celle du bois³ ; cette dernière n'a aucune influence sur la qualité du bois. Chez le chêne, la trace vasculaire évolue dans un plan horizontal ; par conséquent elle peut être facilement repérée et suivie en coupe transversale de tronc (figure 2A). Tel n'est pas le cas du hêtre : la trace vasculaire évolue en remontant régulièrement ; elle

ne peut être observée que dans un plan longitudinal-radial (figures 2B et 2C).

Un bourgeon épicornique peut être également (d'origine) secondaire dans la mesure où il est mis en place à la base de l'axe d'un bourgeon axillaire ou d'une branche séquentielle (figures 1C et 3A), obéissant là encore à la phyllotaxie bien que cela ne soit pas très évident. Par le phénomène d'englobement de cette branche par le bois de la tige, le bourgeon épicornique secondaire va se retrouver en surface du tronc, en dessous de la sortie de la branche (figures 3B et 3C).

Il est important de souligner ici que les bourgeons en base de branche séquentielle sont à l'origine des gourmands parfois très redressés qui apparaissent suite aux opérations d'élagage artificiel de branches vertes ; par conséquent ces gourmands sont



© F. Colin



Figure 3 – Bourgeons épïcormiques secondaires en base de branche. (A) Une branche actuellement disparue a « laissé » au moins deux bourgeons épïcormiques (flèches). (B) Vue en transparence d'une branche avec les bourgeons épïcormiques dessinés en rouge. À l'intérieur du tronc, la moelle de la tige est indiquée par un trait vertical rouge, le nœud de la branche et sa moelle par trois traits obliques. Les traces vasculaires des bourgeons épïcormiques secondaires déjà « repris » par la croissance radiale de la tige sont indiquées par des traits fins jaunes. (C) Une coupe transversale montre l'évolution de

trois bourgeons de la base d'une branche ; cette coupe permet d'illustrer le concept de filiation : le bourgeon supérieur sur la coupe s'est développé en gourmand puis s'est élagué ; deux bourgeons basaux ont migré dont le supérieur s'est développé en gourmand, puis a donné naissance à un petit groupes de bourgeons ; le bourgeon médian a eu une évolution du même type que celle du bourgeon du haut, avec des gourmands probablement de dimensions plus grandes. Le développement du bourgeon du bas ne peut pas être suivi du fait que la coupe réalisée est probablement passée au dessus des formations ultimes.

très généralement d'origine proventive et non adventive comme cela est encore souvent avancé. Il est rappelé que, dans le cas de la partie aérienne des ligneux, un bourgeon est d'origine adventive lorsqu'il apparaît suite à une blessure sur un cal de cicatrisation. Les bourgeons adventifs sont rarement observés sur les parties aériennes, sauf au niveau du collet après

recépage, notamment dans le régime du taillis. Ils donnent alors naissance aux « prompts rejets » moins nombreux que les rejets issus de bourgeons proventifs maintenus à la base du tronc.

Les premières estimations ont donné pour le chêne sessile cinquante bourgeons axillaires déposés par mètre de tige. On esti-

DEVENIR DES BOURGEONS
ÉPICORMIQUES,
TYPOLOGIE DES ÉPICORMIQUES

me ensuite que seize disparaissent totalement, quinze se développent en branche séquentielle (à leur base vont apparaître des bourgeons épïcormiques secondaires), un seul subit une abscission partielle (un à deux bourgeons secondaires sont présents) et dix-huit deviennent des bourgeons épïcormiques d'origine primaire. HARMER⁷ comptabilise cent dix bourgeons axillaires par mètre pour le chêne pédonculé.

POTENTIEL ÉPICORMIQUE

L'ensemble des bourgeons épïcormiques, aussi bien d'origines primaire que secondaire, repérables à un moment donné, sur 1 mètre de grume, est appelé « potentiel épïcormique »^{4,6}. Contribuent à ce potentiel les bourgeons épïcormiques en base de branche (qui représentent 60 % de l'ensemble des bourgeons épïcormiques), ceux présents entre les branches et ceux en base d'UC (qui représentent 29 %). Pour le chêne sessile, ce potentiel est d'environ soixante bourgeons par mètre de tige 4 ans après la mise en place de la pousse annuelle. Il a diminué d'environ 30 à 40 % après 10 ans ; malgré les renouvellements dus à l'apparition de bourgeons secondaires, les disparitions sont donc plus nombreuses que les apparitions. Il est à remarquer que les peuplements maintenus à densité maximale jusqu'à 26 ans ont tendance à davantage conserver leurs bourgeons épïcormiques (70 % conservés) que les peuplements dépressés précocement (60 % conservés).

Le hêtre semble mettre en place et retenir beaucoup moins de bourgeons épïcormiques que le chêne ; de plus, les bourgeons placés en base de branche semblent constituer les principaux bourgeons épïcormiques chez le hêtre.

Un bourgeon épïcormique a quatre devenir possibles : (1) disparaître ; (2) rester à l'état de bourgeon ; (3) se ramifier directement et constituer un regroupement de quelques bourgeons épïcormiques juxtaposés, appelé amas ; enfin (4) donner une pousse épïcormique feuillée appelée, suivant des dimensions croissantes, poil, gourmand ou branche gourmande.

Un bourgeon qui reste en l'état peut soit garder la même forme et le même volume, soit se modifier. La transition de bourgeon rond à bourgeon davantage triangulaire voire nettement allongé a été particulièrement bien décrite et quantifiée par nos soins chez le chêne sessile. Se maintenir à la périphérie du tronc signifie pour le bourgeon épïcormique se « déplacer » d'au moins l'équivalent de la largeur du cerne formé. Par conséquent le bourgeon épïcormique n'est pas complètement dormant ; les anglo-saxons préfèrent parler de « *suppressed bud* » que l'on pourrait traduire par « bourgeon contraint ». Chez le hêtre, les bourgeons peuvent s'allonger considérablement à l'extérieur du tronc et former un ensemble bourgeon + axe porteur très caractéristique (figure 2B).

Si elle a lieu, la ramification d'un bourgeon peut s'observer l'année même du dépôt des bourgeons axillaires. Certains parmi les plus volumineux mettent en place à leur base de petits bourgeons fils. Par ailleurs, certaines coupes transversales de chêne ont permis de repérer la ramification de bourgeons épïcormiques (figu-

re 4A) aboutissant à la formation d'amas de quelques bourgeons. Chez le hêtre, la ramification intervient souvent nettement perpendiculairement à l'axe du bourgeon porteur, dessinant une organisation initiale des amas présentant des angles droits successifs (figures 4B et 4C).

Un poil (figure 5A) n'a pas d'impact sur la qualité du bois sauf lorsqu'il dessèche ; une pointe de couleur sombre apparaît alors dans le bois (figure 5C). Par contre, les bourgeons axillaires déposés à sa base peuvent être une source de renouvellement du potentiel épïcormique (figure 5B). Gourmand et branche gourmande (figure 5C) ont un impact beaucoup plus important dans le bois ; ils forment un véritable nœud

qui s'apparente à celui d'une branche séquentielle. Lorsque le gourmand apparaît tardivement, le nœud est parfois intégralement contenu dans l'aubier de l'arbre. Or, comme ce dernier est souvent expurgé lors de la première transformation industrielle, le gourmand est considéré comme n'ayant pas d'impact ; on parle de branche d'aubier. Les branches gourmandes acquièrent parfois des dimensions telles qu'il est difficile de les distinguer des branches séquentielles qui ont été maintenues vivantes. À tel point que l'on doit sérieusement se poser la question de savoir si des branches épïcormiques ne constitueraient pas la base des houppiers verts, lorsque des ouvertures fortes ont été opérées. Ceci pourrait être particulièrement le cas pour le hêtre.

Figure 4 – Amas de quelques bourgeons épïcormiques. (A) Cas du chêne ; coupe transversale montrant la ramification d'un bourgeon aboutissant à trois bourgeons qui se trouvent rassemblés en un amas. (B) Cas du hêtre ; vue extérieure montrant une ramification à angle droit. (C) Cas du hêtre ; amas de plusieurs bourgeons issus de ramifications successives pour certaines à angle droit.

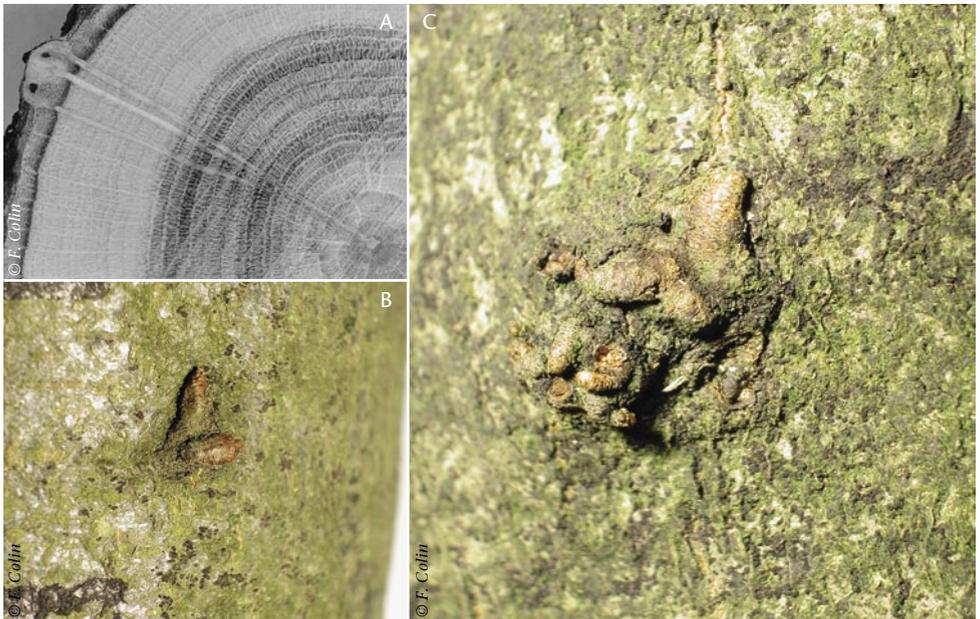
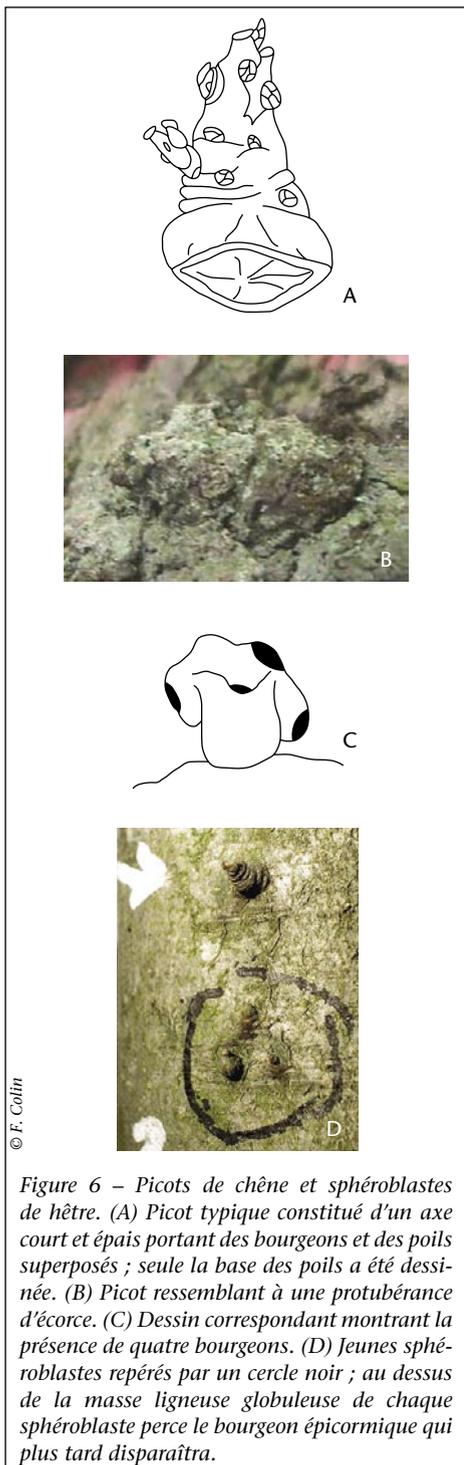




Figure 5 – Poils et gourmands. (A) Deux poils sur chêne, de 2 ans, non ramifiés, d'environ 5 cm de long. (B) Deux poils superposés sur chêne ; chacun est inséré à la base d'un poil, élagué sauf dans sa partie basale, montrant le rôle important des poils dans le renouvellement du potentiel épïcormique. (C) Illustration du concept de filiation : à partir d'un poil élagué sont issus deux bourgeons qui ont migré en périphérie ; ils se sont développés chacun en poils ; ceux-ci se sont partiellement élagués et sont devenus des picots ; le regroupement de ces deux picots, accompagné de la présence de bourgeons, conduit à la formation d'un petit broussin. (D) Gourmand de hêtre développé à la base d'une branche séquentielle. (E) Coupe LT sur hêtre montrant une branche séquentielle élaguée dont un bourgeon épïcormique secondaire a migré et s'est ramifié ; le bourgeon fils haut placé s'est développé en gourmand.



© F. Colin

Figure 6 – Picots de chêne et sphéroblastes de hêtre. (A) Picot typique constitué d'un axe court et épais portant des bourgeons et des poils superposés ; seule la base des poils a été dessinée. (B) Picot ressemblant à une protubérance d'écorce. (C) Dessin correspondant montrant la présence de quatre bourgeons. (D) Jeunes sphéroblastes repérés par un cercle noir ; au dessus de la masse ligneuse globuleuse de chaque sphéroblaste perce le bourgeon épécormique qui plus tard disparaîtra.

Une branche séquentielle de faible dimension ou une pousse épécormique peut s'élaguer partiellement et conserver une partie non élaguée vivante portant des bourgeons déposés lors du début de son allongement. L'axe court avec ses bourgeons superposés (dont certains peuvent d'ailleurs s'être développés en poils) est appelé picot (figure 6A). Il n'est pas improbable que des bourgeons qui se maintiennent en l'état mais en s'allongeant fortement et en se ramifiant puissent former des picots, peut-être de dimensions plus modestes. Les picots peuvent avoir différents aspects ; ils sont parfois peu différenciables des aspérités de l'écorce (figures 6B et 6C) et être plus ou moins solidement attachés au tronc.⁵

Les picots tels que définis plus haut n'ont pas été observés chez le hêtre. Par contre le hêtre présente des formations tout à fait originales appelées sphéroblastes (figure 6D). Ils se forment à partir des ensembles bourgeons et axe les portant, issus de l'allongement des bourgeons. Du fait de la courbure particulière que ces bourgeons allongés présentent de manière à se plaquer contre le tronc, et du fait que l'activité cambiale du petit axe portant le bourgeon s'intensifie fortement dans la partie convexe, une masse arrondie de bois se forme, englobant progressivement le bourgeon terminal quand celui-ci n'a pas disparu précocement. Les sphéroblastes n'ont, à notre connaissance, aucun impact sur la qualité des grumes.

Un broussin (ou une brogne) est un ensemble de bourgeons, d'amas et de poils juxtaposés (figure 7) formé soit en dehors d'une base de branche (figures 7A et 7B) soit à la base d'une branche (figure 7D). Les arbres à broussins (les arbres bro-



Figure 7 – Broussins de chêne et de hêtre. (A) Broussin de chêne. (B) Coupe transversale correspondante montrant l'épaississement progressif du broussin. (C) Broussin sur hêtre. (D) Broussin de hêtre lié à une branche. (E) Chêne brogneux (= couvert de broussins) typique.

gneux) sont assez facilement repérables (figure 7E) et sont souvent éliminés lors des éclaircies. En revanche les picots font l'objet de moins d'attention de la part des forestiers. Ils se retrouvent sur les arbres au moment des coupes secondaires et finales et influencent beaucoup les prix de vente. Ainsi il apparaît que les picots de plus modestes dimensions que les brous-

sins, auraient un impact beaucoup plus grand sur la valeur commerciale de la production.

La typologie que nous avons introduite comprend finalement huit types d'épicormiques : les bourgeons, les amas, les pousses épïcormiques (poils, gourmands et branches gourmandes), les picots, les

sphéroblastes (que pour le hêtre) et les broussins.

CORTÈGE ÉPICORMIQUE

Nous en rappelons les définitions :

- bourgeon épïcormique primaire : bourgeon axillaire qui ne se développe pas l'année suivant son dépôt sur la pousse ;
- bourgeon épïcormique secondaire : bourgeon qui est déposé à la base d'un bourgeon, d'une branche ou d'une pousse épïcormique ;
- pousse épïcormique (poil, gourmand, branche gourmande) : pousse issue d'un bourgeon épïcormique ; le poil est âgé d'au maximum 2 ans, n'est pas ramifié, et mesure environ 5 cm de long ; le gourmand est plus long, ramifié et âgé de plusieurs années ; la branche gourmande est un gourmand de grande dimension comparable à celle d'une branche séquentielle bien développée ;
- picot : axe court et parfois épais portant des bourgeons, voire des poils, superposés ;
- amas : regroupement de quelques bourgeons juxtaposés ;
- broussin (ou brogne) : regroupement de bourgeons, d'amas, de poils, voire de picots et de restes de branche, juxtaposés ;
- sphéroblaste : protubérance ligneuse issue du développement radial d'un bourgeon allongé.

Les différents épïcormiques repérables à un moment donné, sur une surface de tronc définie, constituent le « cortège épïcormique ». Le cortège épïcormique est quantifié par l'effectif total d'épïcormiques présents et par les effectifs et proportions des différents types.

Une estimation des cortèges épïcormiques à 29, 38 et 48 ans, obtenue sur le billon 0,5 à 3 mètres de chênes sessiles maintenus en densité maximale en forêt de Tronçais, est fournie au tableau 1.

Il peut être constaté tout d'abord une baisse générale, suivant les âges croissants, de l'effectif total d'épïcormiques, à mettre en parallèle de la baisse du potentiel épïcormique lors des premières années. La comparaison générale des résultats obtenus dans différents peuplements expérimentaux d'âges variés, confirme cette tendance. On constate de plus qu'en fonction de l'âge, le cortège évolue de la manière suivante : d'abord baisse des proportions de bourgeons et de pousses (poils essentiellement) au profit des amas constitués de quelques bourgeons (on est encore loin des larges broussins) puis apparition de proportions importantes de picots.

Tableau 1. Cortège épïcormique évalué en forêt de Tronçais dans des peuplements âgés de 29, 38 et 48 ans, maintenus sans intervention sylvicole. Effectif moyen d'épïcormiques par mètre et par arbre, effectifs et pourcentage des différents types d'épïcormiques (moyennes par arbre et par mètre).

Âge (ans)	Effectif d'épïcormiques	Bourgeons, effectifs (%)	Pousses, effectifs (%)	Amas, effectifs (%)	Picots, effectifs (%)
29	20,3	5,9 (29 %)	7,3 (36 %)	5,6 (28 %)	1,5 (7 %)
38	16,2	2,4 (15 %)	3,6 (22 %)	9,3 (58 %)	0,9 (5 %)
48	12,6	1,4 (11 %)	1,4 (11 %)	6,2 (50 %)	3,6 (28 %)

LE CONCEPT DE FILIATION

Les figures 3C et 5C illustrent, sur deux exemples, le concept de filiation. Ainsi, par une série de transitions, un bourgeon épïcormique initial, primaire ou secondaire, engendre d'autres formations dont les plus stables sont les broussins. La présence de poils ou de gourmands à un moment donné n'est pas exempt de conséquences : à partir des bourgeons de leur base peuvent apparaître des picots et les broussins. Ces faits suggèrent une question importante : dans quelle mesure les « explosions » de gourmands suite aux éclaircies ne seraient-elles pas ultérieurement à l'origine de défauts très préjudiciables pour la qualité commerciale ? Ceci n'a pas été étudié pour l'instant.

QUELQUES ÉLÉMENTS STATISTIQUES

Un des problèmes couramment rencontrés est l'identification des facteurs de risque de présence élevée d'épicormiques. En présence d'un seul facteur de risque à plusieurs niveaux, la comparaison des distributions de fréquence des épïcormiques, quand celles-ci ne sont pas normales, nécessite d'avoir recours aux méthodes non paramétriques (tests de la médiane, des rangs de Wilcoxon, tests de Smirnov ou de Cramer von Mises).

Pour des facteurs de risque sous forme de variables quantitatives (par exemple variables dendrométriques) ou bien dans le cas de plusieurs facteurs et variables de risque à tester simultanément, le recours aux techniques de régression est nécessaire. Les effectifs de bourgeons ou autres épïcormiques sont des variables discrètes.

Lorsqu'ils sont élevés, les effectifs peuvent être ajustés par des modèles linéaires classiques, éventuellement après une log-transformation. Lorsque les effectifs sont peu élevés, l'utilisation de modèles linéaires généralisés est conseillée : modèle de Poisson, modèle binomial négatif. Les effectifs peuvent être éventuellement ramenés à deux classes : « aucun épïcormique », « épïcormique présent » ou bien « moins de X épïcormiques », « plus de X épïcormiques »... Dans ce cas, le modèle logistique est applicable. Il se trouve parfois que de nombreux arbres ou portions de tronc ne présentent pas d'épicormiques. L'excès de zéros conduit à des sur-dispersions des lois de distribution de Poisson ou binomiale négative. Dans ce cas, l'application des modèles « zero-inflated » est indiquée.

Les proportions des différents types d'épicormiques doivent être ajustées par des modèles multinomiaux.

CONCLUSIONS DE CETTE PREMIÈRE PARTIE

Une phase importante d'acquisition de connaissances sur le déterminisme morphogénétique de l'apparition des différents types d'épicormiques est en cours d'achèvement sur le chêne sessile et sur le hêtre. Cet article en a présenté les points essentiels ayant abouti à une typologie re-précisée. Les termes et concepts ont été replacés dans le cadre de la filiation des différents types d'épicormiques, depuis la mise en place des bourgeons jusqu'à l'apparition des broussins et picots, épïcormiques influençant grandement la valeur marchande de la production forestière. Les deux notions introduites, celle de potentiel épïcormique et celle de cortège

épïcormique, constituent les bases d'une quantification précise des bourgeons et autres formations épïcormiques. L'intérêt de ces notions pour le gestionnaire forestier sera montré dans la seconde partie de cet article, essentiellement pour le chêne sessile et à partir du réseau expérimental « EpiChêne ». L'identification des facteurs de risque sera réalisée grâce à certaines des techniques statistiques présentées.

D'ores et déjà, il convient de rappeler que des efforts importants n'ont été consentis que sur le chêne sessile. Il est évident que le chêne pédonculé doit être maintenant abordé et que les épïcormiques du hêtre doivent être davantage quantifiés. ■

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ¹ COLIN F., FONTAINE F., GARNIER B., DAVILLER S. [2007]. Gourmands et épïcormiques du chêne sessile. *In dossier « La valorisation du chêne »*. *Forêt-entreprise* 173 : 28-32.
- ² COURRAUD R. [1987]. Les gourmands sur les chênes rouvre et pédonculé. *Forêt-entreprise* 45 : 20-33.
- ³ FONTAINE F. [1999]. *Les bourgeons épïcormiques chez le chêne sessile (Quercus petraea) : établissement des bases en vue de l'évaluation dynamique d'un potentiel épïcormique*. Thèse de doctorat, Université de Reims Champagne-Ardenne, volume texte : 101 p ; volume illustrations : 94 p.
- ⁴ FONTAINE F., COLIN F., JARRET P., DRUELLE J.-L. [2001]. Evolution of the epicormic potential on 17-year-old *Quercus petraea* trees : fist results. [Évolution du potentiel épïcormique sur des chênes sessiles de 17 ans]. *Annals of Forest Science* 58 : 583-592.
- ⁵ FONTAINE F., MOTHE F., COLIN F., DUPLAT P., [2004]. Structural relationships between the epicormic formations on the trunk surface

and defects induced in the wood of *Quercus petraea*. *Trees* 18 : 294-306.

- ⁶ FONTAINE F., JARRET P., DRUELLE J.-L. [2002]. Étude et suivi des bourgeons épïcormiques à l'origine des gourmands chez le chêne sessile. *Revue forestière française* 54(4) : 337-356.
- ⁷ HARMER R. [1992]. Relationships between shoot length, bud number and branch production in *Quercus petraea* (MATT.) LIEBL. *Forestry* 65(1) : 61-72.
- ⁸ NICOLINI E. [1997]. *Approche morphologique du développement du hêtre (Fagus sylvatica L.)*. PhD thesis, Université de Montpellier II, Montpellier France.
- ⁹ SPIECKER H. [1991]. *Zur Steuerung des Dickenwachstums und der Astreinigung von Trauben- und Stieleichen (Quercus petraea (MATT.) LIEBL. und Quercus robur L.)*. [Le contrôle de la croissance en épaisseur et l'élagage naturel des chênes rouvre et pédonculé]. Schriftenreihe der Landesforstverwaltung Baden-Württemberg. Band 72. 155 p. Traduction en français par ROSWITHA JUDOR, INRA Versailles.

COLIN FRANCIS

FONTAINE FLORENCE

NINGRE FRANÇOIS

ningre@nancy.inra.fr

Unité Mixte de Recherches
INRA-ENGREF, Laboratoire d'études
des ressources Forêt-Bois,
Équipe Croissance et Production
rue Girardet, 14
F-54042 Nancy