

République Algérienne Démocratique
et Populaire
Ministère de l'Enseignement Supérieur
et de la Recherche Scientifique
Université CONSTANTINE 1



الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
وزارة التعليم العالي و البحث العلمي
جامعة قسنطينة 1

N° de série :

N° d'ordre :

*Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie
Département de Biologie et Ecologie Végétale*

***Mémoire de fin d'étude en vue de l'obtention
du diplôme de Magister***

Filière : Ecologie et Environnement

Option : Pathologie des Ecosystèmes Forestiers

THEME

Biologie des chênes Algériens

Présenté par :

Mme. MEDJMADJ Abta

Soutenue le :... /... /2014

Devant le jury :

Président :	<i>Pr RAHMOUNE Chaâbane</i>	<i>Université CONSTANTINE 1</i>
Rapporteur :	<i>Pr ALATOU Djamel</i>	<i>Université CONSTANTINE 1</i>
Examineurs :	<i>Pr BENDERRADJI M.E.H</i>	<i>Université CONSTANTINE 1</i>
	<i>Pr BENLARIBI Mostefa</i>	<i>Université CONSTANTINE 1</i>

Année universitaire 2014/2015

Remerciements

Au terme de ce travail, il m'est agréable d'exprimer mes remerciements à tous ceux qui ont contribué de près ou de loin à l'élaboration de ce mémoire.

Mes premiers mots de remerciements et surtout de reconnaissance, vont naturellement vers mon directeur de mémoire, Monsieur Alatou Djamel, Professeur à la Faculté des Sciences de la nature et de la vie à l'université Constantine 1 et directeur du laboratoire du développement et valorisation des ressources phytogénétiques, qui a aimablement accepté de diriger avec beaucoup d'attention et de soin ce mémoire. Je le remercie très vivement pour les connaissances que j'ai acquises tout au long de ce temps passé avec lui. Avec gentillesse, il m'a permis de puiser de son expérience, de sa compétence et de ses connaissances très variées, Pour ses conseils judicieux, sa disponibilité et sa bonté, je ne serai que reconnaissante.

J'adresse ma gratitude à Monsieur Rahmoune Chaâbane, Professeur à l'université Constantine 1 pour l'honneur qu'il me fait d'avoir accepté de présider le jury.

J'adresse également mes remerciements à Monsieur Benderradji Mohamed El Habib Professeur à l'université de Constantine 1 ainsi qu'à Monsieur Benlaribi Mostefa Professeur à l'université de Constantine 1, pour avoir accepté de consacrer de leur temps à l'examen de ce travail et de me faire honneur d'être membres du jury.

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude à M. Meraihia D, Chef Département Adjoint de la post- graduation, surtout pour sa disponibilité, son aide, son encouragement et ses bons conseils.

J'adresse aussi mes remerciements à M^{me} Rachedd-Kanouni M. Maître assistant B à l'université de Constantine 1 pour son soutien et sa sollicitude constante.

Je remercie aussi tous les enseignants et le personnel du Département de Biologie végétale et Ecologie ainsi que mes camarades de la promotion «Pathologie des écosystèmes forestiers» qui, de près ou de loin, m'ont aidé pour mettre à terme ce travail. Sans oublier M. Baka M. Chef de département de Biologie végétale et Ecologie pour son accueil, son soutien et sa sollicitude constante.

Aux collègues de travail Issam, Tahar et Nabil, je veux leurs adresser ma profonde reconnaissance pour leur soutien, et leur aide.

Je n'oublierai pas non plus de remercier tous mes proches et amis (e), surtout Zahra et Sara.



Dédicaces

*Au souvenir du défunt Père et de la défunte
Sœur, que Dieu les accueille dans son vaste Paradis,*

*Au symbole de tendresse et de sympathie ma
chère mère pour son amour et ses sacrifices.*

A mon cher frère : Hamza

A mes chères sœurs : Fouzia, Linda et Randa

A mes chères nièces : Nour, Rama, Tawba

A mon poussin M^{ed} El Mouatassim Billah

*A tous les membres de ma grande famille
et voisins.*

A tous ceux qui me sont chers.

Je dédie ce modeste travail

Abla

Sommaire

Sommaire

Introduction	1
---------------------------	---

Partie I: Synthèse bibliographique

I. Bref aperçu sur l’histoire des chênes.....	3
II. Présentation générale du genre <i>Quercus</i>	4
1. Taxonomie.....	4
1.1. La classification de Cronquist (1981).....	4
1.2. La classification phylogénique (APG III, 2009)	4
2. Description générale.....	4
3. Répartition géographique	6
III. La Croissance des chênes	8
III.1. La croissance rythmique.....	8
III.2. Modes de croissance.....	9
III.2. 1. Déterminisme endogène ou exogène du rythme.....	11
III.2. 2. Rythmes de croissance endogène et dormance	12
III.3. Rythmes de croissance spatio-temporels chez les ligneux	14
III.4. Morphogénèse foliaire et développement hétéroblastique	15
III.5. Facteurs impliqués dans la croissance rythmique et le développement hétéroblastique.....	17
III.5.1. Facteurs environnementaux.....	17
a- Température	17
b- La photopériode	17
c- Composition de la solution nutritive.....	18
III.5.2. Les ablations foliaires	18
III.5.3. Apport exogène des régulateurs de croissance.....	19

Partie II : Résultats et discussion

I. Conservation et germination des glands	20
1. Le matériel végétal	20
1.1. Récolte.....	20
1.2. Caractéristiques anatomiques du gland	20
2. Conservation et teneur en eau.....	21
2.1. Détermination de la teneur en eau.....	21
2.2. Conservation	23
a- Stratification à froid.....	24
b- Conservation à sec au laboratoire.....	24
3. Traitement physiques, cinétique de réhydratation et germination des glands.....	25
3.1. Cinétique d’imbibition.....	26
3.2. Cinétique de germination	28
4. Effets de l’excision racinaire sur la morphogénèse du système racinaire.....	30

4.1. Décapitation racinaire et cotylédonaire.....	31
II. Croissance des chênes en conditions semi-contrôlées.....	35
1. Modalités de culture.....	35
1.1 Culture en pots	35
1.2. Culture en hydroponique.....	36
1.3. Culture en caisson sous brouillard nutritif.....	36
2. Conditions de culture	37
2.1. Culture à 12°C (±1°C) J.L. de 16h.....	37
2.2. Culture à 18°C (±1°C) J.L. de 16h.....	37
2.3. Culture à 25°C (±1°C) J.L. de 16h.....	37
2.4. Culture à 33°C (±2°C) J.L. de 16h.....	38
3. Analyse de la croissance.....	38
3.1. Mesures de croissance.....	38
3.2. Etude morphologique des stades de développement du Chêne au cours d'une vague de croissance.....	40
3.2.1. Croissance à 25°C J.L (16h/24h).....	42
3.2.1.1. Allongement caulinaire, plastochrone apparent et croissance foliaire.....	45
3.2.1.2. L'hétéroblastie.....	
3.2.2. Croissance à 12°C J.L (16h/24h).....	52
3.2.3. Croissance à 18°C J.L (16h/24h).....	54
3.2.3.1 Allongement caulinaire, plastochrone apparent et croissance foliaire.....	61
3.2.3.2. L'hétéroblastie.....	61
3.2.4. Croissance à 33 °C J.L. (16h/24h).....	61
3.2.4.1. Allongement caulinaire, plastochrone apparent et croissance foliaire.....	64
3.2.4.2. L'hétéroblastie.....	64
3.3. Etude histo-cytologique du fonctionnement de l'apex.....	66
3.3.1. Organogenèse et plastochrone réel.....	69
3.3.2. Ontogenèse des ensembles foliaires.....	70
3.3.2.1. Le Chêne pédonculé.....	71
3.3.2.2. Le Chêne zeen.....	71
3.3.2.3. Le Chêne liège.....	74
	76
III. Modification du rythme de croissance.....	79
1. Apport exogène de régulateurs de croissance.....	79
1.1. Effets sur la durée de la vague de croissance.....	80
a- Effets de la gibbérelline.....	80
b- Effets de la cytokinine.....	84
1.2. Effets sur l'allongement caulinaire et le plastochrone apparent	84
a- Effets de la gibbérelline.....	84
b- Effets de la cytokinine.....	86

1.3. Effets sur l'hétéroblastie.....	86
a- Effets de la gibbérelline.....	86
b- Effets de la cytokinine.....	88
2. Les ablations foliaires.....	92
2.1. Ablation partielle.....	93
a- Des jeunes limbes assimilateurs dont la longueur est inférieure à 10 mm.....	93
b- Des limbes assimilateurs adultes à la fin du repos apparent du 2 ^{ème} étage.....	95
2.2. Ablation Totale.....	96
a-Des jeunes limbes assimilateurs dont la longueur est inférieure à 10 mm.....	96
b-Des limbes assimilateurs adultes à la fin du repos apparent du 2 ^{ème} étage.....	97
2.3. Suppression unique de la première feuille assimilatrice dès qu'elle a atteint 10 mm.....	97
3. Influence de la lumière et de l'obscurité sur la croissance rythmique des chênes.....	100
3.1. Culture à l'obscurité à 25°C (±1°C) puis transfert à la lumière.....	101
3.2. Culture à la lumière à 25°C (±1°C).....	105
3.3. Transfert successif des plantes.....	105
3.3.1. Transfert à l'obscurité des chênes cultivés à 25°C J.L et retour dans les conditions initiales.....	105
a- Plantes transférées à l'obscurité au 1 ^{er} jour de croissance du second flush.....	106
b- Semis transférées à l'obscurité au 6 ^{ème} jour de croissance du second flush.....	106
c- Semis transférées à l'obscurité au 8 ^{ème} jour de croissance du second flush.....	108
d- Semis transférées au stade arrêt de l'allongement caulinaire, au 12 ^{ème} jour du second flush.....	108
e- Semis transférées à l'obscurité pendant la phase de repos apparent au 18 ^{ème} jour de croissance du second flush.....	109
3.3.2. Transfert à la lumière des chênes cultivés à l'obscurité.....	109
a. Transfert à 80 μ mol m ⁻² s ⁻¹	111
b. Transfert à 5 μ mol m ⁻² s ⁻¹	111
c. Transfert à 2 μ mol m ⁻² s ⁻¹	111
3.4. Culture sous forte intensité lumineuse.....	113
Discussion générale	115
Conclusion.....	129

Références bibliographiques

Liste des figures

Figure 1 :	Situation du genre <i>Quercus</i> dans le monde (Romuald, 2007).....	6
Figure 2 :	Jeune plant de chêne liège (<i>Quercus suber</i>) ayant édifié deux vagues de croissance, cultivé en conditions contrôlées (25°C / jours longs).....	10
Figure 3 :	Diagramme représentant les signaux et saisons correspondant aux trois types de dormance associés aux bourgeons apicaux et axillaires chez le chêne (modifié d'après Horvath <i>et al.</i> , 2003 in Derory, 2005).....	14
Figure 4 :	Coupe longitudinale dans un gland de chêne pédonculé.....	21
Figure 5 :	Dessèchement au laboratoire (19°C±2°C) des glands de chêne.....	25
Figure 6 :	Augmentation de poids (en % du poids initial) des glands immergés pendant 51 jours	28
Figure 7 :	Classes morphologiques de germination (Mercier et Rainville, 1996).....	35
Figure 8 :	Jeune plant de chêne pédonculé (<i>Quercus robur</i> L.) cultivé en conditions contrôlées (25°C / jours longs).....	39
Figure 9 :	Morphogenèse d'un semis de chêne cultivé en conditions contrôlées à 25°C en jours longs de 16 heures.....	43
Figure 10 :	Allongement rythmique de la tige et évolution du plastochrone apparent chez de jeunes chênes cultivés en conditions contrôlées à 25°C .J .L de 16 h au cours de 4 vagues de croissance (Alatou, 1990).....	47
Figure 11 :	Croissance en longueur des entre-nœuds et des feuilles des jeunes plants de chênes cultivés en conditions contrôlées à 25°C .J.L. de 16h (Alatou, 1990).....	48
Figure 12 :	Allongement quotidien de la tige et évolution de la surface foliaire des semis de chênes cultivés à 25°C en J.L de 16 h (Alatou, 1990).....	50
Figure 13 :	Croissance par vague de jeunes chênes cultivés à 12°C en J.L de 16h (Alatou., 1990).....	56
Figure 14 :	Croissance en longueur des entre-nœuds et des feuilles d'un jeune plant de plant de chêne pédonculé cultivé en conditions contrôlées à 12°C en .J.L. de 16h au cours du 3 ^{ème} flush (Alatou, 1990).....	60
Figure 15 :	Allongement rythmique de la tige et évolution du plastochrone apparent chez des plants de chêne cultivés en conditions contrôlées à 12°C en J.L de 16 h durant 3 vagues de croissance (Alatou, 1990).	Annexe3

Figure 16 : Croissance rythmique de jeunes chênes cultivés en conditions contrôlées à 18°C en jours longs de 16 heures (Alatou, 1990).....	62
Figure 17 : Allongement quotidien de la tige et évolution la surface foliaire au cours de 4 vagues de croissance chez les plantules de <i>Quercus suber</i> cultivées à 25°C en J.L de 16 h (Alatou, 1990).....	63
Figure 18 : Croissance rythmique de jeunes semis de chênes cultivés en conditions contrôlées à 33°C en J.L de 16 h. (Alatou, 1990).....	65
Figure 19 : Allongement rythmique de la tige et évolution du plastochrone apparent de jeunes semis de chênes cultivés en conditions contrôlées à 33°C en J.L de 16 h durant 3 vagues de croissance (Alatou, 1990).....	67
Figure 20 : Morphogenèse du chêne pédonculé cultivé à 35°C en J.L de 16 h (Alatou, 1990)..	Annexe5
Figure 21 : Coupe longitudinale du bourgeon terminal de <i>Quercus pedunculata</i> cultivé à 25°C J.L. (Alatou, 1990).....	69
Figure 22 : Variation du plastochrone réel au cours de la deuxième vague de croissance du chêne pédonculé. (Lehir, 2005).....	70
Figure 23 : Evolution du plastochrone réel en feuilles par jour, au cours d'une vague de croissance, <i>Quercus pedunculata</i> , cultivé à 25°C J.L (d'après Payan, 1982).....	71
Figure 24 : Evolution de la composition foliaire de l'apex du chêne pédonculé au cours de la 3 ^{ème} vague de croissance (Alatou, 1990).....	72
Figure 25 : Evolution de la composition foliaire de l'apex au cours de la deuxième vague de croissance (Lehir, 2005).....	74
Figure 26 : Structure du bourgeon terminal de <i>Quercus mirbeckii</i> cultivé à 25°C J.L au cours de la 3 ^{ème} vague de croissance (Alatou, 1990).....	75
Figure 27 : Evolution de la composition foliaire de l'apex du chêne liège au cours de la 3 ^{ème} vague de croissance (Alatou, 1990).....	77
Figure 28 : Etapes du développement chez le chêne rouge d'Amérique <i>Quercus ruba</i> L. Les plantes sont cultivées en régime LD 14/10 (Collin <i>et al.</i> , 1996).....	78
Figure 29 : Effet de l'apport exogène d'hormones sur la durée de la deuxième vague de croissance (Lehir, 2005).....	83
Figure 30 : Effet de l'apport exogène d'hormones sur la croissance de la tige au cours de la deuxième vague de croissance (Lehir, 2005).....	85
Figure 31 : Morphogenèse d'un semis de chêne liège cultivé en conditions contrôlées de 25°C en jours longs de 16 heures et traité par l'acide gibbérellique (AG ₃) à la dose 100 mg.l ⁻¹	89

Figure 32 : Morphogénèse d'un semis de chêne liège cultivé en conditions contrôlées de 25°C JL et traité par la Cytokinine (kinétine à la dose 100 mg.l ⁻¹).....	91
Figure 33 : Effet de l'apport exogène d'hormones sur le nombre et la nature des ensembles foliaires produits au cours de la deuxième vague de croissance (Lehir, 2005).....	92
Figure 34 : Etude cinétique du plastochrone apparent (en feuilles par jour) après ablation totale du feuillage du 3 ^{ème} étage chez le chêne pédonculé cultivé à 25°C en J.L de 16 h. (Alatou, 1990).....	Annexe6
Figure 35 : Etude cinétique de l'allongement caulinaire et de la surface foliaire après ablation partielle du feuillage du troisième étage chez le chêne pédonculé cultivé à 25°C en J.L de 16 h.....	Annexe7
Figure 36 : Morphogénèse du 3 ^{ème} étage après ablation du feuillage au stade repos apparent de la 2 ^{ème} vague de croissance du chêne pédonculé cultivé à 25°C en J.L de 16 h (Barnola <i>et al.</i> , 1990).....	95
Figure 37 : Effet d'une ablation totale des feuilles de longueur inférieure à 10 mm sur la croissance du chêne pédonculé cultivé à 25°C J.L ; les limbes formés sont supprimés tous les jours, la croissance demeure continue, l'hétéroblastie est supprimée (Alatou, 1990).....	96
Figure 38 : Effet de l'ablation unique ou totale des feuilles de 10mm sur la hauteur totale de la tige au cours de la deuxième et la troisième vague de croissance (Lehir, 2005).....	98
Figure 39 : Effet de l'ablation totale des feuilles de 5mm sur la hauteur totale de la tige au cours de la deuxième vague de croissance. Moyenne ± erreur standard, n = 20 (Lehir, 2005).....	99
Figure 40 : Effet de l'ablation systématique des feuilles assimilatrices de 5 mm sur la composition de l'apex au cours de la deuxième vague de croissance (Lehir, 2005).....	100
Figure 41 : Croissance en longueur de l'axe caulinaire de jeunes plants de chêne pédonculé cultivé à 25°C. (Alatou, 1990).....	102
Figure 42 : Morphogénèse de jeunes plants de chêne pédonculé cultivés à 25°C obscurité.....	102
Figure 43 : Evolution du plastochrone apparent (en feuilles par jour) et allongement de la tige (estimé tous les deux jours) chez des semis de chêne pédonculé cultivés à 25°C obscurité au cours de la 1 ^{ère} vague de croissance.....	103
Figure 44 : Morphogénèse d'un plant de chêne zeen (<i>Quercus mirbeckii</i> Durieu) cultivé à 25°C ±2°C à l'obscurité (Laifaoui, 1995).....	104

Figure 45 : Rythme de croissance d'un plant de chêne liège subissant un transfert direct obscurité- lumière (Nibouche, 1998).....	110
--	-----

Liste des tableaux

Tableau 1 :	Principaux chênes Algériens et leurs superficies (ha).....	7
Tableau 2 :	Augmentations de poids (en % du poids initial) pour des glands ayant séjourné en vermiculite humide en fonction des traitements appliqués (Alatou, 1984).....	27
Tableau 3 :	Temps (jours) nécessaire à l'obtention de 50% de germination en fonction du traitement appliqué aux glands avant leur mise en germe (Lamond, 1978).	28
Tableau 4 :	Influence des traitements physiques sur la germination des semences de <i>Quercus coccifera</i> L (Dergaoui, 1994).	29
Tableau 5 :	Influence des traitements physiques sur la germination des semences de chêne (Alatou, 1984).....	29
Tableau 6 :	Composition de la solution nutritive INRA-Morizet utilisée pour la culture de chêne (Alatou, 1990).....	36
Tableau 7 :	Stades de développement de la deuxième vague de croissance chez le chêne pédonculé (<i>Quercus robur</i> L.) (Lehir, 2005).....	Annexe2
Tableau 8 :	Composantes temporelles (durées moyennes en jours des phases d'allongement et de repos) des différents chênes étudiés en conditions contrôlées (25°C J.L de 16h/24h).....	51
Tableau 9 :	Composantes spatiales (nombre d'ensembles foliaires) des plants des différents chênes cultivés en conditions contrôlées à 25°C.....	53
Tableau10:	Durées moyennes en jours des phases d'allongement et de repos des différents chênes étudiées cultivés en conditions contrôlées, en J.L de 16 h /24 (Alatou, 1990).....	55
Tableau11:	Composantes spatiales (nombre d'ensembls foliaires) au cours de la croissance du chêne pédonculé en conditions contrôlées (25°C, 12°C, 18°C et 33°C J.L de 16h/24h). J.L de 16h/24h (Alatou, 1990).....	58
Tableau12:	Composantes temporelles (en jours) des plants de chêne liège cultivés à 25°C en jours longs de 16h traités par les différents traitements (GA ₃ , kinétine) aux différents stades de la 2 ^{ème} vague de croissance (Benmansour, 1999).....	81
Tableau13:	Composantes spatiales des plants de chêne liège cultivés à 25°C en jours longs de 16h traités par GA ₃ et kinétine aux différents stades de la 2 ^{ème} vague de croissance (Benmansour, 1999).....	87

Tableau14:	Effet de l'ablation totale des feuilles de 5mm sur les variations du plastochrone réel au cours de la deuxième vague de croissance (Lehir, 2005).....	98
Tableau15:	Composantes temporelles et spatiales chez des plants de chêne pédonculé au cours des transferts lumière-obscurité (Alatou, 1990)..	107
Tableau16:	Durées des phases d'allongement et de repos des deuxième et troisièmes vagues de croissance de plants de chêne pédonculé transférés à l'obscurité puis remis dans les conditions témoins (25°C± 1°C, JL) (Barnola <i>et al.</i> , 1993).....	109
Tableau17:	Composantes temporelles et spatiales chez des plants de Chêne pédonculé cultivés à l'obscurité à 25°C et transférés à la lumière au début de la 2 ^{ème} vague de croissance (Alatou, 1990).....	112

Liste des photos

Photo 01 :	Plants de chêne liège âgés de 06 mois, issus de différents traitements de semis direct (Younsi, 2006).....	32
Photo 02 :	Plants de chêne liège âgés de 02 ans, des traitements T0, T1 et T2, T3 et T4 issus du semis direct (Younsi, 2005).	33
Photo 03 :	Plants de chêne liège âgés de 04 ans, du traitement T0 et T2 issus du semis direct.....	34
Photo 04 :	Plant de chêne liège du témoin (T0) et du traitement T2 issus de semis direct (Younsi, 2005).....	34
Photo 05 :	Stades de développement d'un plant de chêne pédonculé (<i>Quercus pedunculata</i> L.) cultivé à 25°C en J.L de 16h au cours de la troisième vague de croissance (Alatou, 1990)	41
Photo 06 :	Effets d'une température fraîche sur l'hétéroblastie chez de jeunes chênes pédonculés.....	Annexe4
Photo 07 :	Ablation des feuilles de moins de 10 mm du <i>Quercus pédonculata</i> cultivé à 25°C J.L. (Alatou, 1990).....	94

Liste des abréviations

A : Allongement caulinaire

AIA : Auxine ou Acide indole acétique

BAP : 6-benzyladenine ou encore 6-Benzylaminopurine

CKs : Cytokinine

DMO : Diméthylloxazolidine 2-4-dione

E : Ecaille

F : Feuille à limbe avorté

F : Feuille à limbe assimilateur

GA₃ : Acide gibberellique

Lag : Flush lag

J.L : Jour long

Llin : Linear leaf elongation

MF : Matière fraîche

R : Repos apparent

Slin : Linear stem elongation

V : Vague de croissance

Introduction générale

Introduction

Chêne est le nom vernaculaire de nombreuses espèces d'arbres et d'arbustes appartenant au genre *Quercus*, et à certains genres apparentés de la famille des Fagacées, notamment *Cyclobalanopsis* et *Lithocarpus*. Le genre *Quercus* est sans doute un des genres forestiers les plus riches en espèces, mais aussi un des plus controversés. Nixon (1993) in Bussotti et Grossoni (1998) rapporte qu'il existe, selon les critères de classification adoptés, de 394 à 448 espèces toutes réparties dans l'hémisphère boréal. Elles occupent surtout les régions tempérées du Nord de l'Amérique, de l'Europe et de l'Asie, mais elles poussent aussi dans certaines zones tropicales et subtropicales en Amérique centro-méridionale, en Afrique du Nord et en Asie.

Divers représentants du genre *Quercus* jouent un rôle plus ou moins important dans la constitution des forêts méditerranéennes et bien que leur interprétation taxinomique précise soit souvent délicate, une vingtaine d'espèces sont citées. Parmi celles-ci, l'on a généralement l'habitude de distinguer des chênes à feuilles persistantes ou chênes sclérophylles, des chênes à feuilles caduques ou chêne caducifoliés et aussi des chênes semi-caducifoliés. Bien que cette classification ne réponde guère à des critères systématiques, elle correspond toutefois assez généralement à des types bioclimatiques. C'est ainsi que, les chênes sclérophylles caractérisent électivement l'étage de végétation « eu-méditerranéen » surtout en ambiance bioclimatique sub-humide, alors que les chênes caducifoliés se rencontrent essentiellement à l'étage « supra-méditerranéen » et en ambiance bioclimatique humide. Les chênes semi-caducifoliés se situent en revanche en Méditerranée méridionale et en ambiance bioclimatique humide également (Quezel, 1974 in Bussotti et Grossoni., 1998).

En Algérie, les chênes (vert, liège, zeen, kermès et afarès) représentent un capital forestier, ils couvrent des superficies étendues notamment dans le Nord et le Nord-Est, soit environ 40 % de la forêt Algérienne (Alatou, 1994). Cependant, la couverture forestière Algérienne a été ces cinquante dernières années le théâtre d'une grande destruction. Sa superficie estimée à 1.3 millions d'hectares de vraies forêts naturelles (DGF, 2002 in Ferka Zazou, 2006) connaît une régression quasi exponentielle, et se trouve aujourd'hui dans un état atterrant. Compte tenu des politiques et programmes, le sort des forêts algériennes reste tragique, pernicieux et désespérant. Quezel et Bonin (1980) in Rabhi (2011), estiment que l'inconvénient majeur des essences méditerranéennes notamment les chênes, réside en fait en une méconnaissance des techniques forestières qui leur seraient applicable afin d'obtenir les résultats

les plus satisfaisants. Cependant, la valorisation des chênes passent par la promotion et l'application d'une sylviculture axée sur la parfaite connaissance de leur croissance.

Peu de travaux de recherche sont réalisés jusqu'à présent sur les chênes en Algérie, pourtant, les chênaies sont les seules forêts du pays capables de produire des bois durs convenant pour plusieurs utilisations (la menuiserie fine, l'ameublement, les traverses de chemins de fer et des emplois de haute qualité de résistance mécanique,). Aussi, elles présentent un grand intérêt tant du point de vue écologique, biologique, esthétique, socio-économique, paysager et cynégétique.

Prenant en compte ces constatations, nous visons dans la présente contribution, la biologie de quelques espèces de chênes algériens. Le travail s'appuie sur les principaux résultats des différents travaux réalisés par l'équipe de Biologie des ligneux et Aménagement sur les chênes Algériens qui traitent de la conservation et germination des semences, le maintien du pouvoir germinatif en relation directe avec la teneur en eau et le seuil critique de déshydratation, le développement des semis en conditions semi-contrôlées caractérisés par une croissance rythmique, le déterminisme de la croissance rythmique, les composantes spatio-temporelles du rythme et sa modulation par les régulateurs de croissance et les ablations foliaires afin de bien comprendre l'impact de la variation thermique, photopériodique, et nutritionnelle sur la croissance et le développement des plants de chênes.

Du point de vue méthodologique, l'étude est scindée en deux parties :

- La première fait état des connaissances bibliographiques sur les chênes étudiés (historique, description générale, écologie et répartition, caractères des différents Chênes, croissance rythmique, facteurs impliqués dans la croissance rythmique et le développement hétéroblastique) ;
- La deuxième expose les méthodes d'analyse de la croissance ainsi que les résultats obtenus par les différents auteurs sur la germination et la croissance rythmique des chênes en conditions semi-contrôlées et la modification du rythme de croissance par les régulateurs de croissance et les ablations foliaires.

C'est dans ce contexte que nous avons choisi le sujet de ce mémoire, dont le point central se focalise autour de la biologie des chênes algériens. En effet, cette approche nous semble fort utile dans la démonstration de l'utilité économique.

Partie I

Synthèse bibliographique

I. Bref aperçu sur l'histoire des chênes

Le genre *Quercus* comprend plusieurs centaines d'espèces (entre 200 et 600), réparties dans l'hémisphère Nord depuis les régions tropicales jusqu'aux limites septentrionales des zones tempérées. Leur nombre fait l'objet de polémiques entre les taxonomistes, en raison des nombreuses formes intermédiaires résultant de l'introggression entre espèces. La monographie du genre *Quercus* de Camus (1934-1954) in Kremer *et al.* (2002) est sans doute la plus complète et, au plan taxonomique, subdivise le genre en six grandes sections botaniques dont les plus importantes en nombre sont les Chênes blancs (*Lepidobalanus*, 152 espèces) et les Chênes rouges (*Erythrobalanus*, 136 espèces).

Les premières traces de Chênes, identifiées par des restes fossiles en Amérique du Nord, remontent à l'Oligocène (il y a 35 millions d'années). Le genre *Quercus* explose littéralement vers la fin du Tertiaire, et on considère que la plupart des espèces actuelles s'étaient différenciées dès le Pliocène (il y a 10 millions d'années). La zone de diversification du genre se situe sans doute en Asie du Sud-Est ou en Amérique du Nord. Les nouvelles espèces apparurent à l'occasion de changements climatiques de grande amplitude durant le Tertiaire et restèrent confinées à des latitudes méridionales. Un nombre limité d'espèces faisait partie de la forêt mixte conifères feuillus « transcontinentale » qui s'étendait de manière continue de l'Eurasie à l'Amérique du Nord jusqu'à la fin de l'ère tertiaire (Manos et Stanford., 2001). La distribution actuelle des Chênes résulte des alternances climatiques périodiques qui se sont amplifiées au Quaternaire. Au total, plus de 17 alternances de périodes glaciaires (de durée variant entre 50 à 100 000 ans) et interglaciaires (de durée variant entre 10 à 20 000 ans) se sont succédé depuis le début du Quaternaire, il y a 2 millions d'années. Ces alternances se sont soldées par des cycles de recolonisation-extinction qui ont très largement façonné la diversité actuelle des forêts (Le Corre, 1997a in Kremer *et al.*, 2002). Elles ont en effet représenté un puissant facteur de sélection, et ont conduit à l'éradication en Europe de certaines espèces ou genres d'arbres forestiers (*Sequoia*, *Taxodium*, *Liquidambar*, *Tsuga*, *Carya*, *Pterocarya*...). Mais, au sein même des espèces qui ont persisté, cette diversité a pu être réduite ou au contraire augmentée, du fait de la fragmentation des aires.

Les conséquences sur la diversité génétique future des changements climatiques annoncés soulèvent de nombreuses interrogations. Certains prédisent que celle-ci sera mise à rude épreuve, d'autres sont moins inquiets et fondent leur jugement sur l'adaptation des Chênes à ces changements en réponse aux alternances climatiques du passé, notamment depuis les dernières glaciations (Kremer *et al.*, 2002).

II. Présentation générale du genre *Quercus*

1. Taxonomie

1.1. La classification de Cronquist (1981)

Règne : Plantae

Sous règne : Tracheobionta

Division : Magnoliophyta

Classe : Magnolipsida

Sous-classe : Hamamelidae

Ordre : Fagales

Famille : Fagaceae

Genre : *Quercus*

1.2. La classification APG III (Chase et Reveal., 2009)

Clade : Angiospermes

Clade : Dicotylédones vraies

Clade : Rosidées

Clade : Fabidées

Ordre : Fagales

Famille : Fagacées

Genre : *Quercus*

2. Description générale

Le genre *Quercus* compte plusieurs centaines d'espèces caduques, persistantes ou semi-persistantes, originaires des régions tempérées, tropicales ou subtropicales. Selon l'espèce, le chêne peut être un arbre de plusieurs dizaines de mètres de haut (chêne sessile), ou un grand arbuste (chêne vert) ou un arbrisseau (chêne kermès). De croissance rapide, il est capable de vivre plusieurs siècles, son tronc atteignant plus de 50 cm de diamètre. Le port du chêne varie aussi selon les espèces. Rustique à semi-rustique, le chêne appréciera une place en plein soleil dans un endroit dégagé.

De nombreuses espèces présentent des feuilles avec un bord lobé, mais certaines ont des feuilles entières avec un bord lisse ou denté. Une des principales caractéristiques réside dans la cupule du fruit. Les fleurs sont des chatons qui apparaissent au printemps. Les fleurs femelles sont isolées les unes des autres et entourées d'une enveloppe écailleuse, " la cupule ", à l'extrémité d'un pédoncule de longueur variable. Chez les chênes méditerranéens, les fleurs femelles sont groupées par 3 sur un court pédoncule. La cupule entoure plus ou moins longuement la base de l'akène (le gland). Celui-ci est de maturation annuelle ou bisannuelle.

Le fruit est un akène, appelé "gland", fixé dans une structure appelée cupule. Quand il est mûr, en septembre, il tombe de lui-même et quitte sa cupule.

Vu le nombre et la complexité botanique de ce genre, il a été divisé en sous-genres et en sections. Les caractères les plus apparents, qui permettent habituellement de comparer et de distinguer les chênes sont tirés de la cupule. On peut, ainsi séparer, la section des chênes chevelus (section *cerris*) qui comprend le chêne kermès, le chêne afarès et le chêne liège et la section des chênes à cupule lisse (section *lepidobalanus*) qui comprend le chêne rouvre, le chêne pédonculé, le chêne zéen et le chêne vert (Berrichi, 2011).

En général, les chênes rejettent très bien de souche, mais ne se bouturent pas. Le bois de chêne est brun clair ou foncé ; il est constitué de cernes annuels bien différenciés et apparents que traversent des rayons médullaires formant les « lignes claires » en coupe tangentielle et des taches lustrées, les « maillures », en coupe radiale. Bois très durable servant à une multitude d'usages.

En Algérie, les chênaies sont les seules forêts capables de produire des bois durs convenant pour la menuiserie fine, à l'ameublement, pour les traverses de chemins de fer et des emplois de haute qualité de résistance mécanique (Letreuch-Belarouci, 1995). Aussi elles présentent un grand intérêt tant au point de vue écologique que de la rapidité de sa croissance et de son rôle aux plans biologique, esthétique, paysager et cynégétique. Les glands servaient de nourriture aux porcs, ils sont aussi comestibles par les humains, sous forme de farine ou grillés comme substitut de grains de café. Le tronc fournissait un matériau de construction durable et l'écorce était utilisée pour le tannage du cuir.

3. Répartition géographique

Sous l'appellation « chêne » se cachent plus de 550 espèces accompagnées de nombreux hybrides capables de coloniser des milieux très variés. Le centre de répartition se situe en Amérique du Nord, mais un grand nombre d'espèces peuple la région méditerranéenne et l'ouest de l'Asie (Bonfils *et al.*, 2005). En direction du sud, quelques espèces se sont avancées jusqu'à l'Équateur et en Indonésie. En Afrique, ils sont limités à sa partie Nord. Aucune espèce n'atteignant la zone boréale au 60^{ème} degré de latitude (Bonfils *et al.*, 2005) (Fig.1).

Les Chênes colonisent des milieux extrêmement diversifiés, allant des zones arides (Afrique du Nord, Californie) aux zones tropicales humides (Colombie, Amérique centrale), en passant par les régions tempérées (Europe, Amérique du Nord, Asie centrale). En règle générale, c'est dans les régions tempérées que les aires de distribution occupent les plus vastes surfaces, à l'échelle des continents. En Europe, on dénombre une vingtaine d'espèces se répartissant pour moitié entre les Chênes de la section *Lepidobalanus* (Chênes blancs, ayant tous des feuillages caducifoliés, parfois marcescents) et les Chênes de la section *Cerris* (aux feuillages soit persistants soit caducifoliés).



Figure 1 : Situation du genre *Quercus* dans le monde (Romuald, 2007).

En Algérie, la chênaie est très inégalement répartie, les plus belles futaies denses occupent les montagnes de Kabylie et à l'est jusqu'à la frontière tunisienne (Messaoudene, 1996). Au plan de la répartition géographique on peut distinguer trois zones principales:

- le littoral Est et les massifs côtiers humides et sub-humides ; on y trouve les forêts les plus denses de chênes liège avec 229 000 ha qui se localisent principalement dans le nord-est du pays et les chênes caducifoliés (zéen et afarès) avec 65 000 ha soit 6,9 % de la surface totale boisée (Messaoudene, 1996). Ces peuplements occupent les milieux les plus frais et les altitudes élevées dans la suberaie. Avec sa croissance rapide, le zéen a tendance à recoloniser les subéraies.
- les Hautes plaines continentales avec les grands massifs de Pin d'Alep et de Chênes verts. Le chêne vert est surtout abondant dans le nord-ouest du pays et qui en étage semi-aride joue avec le thuya et le genévrier un rôle de protection essentiellement, la surface aurait fortement régressé en 30 ans, de 700 000 ha (Boudy, 1955) à 108 200 ha (PNDF, 1984). En milieu steppique l'alfa prédomine.
- l'Atlas Saharien avec, les maquis de chênes verts et de genévriers.

Tableau 1 : Principaux chênes Algériens et leurs superficies (ha)

Essences (Source)	1955 (Boudy)	1985 (Seigue)	1997 (Ghazi et al.)	2000 (RNF)	2002 (DGF)	2007 (DGF)
Chêne liège	426 000	440 000	463 000	229 000	358 048	230 000
Chêne vert	679 000	680 000	354 000	219 000	433 312	108 000
Chêne zeen et afarès	-	67 000	65 000	48 000	47 286	48 000

Source: (Ferka Zazou., 2006 ; Arfa., 2008)

III. La Croissance des chênes

La croissance est un processus par lequel les organismes vivants grandissent, au travers de transformations morphologiques et fonctionnelles, jusqu'à atteindre leur maturité physiologique. Champagnat *et al.* (1969) in Barnola *et al.* (1993) quantifie la croissance par l'ensemble des phénomènes biologiques qui se traduit par une augmentation irréversible de dimension et poids d'un individu ou des organes qui le composent.

Chez les végétaux, le processus de croissance résulte de deux phénomènes complémentaires: la multiplication des cellules et l'augmentation de leur taille. Les phénomènes de multiplication cellulaire sont limités à quelques îlots de cellules indifférenciées, les méristèmes, qui persistent pendant toute la vie de la plante. Dans les autres parties du végétal, les cellules ne font qu'augmenter de taille pendant la croissance.

III.1. La croissance rythmique

De très nombreux végétaux ont été décrits comme manifestant une croissance rythmique. Ce sont par exemple des champignons (Manachère, 1971 in Vogel, 1975), de nombreux arbres des pays tropicaux et équatoriaux (Hallé et Martin, 1968 in Sabatier, 1999 ; Hallé et Oldeman, 1970 in Mialoundama, 1991; Vogel, 1975) et des végétaux des pays tempérés cultivés en chambres climatisées et à température élevée (Lavarenne-Allary, 1966 in Mialoundama, 1985 ; Lavarenne *et al.*, 1971 in Rached-Kanouni *et al.*, 2012). Devant la multitude des espèces présentant ce mode de croissance, les spécialistes tendent à considérer que la croissance rythmique est un mode de croissance évolué, sélectionné au cours de l'évolution. Il offrirait en fait un «principe d'économie» permettant à l'arbre, végétal longévif et de grandes dimensions, d'élaborer longuement son appareil végétatif ramifié, en maximisant l'acquisition de matière et en minimisant les contraintes nées de déficience du milieu ou de compétition interne (Crabbé, 1996).

Dans les régions tempérées et méditerranéennes, le Chêne adopte ce mode de croissance pendant la belle saison (Alatou, 1992). Au cours du printemps et de l'été la croissance du bourgeon terminal des chênes en pousses successives séparées par des périodes de repos est un caractère bien connu de leur développement. Appelées communément pousses de la Saint Jean en France, mais aussi Summer shoots, Lammas shout, proleptie shoots (Dostal, 1967 in Alatou, 1990). Ce caractère de développement s'intègre dans la définition des « rythmes biologiques ».

Le terme « rythme » désigne en fait les caractéristiques temporelles du cycle lors que celui-ci se déroule régulièrement dans le temps (période), ou ses caractéristiques spatiales lorsqu'il est construit régulièrement dans l'espace (ex : nombre de feuilles, dimension de l'axe caulinaire) (Millet et Manachere, 1983 in Alatou, 1990). Pour Chouard (1969) cité par Vogel (1975) c'est "la répétition d'un phénomène à intervalles ou périodes plus ou moins réguliers".

Se basant sur ces définitions, trois situations se présentent et qui tiennent compte de la durée de la période du rythme. (Millet et Manachere, 1979 in Alouane, 2007) :

- rythmes de haute fréquence, dont la période est inférieure à 30 minutes.
- rythmes de moyenne fréquence dont la période est comprise entre 30 minutes et 60 heures, et qui sont subdivisées en :
 - rythmes ultradiens : période comprise entre 30 minutes et 20 heures
 - rythmes circadiens : période comprise entre 20 et 28 heures.
 - rythmes infradiens : période comprise entre 28 et 60 heures.
- rythmes de basse fréquence dont la période est supérieure à 60 heures.

La croissance rythmique du Chêne fait partie des rythmes de basse fréquence dont l'ordre de grandeur de sa période est d'environ trois semaines (Barnola *et al.*, 1986 in Rached-Kanouni *et al.*, 2012 ; Alatou, 1990). Ces rythmes biologiques sont observables soit directement, soit par l'intermédiaire d'instruments de mesure, c'est le cas de nombreux rythmes métaboliques et des fonctions biologiques diverses. D'autres (notamment certains phénomènes rythmiques de croissance chez les végétaux) inscrivent des structures périodiques permanentes (Millet, 1970 in Vogel, 1975).

III.2. Modes de croissance

La croissance primaire d'une tige est le résultat de deux mécanismes, l'organogenèse et l'allongement (Champagnat *et al.*, 1986 in Barnola *et al.*, 1993).

- L'organogenèse, phase de division et de différenciation cellulaire, induit l'initiation de nouveaux éléments au niveau de l'apex de la tige.

- L'allongement, ou phase d'augmentation de la taille des cellules, se manifeste essentiellement par l'allongement des entre-nœuds et des feuilles (Caraglio et Barthelemy, 1997).

Pour les espèces originaires des régions tempérées et méditerranéennes, la croissance annuelle d'une tige peut se réaliser au cours d'une ou plusieurs vagues d'allongement successives qui se traduisent par la mise en place de pousses annuelles constituées d'une ou plusieurs « unités de croissance » et qualifiées respectivement de « mono- ou polycycliques » (Vogel, 1975).

Pour décrire la croissance rythmique d'une tige, Hallé et Martin (1968) in Sabatier (1999) ont défini : « l'unité de morphogenèse » comme la portion de tige initiée par le méristème apical durant une phase d'organogenèse continue et « l'unité de croissance » comme la portion de tige mise en place au cours d'une phase d'allongement continue. Chez le chêne, ces unités de morphogenèse sont édifiées de la même manière et chaque étage comporte sur un axe orthotrope des ensembles foliaire de nature différentes : Ecailles stipulaires, limbes assimilateurs et en fin d'étage des ensembles foliaires à limbe avorté (Fig. 2). Cette croissance polycyclique est surtout fréquente chez les jeunes sujets (drageons, rejets, jeunes arbres) et tend à disparaître lorsque l'arbre devient adulte (Alatou, 1994). Elle concerne seulement le système aérien.

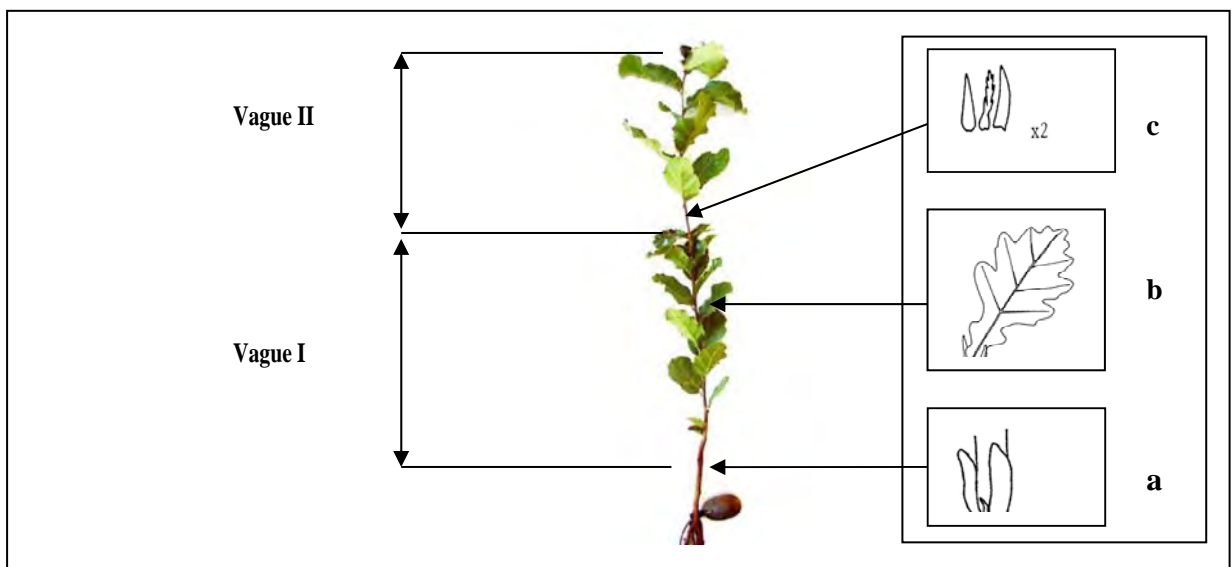


Figure 2 : Jeune plant de chêne liège (*Quercus suber*) ayant édifié deux vagues de croissance, cultivé en conditions contrôlées (25°C / jours longs). Les différents ensembles foliaires sont localisés : (a) écailles, (b) feuille assimilatrice, (c) feuille à limbe avorté (Younsi, 2006).

III.2. 1. Déterminisme endogène ou exogène du rythme

Le déterminisme de la croissance rythmique reste toujours discuté et la recherche des mécanismes qui lui sont sous-jacents constitue notre préoccupation essentielle. Il est clair que les facteurs externes agissent sur tous les rythmes de croissance:

- Si certains d'entre eux sont à l'origine même du rythme, celui-ci est alors appelé « exogène » (Vogel, 1975) et leur période correspond à celle des signaux externes c'est à dire que la période peut être d'un jour comme d'un an. Dans la littérature, ce type de croissance rythmique est aussi qualifié de rythme « atypique » ou « épisodique » (Crabbé, 1996).
- Si leur rôle n'est que quantitatif ou limitatif (peut se produire indépendamment des stimulus externes). Ces rythmes possèdent donc une composante endogène puisqu'ils apparaissent en l'absence de toute variation des paramètres environnementaux, comme celle d'une horloge : un tel rythme est alors appelé « endogène » (Manachere, 1966, 1967 in Vogel, 1975, Collin *et al.*, 1996). Dans ce cas selon la période du rythme spatio-temporel, deux cas se dégagent :

1^{er} cas. La période du rythme est trop longue pour être visible dans la nature. Dans cette situation, la phase de repos est souvent plus grande que celle de la croissance, c'est le cas du *Gnetum africanum* (Mialoundama, 1985) mais aussi et surtout des espèces de climat tempéré pour qui la rythmicité est visible uniquement en conditions contrôlées (noisetier : Barnola *et al.*, 1977 in Lehir, 2005 ; frêne : Lavarenne *et al.*, 1980 in Alatou, 1990 ; chataîgnier : Si-Mohamed, 1983 in Barnola *et al.*, 1990). En effet, en conditions naturelles, la rythmicité de développement de ces espèces est absente ou masquée par le rythme saisonnier (Champagnat, 1983 in Alatou, 1990).

2^{ème} cas. Il s'agit également de rythme de nature endogène mais dont la période, est inférieure ou très inférieure à 1 an. Il s'agit alors du rythme de croissance *sensu stricto*, qui est aussi qualifié de rythme « typique » ou « périodique » (Crabbé, 1996). Dans ce cas, la durée de la phase de repos est équivalente ou légèrement inférieure à celle de la croissance. La durée de la période permet l'expression d'au moins deux vagues de croissance pendant le temps favorable à la végétation et donc non contraint par les conditions exogènes. C'est le type de croissance rythmique le plus spectaculaire et le plus étudié, on citera notamment le cas, de l'hévéa (Halle et Martin, 1968 in Vogel, 1975), du manguier (Parisot, 1985 in Sabatier, 1999), de la bruyère

cultivée *in vitro* (Beaujard et Astie, 1983 in Lehir, 2005) et du *Rhododendron catawbiense* (Davidian, 1982 et Philipson, 1985 cités par Lehir, 2005), du chêne (Lavarenne-Allary, 1966 in Mialoundama, 1985; Alatou, 1990) dont le chêne pédonculé (*Quercus pedunculata Ehrh* : *Quercus robur L.*) occupait une place importante. Lavarenne (1965) in Sabatier (1999) a montré pour la première fois que le rythme a un déterminisme endogène. L'hypothèse en avait été formulée par Klebs (1917) in Alatou (1990) à la suite d'étude de croissance de jeunes plants de Hêtre et de Chênes placés en conditions contrôlées. La démonstration est basée sur le fait que le rythme se maintient lorsque les plants de Chêne pédonculé, sessile, blanc sont cultivés à une température constante de 27°C ($\pm 1^\circ\text{C}$) et en jour continu (Lavarenne, 1971 in Rached- Kanouni *et al.*, 2012). Dans cette condition, marquée par aucune variation de température, de longueur du jour et d'intensité ou qualité lumineuse, les vagues de croissance, se succèdent régulièrement, aussi longtemps que dure la culture. En un an, 16 vagues de croissance sont ainsi dénombrées pour le Chêne pédonculé (Alatou, 1990).

Les travaux concernant cette espèce ont permis de poser les fondements qui ont servi de base à beaucoup d'études. Ces travaux ont notamment suggéré que chez le chêne, c'est le développement hétéroblastique ou le polymorphisme foliaire, c'est-à-dire la production de différents types foliaires par le méristème, qui est à l'origine de l'expression de la croissance rythmique (Parmentier, 1993).

III.2. 2. Rythmes de croissance endogène et dormance

Etudier la croissance rythmique revient à faire une étude d'un cas particulier de dormance des bourgeons (Crabbé, 1993), car ce sont les caractères du repos végétatif qui sont en cause dans les deux cas. Mais à quel type de dormance appartient la croissance rythmique endogène ?

De nombreux termes et définitions ont été utilisés pour décrire la dormance mais ce phénomène ne connaîtra pas de définition idéale avant qu'il ne soit entièrement disséqué et compris. Nous utiliserons ici la définition faite par Lang (1987), basée sur la définition suivante: « La dormance est l'arrêt temporaire de croissance visible de toute structure de la plante contenant un méristème ». A partir de cette définition, Lang a divisé la dormance en trois catégories :

- Ecodormance (ou quiescence) : dans ce cas, l'inactivation de la croissance est imposée par des conditions environnementales défavorables. Les facteurs physiques impliqués sont la

température, la photopériode, le rayonnement, la nutrition, la disponibilité en eau... La croissance reprend lorsque les conditions environnementales redeviennent favorables.

- **Paradormance** (ou inhibition corrélative) : la suspension de croissance du bourgeon est due à un ou plusieurs facteurs internes à l'organisme mais extérieurs au méristème considéré. L'activité d'un autre organe situé à plus ou moins longue distance (feuille, fruit, tige...) limite celle du méristème. La reprise de croissance peut être assurée par l'ablation de l'organe responsable de l'inhibition ou par rupture des liaisons entre l'organe latent et la source d'inhibition.

- **Endodormance** (ou dormance vraie) : la suspension de la croissance d'un bourgeon est causée par des facteurs qui lui sont intrinsèques. Ainsi, aucune croissance ne peut être induite même lorsque le bourgeon est isolé (absence de paradormance) ou lorsqu'il est placé dans des conditions environnementales favorables (absence d'écodormance).

Il est à noter que ces trois types de dormance peuvent se succéder et/ou se superposer au cours du cycle annuel (Fig. 3) (Fuchigami *et al.*, 1982 et Saure, 1985 cités par Derory., 2005). La place du repos de la croissance rythmique dans cette classification est un point important. Ainsi, plusieurs arguments sont en faveur d'une considération du repos de la croissance rythmique comme un cas de paradormance. On citera notamment, les expériences d'ablation foliaires qui conduisent chez toutes les espèces à croissance rythmique à obtenir une croissance continue (hévéa : Halle et Martin, 1968 in Sabatier, 1999; cacaoyer : Vogel, 1975 ; chêne : Alatou, 1990). Champagnat *et al.* (1986a) cités par Barnola *et al.* (1993) suggèrent ainsi que dans le cas de la croissance rythmique endogène, le repos du bourgeon résulterait d'un enchaînement de corrélations inhibitrices ou stimulatrices venant d'un ou plusieurs organes proches du méristème, en l'occurrence ici les jeunes feuilles en croissance. Les caractéristiques du repos du rythme de croissance endogène se rapprocheraient donc de celles d'une paradormance selon la définition donnée par Lang (1987).

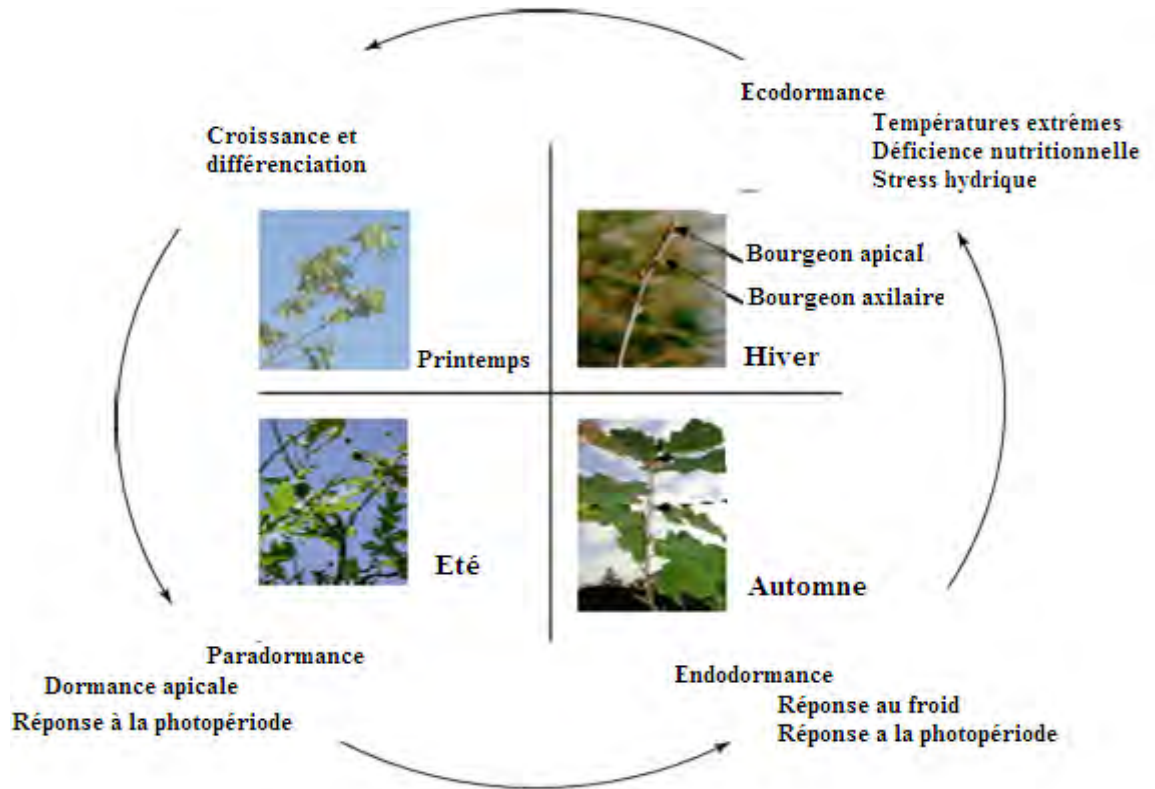


Figure 3 : Diagramme représentant les signaux et saisons correspondant aux trois types de dormance associés aux bourgeons apicaux et axillaires chez le chêne. (modifié d'après Horvath *et al.*, 2003 in Derory, 2005).

III.3. Rythmes de croissance spatio-temporels chez les ligneux

Les rythmes de croissance endogènes sont à la base de l'organisation spatio-temporelle des végétaux ligneux (Champagnat, 1978 et Crabbe, 1987 cités par Barnola *et al.*, 1993). Ils ont fait et font toujours l'objet d'études approfondies chez les arbres, essentiellement des feuillus et des arbustes (Champagnat *et al.*, 1986 in Rached-Kanouni *et al.*, 2012 ; Alatou *et al.*, 1989), chez les buissons (Barnola, 1976 in Barnola *et al.*, 1993) et chez quelques lianes (Mialoundama, 1991).

L'expression temporelle correspond à une alternance de périodes d'allongement de la tige et de repos du bourgeon terminal ; l'expression spatiale correspond à une variation de la longueur des entre-nœuds et à un polymorphisme foliaire ou hétéroblastie (Alatou, 1994).

Chez les végétaux ligneux, lorsque l'on parle de rythme de croissance ou de croissance rythmique, il s'agit communément de cycles dont le rythme spatial et le rythme temporel sont corrélés.

Le rythme de croissance constituerait donc un cadre rigoureux dans lequel les diverses activités morphogénétiques de l'arbre devraient s'insérer pour produire un individu de grande

taille se développant de manière équilibrée pendant de nombreuses années. Le nombre d'espèces exprimant cette croissance rythmique et pour certaines leurs poids économiques justifiant à eux seuls, de l'intérêt de l'étude du déterminisme de la croissance rythmique chez les végétaux ligneux.

III.4. Morphogénèse foliaire et développement hétéroblastique

La morphogénèse rassemble l'ensemble des évènements qui conduisent à l'obtention des différentes parties qui composent la plante. La morphogénèse d'une plante est donc intimement liée à sa croissance. Dans les organes à croissance déterminée comme les feuilles, les évènements sont plus complexes. L'utilisation de mutants notamment ceux d'*Arabidopsis* ont permis de dégager les différentes étapes qui conduisent à l'obtention d'une feuille de taille et de forme définies. Quatre étapes principales se dégagent :

- la sélection du site d'initiation du futur organe foliaire au niveau du méristème,
- le recrutement des cellules du méristème apical, pour la formation d'un initium foliaire, au site d'initiation,
- l'augmentation du taux de division cellulaire ainsi que le changement dans l'orientation de ces divisions conduisant à la formation d'un primordium foliaire. Le primordium croît puis se détache du méristème, on dit alors qu'il y a surrection du primordium,
- les différents processus permettant l'acquisition de la forme et de la taille finale de la feuille se succédant ensuite. Au niveau histologique, la formation des tissus procambiaux permet de caractériser le passage d'un primordium à une ébauche foliaire.

C'est donc à l'issue des différentes étapes précédemment décrites que la feuille acquiert sa forme et sa taille finale. Il est actuellement admis que selon la nature exogène ou endogène des facteurs régulant l'expression des différents gènes impliqués dans la morphogénèse foliaire, on parle respectivement d'hétérophyllie ou d'hétéroblastie (Kerstetter et Poethig, 1998). Ethymologiquement, l'hétérophyllie (en grec, *hetero* = différent et *phyllie* = feuille) caractérise une plante qui possède des feuilles dont la morphologie est différente (on parle ainsi de plante hétérophyllie) en réponse aux modifications des conditions environnementales (Kerstetter et Poethig, 1998). Au contraire, l'hétéroblastie (en grec, *hetero* = différent et *blaste* = forme) se rapporte à des organes de formes différentes (tiges ou feuilles) et ce terme est communément utilisé pour désigner la production de feuilles de morphologie différente sous un contrôle

développemental (Goebel, 1900 in Lehir, 2005). On parle ainsi de développement hétéroblastique pour exprimer le passage d'un type foliaire à l'autre (Gorenflot, 1996).

Chez les ligneux mais également chez les espèces herbacées, dans le cas d'un développement hétéroblastique typique, on observe le long de la tige trois classes de feuilles : les feuilles juvéniles, les feuilles de transition et les feuilles adultes (Kerstetter et Poethig, 1998). En parallèle de ce cas classique, on rencontre le développement hétéroblastique inversé qui consiste en une juvénilisation de la croissance. Ainsi, dans le cas des espèces pérennes, ce phénomène indique un passage du végétal vers un état de vie ralentie. C'est le cas de la majorité des espèces ligneuses qui forment des écailles pour recouvrir le bourgeon. Chez ces espèces, le développement hétéroblastique inversé peut être plus ou moins complexe. Ainsi, comme il vient d'être mentionné, la majorité d'entre elles produisent seulement deux types foliaires : les écailles et les feuilles adultes c'est à dire les feuilles assimilatrices (*Acacia* ; *Erica x darleyensis* : Beaujard et Astié, 1983 in Lehir, 2005). Chez d'autres espèces par contre l'expression est plus complexe. Ainsi, on citera le cas extrême du *Pseudopanax crassifolius*, un arbre de Nouvelle Zélande qui produit huit types foliaires différents en plus des écailles qui entourent ses bourgeons dormants (Gould, 1993). Chez les espèces ligneuses présentant une rythmicité de croissance, la production des différents types foliaires constitue également une manifestation du rythme d'élongation de la tige. Ce phénomène est ainsi observé chez le chêne pédonculé (Lavarenne-Allary, 1966 in Mialoundama, 1985; Alatou, 1990), l'hévéa (Halle et Martin, 1968 in Sabatier, 1999), le cacaoyer (Vogel, 1975) et le *Gnetum* (Mialoundama, 1991).

Actuellement, les mécanismes contrôlant le passage d'un type foliaire à l'autre ne sont pas élucidés que ce soit chez les espèces herbacées ou ligneuses mais les différents travaux concernant la morphogenèse foliaire constituent autant de pistes à explorer dans la recherche du déterminisme des changements de formes foliaires qui ont lieu chez les espèces à développement hétéroblastique.

III.5. Facteurs impliqués dans la croissance rythmique et le développement hétéroblastique

III.5.1. Facteurs environnementaux

a- Température

En conditions naturelles, l'influence des températures fraîches estivales et froides hivernales est bien connue pour induire l'entrée ou la sortie d'endodormance des ligneux se développant sous les climats tempérés (Lavarenne *et al.*, 1975 in Lehir, 2005). Cependant, l'existence de ces alternances saisonnières de température masque bien souvent celle d'un rythme de croissance endogène. Le transfert de ces végétaux en chambre climatique, où l'uniformisation des conditions de température est possible, a permis l'expression du rythme de croissance endogène en dehors de toutes contraintes environnementales. C'est ainsi qu'une croissance rythmique endogène de la tige a notamment pu être produite de façon répétée et uniforme chez *Quercus robur*, *Quercus petraea*, *Quercus pubescens* (Lavarenne-Allary, 1963 in Alatou, 1990), *Hevea brasiliensis* (Hallé et Martin, 1968 in Vogel, 1975), *Gnetum africanum* (Mialoundama, 1991) et *Citrus deliciosa*, *Citrus aurantium* (El-Morsy et Millet, 1989 et 1993 in Lehir, 2005), mais également chez la bruyère cultivée *in vitro* (Viéumont, 1984b in Alatou, 1990). Cependant il a également été montré chez certaines de ces espèces que les conditions climatiques avaient un rôle sur le rythme en modulant plus ou moins son amplitude et sa fréquence. Chez le frêne (Lavarenne *et al.*, 1975 in Alatou, 1990), le chêne rouge (Farmer, 1975 in Lehir, 2005), le chêne pédonculé (Alatou, 1990) et le chêne liège (Rached-Kanouni *et al.*, 2012), la phase de repos entre deux vagues de croissance est d'autant plus courte que la température de culture est élevée. Plus précisément, chez le chêne pédonculé (Parmentier, 1993) et une température de 35°C perturbe fortement l'expression des composantes de la croissance rythmique

b- Photopériode

La croissance des tiges et des feuilles dépend de la durée relative du jour et de la nuit, ainsi que de l'intensité et de la qualité de la lumière (Jaques, 1987 in Nibouche, 1998).

Chez les espèces à croissance rythmique, le passage de jours longs en jours courts peut avoir plusieurs effets selon la nature du rythme. Chez les espèces du genre *Quercus* notamment, quand l'élongation est finie, les bourgeons terminaux sont en phase de « repos apparent ». Si les plants sont alors placés en jours longs, il y aura production d'une nouvelle vague de croissance alors

que placés en jours courts, aucun débourrement ne sera observé (Lavarenne- Allary, 1966 in Mialoundama, 1985). Inversement, une augmentation de la durée de l'éclairement voire un éclairement continu induit une accélération du nombre de vagues de croissance produites (chêne pédonculé : Lavarenne-Allary, 1963 in Alatou, 1990). Ainsi, Alatou (1994) affirment que la croissance rythmique est déstabilisée à l'obscurité, et l'allongement devient alors continu. Des transferts à l'obscurité, à différents stades d'une vague de croissance, de plantes cultivées à la lumière conduisent à des modifications des durées de repos (Alatou, 1990 ; Laifaoui, 1995 ; Nibouche 1998). Des transferts inverses, c'est-à-dire de la lumière à l'obscurité, entraînent également des modifications de l'expression temporelle mais beaucoup moins de la différenciation foliaire (Alatou, 1990 ; Barnola *et al.*, 1993). Finalement Longman (1991) in Lehir (2005) précise que les réponses à la photopériode ne dépendent pas seulement de l'espèce, ni du génotype mais également de l'organe considéré, de l'âge et de la taille de l'arbre. Ainsi, dans des conditions contrôlées, les interactions entre l'intensité lumineuse, la température et d'autres facteurs sont courants et les effets peuvent donc être additifs.

c- Composition de la solution nutritive

Si l'on considère une corrélation entre système racinaire et aérien dans le déterminisme de la croissance rythmique, une solution minérale qui affecte le développement du système racinaire devrait engendrer des conséquences sur l'élongation de la tige. Chez le chêne pédonculé, cultivé en serre, l'apport renforcé en azote ammoniacal ne semble pourtant pas être un facteur susceptible de s'opposer efficacement à la croissance rythmique de cette espèce (Parmentier, 1993). En situation de privation nutritionnelle totale (culture sur eau distillée), la croissance de la tige est suspendue alors que celle des racines est maintenue. Le rétablissement d'un apport nutritif normal conduit à un retour de la croissance rythmique de la tige (Parmentier, 1993). Par contre, la culture *in vitro* de la même espèce montre qu'en présence de la solution la plus riche en azote total et en ion NH_4^+ , la croissance de l'axe caulinaire devient continue (Juncker, 1993).

III.5.2. Les ablations foliaires

Tous les travaux réalisés chez les végétaux ligneux ayant pour but de substituer à la croissance rythmique une croissance continue ont fait appel à l'ablation totale ou partielle des

jeunes feuilles (chêne pédonculé : Payan, 1982, Champagnat *et al.*, 1986b, Alatou, 1990) ; le cacaoyer : Vogel, 1975 ; l'hévéa : Hallé et Martin, 1968 in Vogel, 1975 ; le chêne rouge : Collin *et al.*, 1996). Chez ces espèces, les résultats sont identiques et montrent que la suppression de toutes les feuilles dès qu'elles atteignent quelques millimètres ou quelques centimètres, selon les espèces, provoque :

- une croissance continue du système aérien,
- un dégagement continu et régulier des feuilles hors du bourgeon terminal (plastochrone apparent constant),
- la production unique de feuilles assimilatrices (pas de production d'écailles ou de type foliaire intermédiaire),
- des entre-nœuds de longueur identique et le plus souvent très courts.

Ces travaux illustrent clairement l'importance des jeunes feuilles dans la mise en place du développement hétéroblastique et du rythme de croissance, mais, actuellement, le mécanisme par lequel les ablations foliaires agissent est encore peu connu. Chez le chêne rouge, l'effet de l'ablation totale des feuilles est modéré notamment par la disponibilité des ressources, de sorte que la défoliation seule ne peut avoir d'effet sur le taux de photosynthèse mais que les interactions ablation/eau, et ablation/eau/nutriments sont significatives (Mcgraw *et al.*, 1990 in Lehir, 2005).

III.5.3. Apport exogène des régulateurs de croissance

L'apport exogène des régulateurs de croissance est également connu pour modifier la croissance rythmique mais également le développement hétéroblastique chez le chêne pédonculé cultivé en serre (Champagnat *et al.*, 1986b ; Parmentier, 1993) ou *in vitro* (Juncker, 1993), le chêne rouge (Collin *et al.*, 1996), le cacaoyer (Abo-Hamed *et al.*, 1981) et le chêne liège (Benmansour, 1999). Parmi les différents régulateurs de croissance appliqués, il a été rapporté que seules la gibbérelline A3 et la cytokinine sous forme 6-BAP ont un effet que l'expression du rythme de croissance. Ainsi, chez ces espèces l'apport de gibbérelline A3 affecte la croissance rythmique en augmentant la durée de la phase de croissance (Abo-Hamed *et al.*, 1981 ; Parmentier, 1993 ; Collin *et al.*, 1996) alors que l'apport de 6-BAP s'oppose efficacement à la transformation d'une feuille à limbe avorté en stipule écailleuse (Champagnat *et al.*, 1986b).

Partie II

Résultats et Discussions

I. Conservation et germination des glands

1. Le matériel végétal

1.1. Récolte

Le matériel végétal est constitué de jeunes plants de six espèces différentes de chêne: chêne pédonculé (*Quercus pedunculata*Ehrh = *Quercus robur* L.), chêne liège (*Quercus suber* L.), chêne vert (*Quercus ilex*), chêne zeen (*Quercus mirbeckii*Durieu), chêne afarès (*Quercus afarès*Pomel) et chêne kermès (*Quercus coccifera* L.) issus de la germination de glands.

- Les glands de chêne pédonculé sont récoltés dans la région de Lezoux et de Randan (France), en Octobre 1990.

- Les semences de chêne zeen et de chêne liège sont récoltées dans la forêt de Sidi Driss à 40 km de Constantine, en Octobre 1990, au moment de leur chute.

- Les glands de chêne kermès et de chêne afarès ont été récoltés respectivement dans le Parc National de Gouraya (Bejaia), et dans la forêt de l'Akfadou (Tizi –ouzou) dès leur chute au cours des mois d'Octobre-Novembre 1994.

1.2. Caractéristiques anatomiques du gland

Le gland est un fruit sec ou akène. Il est constitué d'une graine enveloppée par un péricarpe assez coriace de couleur brune (Fig. 4). Le péricarpe est formé de trois couches: vers l'extérieur par un épiderme externe ou épicarpe ; vers l'intérieur par l'endocarpe ; au centre par le mésocarpe. Le hile constitue la partie basale du gland ; c'est la zone la plus perméable du péricarpe. Le micropyle représente la partie distale.

La graine est protégée par un tégument assez mince et nervuré. Elle comprend deux cotylédons qui cache du côté du micropyle un embryon composé d'une radicule, d'une tigelle et d'une gemmule.

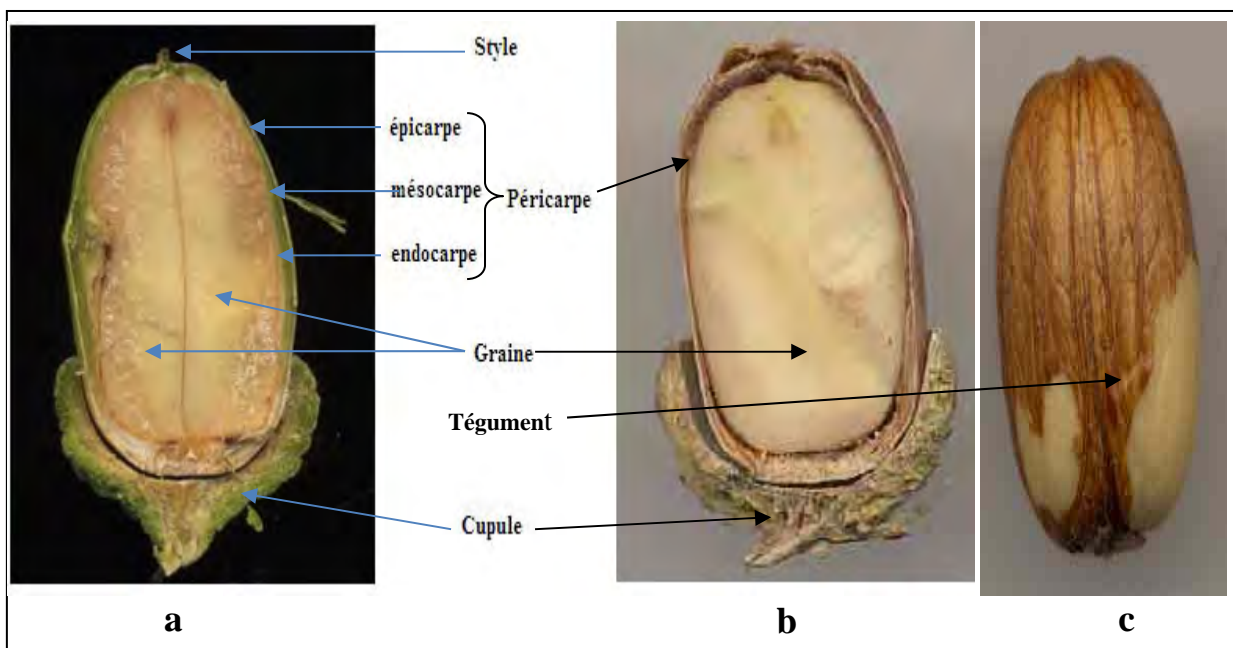


Figure 4 : Coupe longitudinale dans un gland de chêne pédonculé (**a** : montrant les deux cotylédons de la graine, **b** : passant entre les cotylédons et montrant l'axe embryonnaire, **c** : graine isolée. Une partie de son tégument a été enlevée).

2. Conservation et teneur en eau

Parmi les facteurs qui interviennent sur la longévité des glands, la teneur en eau et les conditions de stockage (température de conservation et hygrométrie). Ceci indique qu'une humidité, même très faible ou dans des zones localisées de la graine (Leubner-Metzger, 2005 in Gimeno-Gilles, 2009) serait nécessaire à la levée de dormance.

Les semences utilisées pour les expériences de germination sont les glands de chêne liège et de chêne zeen ayant subi une stratification froide dans de la vermiculite à +3°C pendant quatre semaines (Alatou, 1984). Des expériences complémentaires avec des lots de glands identiques ont permis de suivre leur imbibition, l'apparition des racicules (fin de la germination au sens strict) puis leur allongement.

Des glands conservés à sec au laboratoire ont été également utilisés.

2.1. Détermination de la teneur en eau

La teneur en eau est l'un des facteurs limitant de la germination, pour cela un seuil minimal doit être préservé : seuil en dessous duquel la germination n'a pas lieu. Cette quantité

d'eau minimale permet de maintenir en vie l'embryon, donc sa faculté germinative (Alatou, 1984).

La teneur en eau représente la différence de poids de la matière fraîche (P.F) et du poids de la matière sèche (P.S), obtenue après un passage à l'étuve de 96°C pendant 48 heures. Elle a été déterminée pour 10 glands des différents chênes étudiés.

La détermination de la teneur en eau est effectuée selon la formule de Vilain (1987 in Nibouche, 1998) :

$$T.E = \frac{PF - PS}{PF} \times 100$$

T.E : Teneur en eau

PF : Poids frais

PS : Poids sec

Les résultats obtenus par différents auteurs ont montrés que les glands des chênes étudiés présentent des teneurs en eau de 25% pour le chêne pédonculé (Alatou, 1990), de 42 % et 58 % respectivement pour le chêne liège et le chêne zeen (Alatou, 1984), de 43 % pour le chêne kermès (Dergaoui, 1994), de 37 % à 45 % pour le chêne vert (Meziane,1988) et de 20 % pour le chêne rouge (Dholmes *et al.*, 1955 in Nibouche, 1998).

Au moment de leur récolte, les glands de Chêne pédonculé (*Quercus robur*) et de Chêne sessile (*Quercus petraea*) sont riches en eau et meurent rapidement s'ils se déshydratent (Finch-Savage et Clay, 1994 in Corbineau et Roman-Amat., 2001); ce sont typiquement des semences récalcitrantes. Les travaux réalisés de 1994 à 1996 au laboratoire de Physiologie végétale appliquée de l'Université Pierre-et-Marie-Curie(Paris 6) en collaboration avec l'Office National des Forêts (ONF) ont montré que 50 % des glands du Chêne sessile sont morts lorsque la teneur en eau (par rapport à la matière sèche) des cotylédons et de l'axe embryonnaire est réduite à 60-70 % et 90 % respectivement, soit 37-42 % et 47 % par rapport à la matière fraîche respectivement (Corbineau et Roman-Amat, 2001). Pour cette espèce, la teneur seuil au-dessous de laquelle il n'y a pas d'émergence de plantule est de l'ordre de 30-35 % par rapport au poids sec (23-26 % par rapport au poids frais).

Par ailleurs, Schidt'ctité par Nibouche (1998), estime que 45 % est la meilleur teneur en eau des glands, celle qui conserve toute sa faculté germinative. Cette teneur en eau diminue au cours du temps de stratification.

Soska cité par Lamond et Levert (1980 in Benmansour1999) précisent qu'une bonne conservation des glands de chêne pédonculé nécessite une teneur en eau de 40 à 45 %. Les travaux réalisés dans ce domaine avec des glands de chênes européens montrent que le seuil critique de déshydratation se situe entre 25 et 35% par rapport au poids frais (Lamond et Levert, 1980 in Benmansour, 1999).

Pour le chêne liège le seuil critique de déshydratation est de 30 % (Benmansour, 1999) ; il est donc le même que celui obtenu par Alatou (1984) et Merouani (1996). Il est de 20 % pour le chêne rouge, 22 % pour le chêne sessile et 25 % pour le chêne pédonculé (Dolmes *et al.*, 1955 in Nibouche, 1998).

2.2. Conservation

La conservation des graines demeure à l'état actuel un objectif à atteindre, son but est de maintenir une bonne faculté germinative. Les techniques décrites par les chercheurs insistent particulièrement sur l'effet de l'humidité relative, d'une température basse et le maintien d'une teneur en eau relativement élevée. Les glands comme la plupart des grosses semences d'essences forestières à teneur en eau relativement élevée sont difficiles à conserver (Lamont et Levert, 1980 in Nibouche, 1998).

En fait, il apparaît que les méthodes de conservation des glands sont encore très mal définies et qu'elles varient largement selon les auteurs et les possibilités matérielles.

Grâce à différents travaux antérieurs (Holmes et Buszewicz, 1956; Bonnet-Masimbert *et al.*, 1977; Delatour, 1978; Delatour et Morelet, 1979 cités par Corbineau et Roman-Amat, 2001), l'Office National des Forêts (ONF) en France met en œuvre, depuis 1980, une méthode de conservation des glands qui permet de maintenir ces derniers en bon état physiologique pendant environ 18 mois, soit de la récolte de l'automne n au printemps de l'année $n + 2$ (Preneyet *et al.*, 1997). Cette méthode repose schématiquement sur le cryptique « élimination de l'agent de la pourriture noire (*Ciboria batschiana*) selon la méthode décrite par Messer (1960, cité par Corbineau et Bernard Roman 2001) + température positive proche de 0 °C + hygrométrie élevée ». Elle donne globalement satisfaction et permet de proposer aux pépiniéristes un approvisionnement moins affecté par les irrégularités des fructifications (Corbineau et Bernard Roman, 2001).

Dans la présente étude, deux méthodes de conservation sont étudiées :

a. Stratification à froid

Les glands des chênes étudiés (pédonculé, liège et zeen) sont triés et mis à tremper pendant 24 heures dans l'eau courante. Le traitement fongicide consiste à immerger les semences pendant 48 heures dans une solution contenant un mélange de Benomyle (0.4 g. l⁻¹) et de Méthylthiophanate (1 g. l⁻¹). Après ressuyage, ils sont conservés à + 1°C en chambre obscure dans des bacs renfermant de la vermiculite sèche (Bonnet-masimbert *et al.*, 1973 in Alatou, 1990). Dans ces conditions de stockage, les glands peuvent être conservés pendant une ou deux années (Preney *et al.*, 1997). Leur conservation doit respecter une teneur en eau minimale. Elle est importante car toute diminution de celle-ci aboutit à une perte sévère de la capacité germinative (Alatou, 1984).

b. Conservation à sec au laboratoire

Deux chênes sont utilisés, le chêne zeen et le chêne liège. Afin d'éliminer les parasites, les glands des deux chênes sont placés pendant quelques semaines à l'abri du rayonnement solaire dans des tiroirs bien aérés. Ils ont ainsi subi une période de dessèchement qui permet d'éviter un développement possible des moisissures.

Le dessèchement des glands a été suivi pendant une période de trois mois sur des échantillons de 100 glands en conditions de laboratoire (19°C±2°C) (Alatou, 1984).

Les résultats obtenus montrent selon Alatou (1984) une baisse importante du poids des glands conservés à sec au laboratoire au cours des premières semaines dont la moitié est constatée dans les dix premiers jours (Fig. 5). Le poids se stabilise à partir du 60^{ème} jour. Sur une période de trois mois à l'air libre, les pertes d'eau par rapport au poids final sont de 53 % pour le chêne liège et de 63 % pour le chêne zeen. Ce même auteur a constaté qu'après 51 jours de stratification froide, les glands de chêne liège ont perdu 25 % de leur poids initial et ceux du chêne zeen 11 %. La teneur en eau finale par rapport au poids frais a été estimée à 45 % chez le chêne liège et 56 % pour le chêne zeen. Les résultats de la teneur en eau et de germination mensuels enregistrés par Chouial M., (2012) ont montrés également que les glands de chêne liège conservés en chambre froide thermo-réglée (0 à 2°C) et dotée d'un humidificateur, sont restés pratiquement intacts. Le taux de germination est très satisfaisant.

Dans son étude, Gherbi (2005) a suivi également l'évolution de la teneur en eau des glands de chêne liège au cours de 17 semaines de stratification au laboratoire à une température de 19°C,

la teneur moyenne obtenue sur dix glands avec cupule est de 60.49 % et 52.21 % chez les glands sans cupules (semaine 0), la perte d'eau est importante durant les trois premières semaines soit de 38.11 % pour les glands avec cupule et 32.19 % pour les glands sans cupule, elle devient faible au-delà de la 12^{ème}- 13^{ème} semaines.

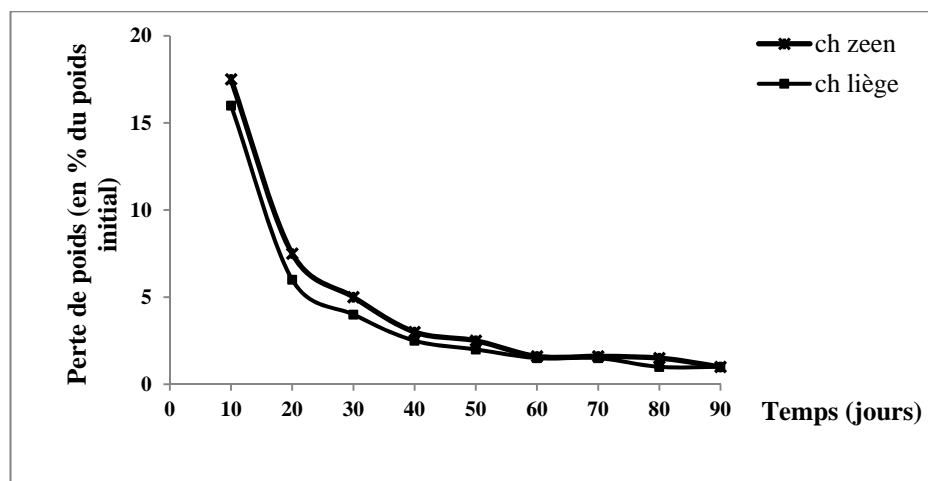


Figure 5 : Dessèchement au laboratoire ($19^{\circ}\text{C}\pm 2^{\circ}\text{C}$) des glands de chêne.

3. Traitements physiques, cinétique de réhydratation et germination des glands

La germination est définie comme la phase transitoire entre le stade graine sèche et l'apparition de la radicule (Bewley et Black, 1994 in Gimeno-Gilles, 2009). Cette phase nécessite en premier lieu l'imbibition des tissus. Si les conditions physiologiques sont favorables (absence de dormance primaire) ainsi que les conditions environnementales (disponibilité en oxygène, température adéquate), la germination est possible.

Le processus de la germination de semences commence donc par une imbibition dont on peut suivre facilement l'évolution par pesées. Cette imbibition aboutie à un seuil de réhydratation favorable à une germination, pour cela différents traitements physiques sont appliqués aux glands pour pouvoir comparer la cinétique de germination de lots de dix glands ayant subi, avant leur mise en germe, l'un ou l'autre des traitements suivants :

T₀ : Glands intacts ;

T₁ : Immersion des glands dans l'eau pendant 48 heures ;

T₂ : Ablation des enveloppes séminales (péricarpe et téguments) ;

T₃ : Ablation du péricarpe, puis immersion dans l'eau courante pendant 48 heures ;

T₄ : Immersion dans l'eau pendant 48 heures, puis ablation des enveloppes séminales ;

T₅ : Gland scarifié.

Pour le chêne pédonculé, les glands ont été mis à germer verticalement (hile vers le haut), à demi enfouis dans de la vermiculite saturée d'eau, à l'intérieur de bacs de plastique recouverts de papier d'aluminium et placés en chambre obscure à température rigoureusement contrôlée. Pour les glands du chêne zeen et du chêne liège, les bacs de germination sont disposés sur les paillasses du laboratoire sous un éclairage de 5000 Lux avec photo période moyenne de 8 heures. Les conditions thermiques et hygrométriques sont plus ou moins variables. La température moyenne est évaluée à 17°C et l'humidité relative à 60 %.

3.1. Cinétique d'imbibition

Pour quantifier le taux de réhydratation des glands ainsi que de leurs différentes parties (péricarpe, tégument, gland dénudé,.....), une expérience à été réalisée par Alatou (1984) sur des glands de chêne liège et de chêne zeen. Cette dernière consiste en une immersion prolongée des glands dans de l'eau de robinet pendant 51 jours. Pour éviter les phénomènes d'anoxie, l'eau est renouvelée quotidiennement. Des lots de 10 glands ont été utilisés. Ces glands ont été préalablement soumis : soit à une stratification froide à +3°C pendant 50 jours. Soit à une conservation à sec au laboratoire pendant 50 jours.

Pour chaque lot, l'auteur a immergé respectivement :

- Des glands intacts.
- Des glands ayant subi l'ablation des enveloppes séminales.
- Des glands ayant subi l'ablation du péricarpe.
- Des enveloppes (tégument + péricarpe).
- Des péricarpes détachés.

Les traitements appliqués aux glands des différents chênes étudiés, montrent que la réhydratation et la vitesse d'imbibition sont fortement influencées et affectent considérablement la reprise d'eau et la germination (Tab. 2). Ainsi, la cinétique de réhydratation est beaucoup plus rapide chez les glands dénudés, que chez les glands intacts (T_0). Selon Alatou (1984), l'ablation du péricarpe (T_3) est favorable à l'imbibition chez le chêne zeen, elle est presque sans effet chez le chêne liège (Fig. 5), ce qui révèle des différences quant au rôle des diverses enveloppes dans la pénétration de l'eau vers l'embryon. Dans les cas extrêmes, la reprise d'eau peut atteindre

80 à 100 % du poids initial. Cette imbibition peut être très rapide et atteint 60 % en 9 jours pour des glands de chêne zeen scarifiés et elle est de 40 % pour les glands de chêne liège (Tab. 2).

Tableau 2 : Augmentations de poids (en % du poids initial) pour des glands ayant séjourné en vermiculite humide en fonction des traitements appliquées (Alatou, 1984).

Espèce	Jours	2	5	9	12	16	21	27	34	42	49
	Traitement										
Chêne liège	T ₀	18	21	25	28	29	30	39	44	48	54
	T ₁	12	18	21	24	25	28	30	36	48	54
	T ₂	25	27	29	31	33	42	50	66	87	92
	T ₃	11	14	17	20	23	31	34	40	45	55
	T ₄	10	15	17	19	22	30	39	48	54	61
	T ₅	23	29	41	44	47	53	61	70	76	82
Chêne zeen	T ₀	10	11	12	14	16	20	23	25	28	31
	T ₁	8	8	9	10	12	15	18	20	23	27
	T ₂	20	23	28	31	34	37	43	46	54	57
	T ₃	5	11	12	13	18	21	24	29	32	38
	T ₄	18	22	26	29	33	41	45	55	59	63
	T ₅	30	45	63	68	72	80	85	90	100	100

Dans le cas où les graines et les péricarpes sont placés séparément dans l'eau, les péricarpes s'hydratent davantage, plus rapidement que les glands dénudés et les glands intacts (Fig. 6). En fin d'immersion, les péricarpes ont repris 41 % d'eau pour le chêne liège et 45 % pour le chêne zeen. La cinétique de réhydratation est donc influencée par la perméabilité différentielle des enveloppes séminales (Alatou, 1984).

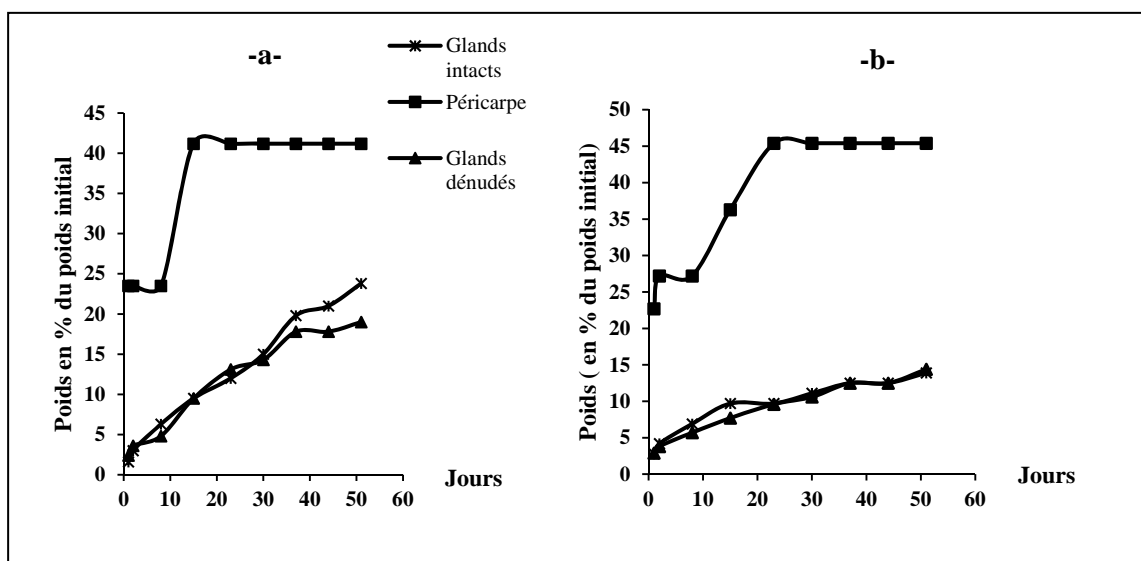


Figure 6: Augmentation de poids (en % du poids initial) des glands immergés pendant 51 jours : (a) : chez le chêne liège, (b) : chez le chêne zeen.

3.2. Cinétique de germination

La cinétique de germination est régulée par la température, l'optimum variant d'une espèce à l'autre selon le milieu auquel elle est adaptée et également par l'éclairement (Gimeno-Gilles, 2009).

Le mode d'expression de la vitesse de germination (Tab. 3) illustre assez bien les différences de cinétique à la suite des divers traitements (T₀: Témoin ; T₁: Immersion des glands dans l'eau pendant 48 heures ; T₂: Ablation des enveloppes séminales (péricarpe et téguments) ; T₃: Ablation du péricarpe, puis immersion dans l'eau courante pendant 48 heures ; T₄: Immersion dans l'eau pendant 48 heures, puis ablation des enveloppes séminales) appliqués aux différentes semences de chêne avant leur mise en germe.

Tableau 3: Temps (jours) nécessaire à l'obtention de 50 % de germination en fonction du traitement appliqué aux glands du chêne pédonculé avant leur mise en germe (Lamond, 1978).

Récolte des graines			Traitement effectué				
Provence	Date	Température de germination	T ₀	T ₁	T ₂	T ₃	T ₄
Creuse(France)	17.10.76	16 °C	19.8	15.8	3.6	2.0	-
	17.10.76	24°C	22.2	14.0	2.7	2.0	-
	17.10.76	24°C	15.4	21.5	2.3	2.0	5
Puy-de-dôme	16.10.76	20°C	24	24	2.6	2.0	-
	23.10.76	24°C	20	20.5	3.2	2.2	-

L'on notera principalement que, dans toutes ces expériences, les semences mises à germer après ablation des enveloppes séminales (Lots: T₂, T₃ et T₄) germent beaucoup plus rapidement que les autres (Lots: T₀, T₁) (Tab. 5). Ce traitement est légèrement efficace lorsqu'il est effectué après imbibition des glands (T₄) (Fig.6). L'immersion des glands entiers dans l'eau pendant 48 heures (T₁), semble n'avoir aucune influence sur leur germination (Lamond, 1978 et Alatou, 1984). Les résultats obtenues par Dergaoui (1994), montrent également que lorsque l'imbibition des glands de chêne kermès est importante en début de germination, la semence a tendance à germer plus rapidement, il est donc démontré que les enveloppes séminales demeurent un frein potentiel pour la réimbibition de l'embryon et de sa germination (Tab. 4).

Tableau4: Influence des traitements physiques sur la germination des semences de *Quercus coccifera* L. (Dergaoui, 1994).

Traitements	Reprise d'eau (%)	Durée de germination (js)	Capacité de germination (%)	Capacité d'émergence (%)
T ₀	16.35±4.19	79	70	50
T ₂	22.11 ± 4.22	4	100	70
T ₃	21.00 ± 4.38	4	100	70
T ₅	11.89 ± 4.65	25	70	50

Il apparait indéniable que ce sont surtout les enveloppes du péricarpe qui constituent l'obstacle prépondérant de cette réhydratation, le traitement T₃ le montre très bien. La durée de germination est réduite lorsque la quantité d'eau reprise est importante (Tab. 4).

Les résultats obtenus par Alatou (1984) sur la capacité germinative (sortie de radicule) et l'émergence des plantules du chêne liège et du chêne zeen sont rapportés dans le tableau 5.

Tableau 5: Influence des traitements physiques sur la germination des semences de chêne (Alatou, 1984).

Espèce	Traitements	Capacité germinative en immersion (%)	Capacité d'émergence des plantules en germe (%)
Chêne liège	Glands intacts	50%	70%
	Glands dénudés	80%	20%
Chêne zeen	Glands intacts	100 %	80%
	Glands dénudés	100%	60%

La capacité d'émergence des plantules après une longue période d'immersion est meilleure chez les glands intacts. Cela pourrait s'expliquer par le rôle protecteur des enveloppes séminales lors de l'immersion totale, en absorbant elles-mêmes une grande quantité d'eau, elles permettent la conservation du pouvoir germinatif.

Pour les glands conservés à sec au laboratoire et qui ont subi par la suite une immersion prolongée de deux mois, leur réhydratation est très forte, mais leur faculté germinative devient nulle dans le milieu d'immersion et en germe. Une des raisons de cet échec de la germination pourrait être un dessèchement (irréversible) trop important des glands.

4. Effets de l'excision racinaire sur la morphogenèse du système racinaire

Afin de connaître l'effet des excisions racinaires, exécutés au stade de semis, sur la morphologie et le développement du chêne, une expérience a été réalisée par Younsi en 2006 sur des semis de chêne liège. Il a opté à déterrer soigneusement des plants pour une description détaillée. Les paramètres qu'il a étudiés sont la longueur du système racinaire, le nombre de pivots de remplacement et leur croissance radiale à différents niveaux. Cette étude a été faite au niveau de la parcelle de Kissir (Wilaya de Jijel).

L'expérience s'agit d'une régénération par semis direct réalisée à partir des glands prégermés, possédant un pivot de 12 à 15 cm et traités de la manière suivante :

- T0: Témoin ;
- T1: Excision du pivot à 1 cm du collet ;
- T2: Excision du pivot à 3 cm du collet ;
- T3: Ablation de 50 % des réserves cotylédonaire du gland ;
- T4: Ablation de 75 % des réserves cotylédonaire du gland ;

Le plant de chêne liège possède un puissant système racinaire à forte capacité de régénération. La racine pivotante d'un jeune semis dépasse 15 cm avant l'apparition de la tige, atteint 60 cm à 3 mois et 100 cm en 12 mois, soit 4 fois environ la taille de la partie aérienne (Yessad, 1998 in Younsi, 2006). Le semis (in situ) présente non seulement un intérêt au plan économique et social par sa simplicité et son faible coût mais aussi physiologique. Il permet le développement en place de son système racinaire pivotant, lequel pourra explorer rapidement les couches profondes du sol (alimentation en eau de la plante). De plus, une telle pratique évite les traumatismes dus à la transplantation des plants élevés en pépinière, et la réduction du

développement des racines par le volume toujours insuffisant des conteneurs (Champroux, 2001 in Younsi, 2006).

4.1. Décapitation racinaire et cotylédonaire

Après six mois d'installation de la régénération, l'effet des traitements de décapitations racinaires et cotylédonaire appliqués sur les pivots des glands prégermés de chêne liège lors du semis, donne de différences très hautement significatives entre les différents traitements pour l'ensemble des paramètres de croissance étudiés. La croissance est plus favorisée par le traitement T2 (décapitation à 2 cm du collet) qui occupe la première classe pour la hauteur totale avec 33.4 cm, le diamètre au collet avec 5.21cm et le nombre de feuilles avec une moyenne de 4.87. Le traitement témoin (T0) se classe en deuxième place pour la croissance en diamètre, la hauteur et le nombre de feuilles. Le traitement T1 (décapitation à 1cm du pivot) a donné des valeurs moins importantes que celles du T2 et T0. Pour les traitements de décapitations cotylédonaire T3 (Ablation de 50 % des réserves cotylédonaire) et T4 (Ablation de 75%) la croissance est défavorisée en donnant des résultats plus faibles notamment pour le T4. Selon Merouani *et al* (2001), le rythme de croissance est fortement affecté par la taille des glands quelque soit leur âge ; la croissance des plants issus de gros glands (> 5g) est plus rapide que celle des plants issus de petits glands (< 45g). Lamond (1978), a trouvé également que la masse cotylédonaire a une influence considérable sur la croissance et le développement du chêne pédonculé.

La décapitation du pivot à 3cm du collet influence positivement la croissance en permettant la néoformation des pivots de remplacement et l'augmentation de la masse racinaire qui joue un rôle important dans la nutrition et l'exploration des horizons du sol, à l'inverse, l'ablation cotylédonaire qui réduit les réserves de la graine exerce un effet néfaste sur le développement et la survie des jeunes semis de chêne liège en donnant des plants de mauvaise qualité dans les six premiers mois. Dans ce contexte Bennadja (1993), a trouvé que le crochitage du sol accompagné d'une décapitation du système racinaire exerce un effet positif sur l'activité physiologique des jeunes semis de chêne liège. Quatre ans après, l'analyse des moyennes des différents traitements pour le taux de réussite révèle une différence très hautement significative ; les traitements T0 et T2 occupent les premiers rangs avec 92.6 % et 87.0 %.

Les traitements de décapitation racinaire et cotylédonaire ont influencés fortement le développement des jeunes semis de chêne liège dans les premiers mois. Quatre ans après, les plants ont pu dépasser l'influence de ces traitements et ils sont adaptés aux conditions du milieu naturel. Le traitement T2 semble bénéfique pour faire démarrer la régénération et activer le développement des jeune semis durant les premiers mois de croissance.

L'architecture et la morphologie d'une plante déterminent sa capacité à exploiter les ressources du milieu. Elles sont fortement liées à sa production et à sa valeur (volume, biomasse, qualité du bois ou des fruits, valeur ornementale...). Elles varient en fonction du stade ontogénique, du patrimoine génétique, des conditions écologiques et des itinéraires techniques (Barthelemy, 2002 in Alatou *et al.*, 2007).

L'observation du système racinaire des plants ayant subi les différents traitements montre qu'il est formé d'un pivot unique portant des radicules chez les plants témoins T0, T3 (ablation de 50 % des réserves cotylédonaires), et T4 (ablation de 75 % des réserves), et est formé de multiples pivots chez les plants T1 (excision du pivot à 2cm du gland) et T2 (excision du pivot à 3cm du gland) (Photo. 1).

L'excision racinaire à différents endroits permet donc la régénération de nouveaux pivots qui sont en moyenne de 4.25 pivots pour le traitement T1 et 4.5 pour le traitement T2, dont l'épaisseur et la longueur sont variables d'un pivot de remplacement à un autre. Par conséquent l'ablation des réserves cotylédonaires n'influence pas la néoformation de nouveaux pivots ; cas du traitement T3 et T4. Une étude histologique montre que les premiers indices de l'organogenèse sont visibles entre 24 et 48 h après la décapitation (Chanpagnat *et al.*, 1974).



Photo 1 : Plants de chêne liège âgés de 6 mois issu de différents traitements de semis direct (Younsi, 2006).

Après 6 mois de semis, les différences sont très remarquables, les plants du traitement T1 et T2 ont développés un système racinaire plus grand en nombre et en biomasse (Photo. 1). Après 2 ans de culture, les différences sont encore bien visibles notamment pour le traitement T2 qui semble plus bénéfique pour favoriser le développement du système racinaire (Photo. 2).

A l'âge de quatre ans, les différences entre les plants du témoin T0 et les plants de décapitation T1 et T2 sont toujours remarquables pour le système racinaire (Photo. 3). Le volume racinaire est plus grand en diamètre, en longueur et en nombre chez les plants du Traitement T2 qu'à celui observé chez les plants du Témoin. Ceci a influencé la croissance en hauteur et en diamètre du système aérien qui devient plus favorisé par les traitements de décapitation, notamment le traitement T2 qui a donnée de bons résultats (Photo. 4). Rieadacker (1977 in Alatou1990), a affirmé ainsi que les déformations des pivots en favorisant le développement des racines latérales permettent-elles aussi une meilleure exploitation des horizons superficiels du sol, généralement les plus riches en matières minérales.



Photo 2 : Plants de chêne liège âgés de 2 ans, des traitements T0, T1, T2, T3 et T4 issus du semis direct (Younsi, 2006).

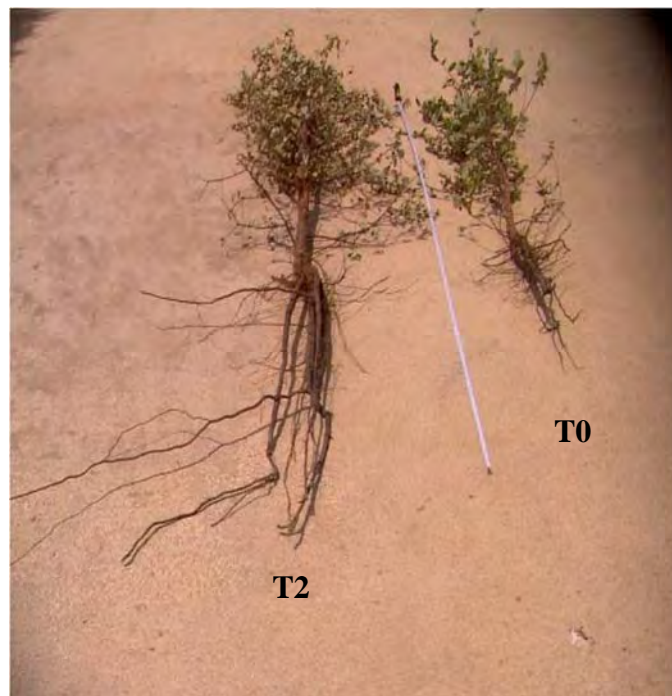


Photo3 : Plants de chêne liège âgés de 04 ans, du traitement T0 et T2 issus du semis direct.



Photo 4 : Plant de chêne liège du témoin (T0) et du traitement T2 issus du semis direct (Younsi, 2006).

II. Croissance des chênes en conditions semi-contrôlées

1. Modalités de culture

Afin d'obtenir une germination rapide et homogène, les enveloppes séminales constituées respectivement d'un péricarpe et d'un tégument sont enlevées (Alatou et Vignes, 1983).

Les glands du chêne pédonculé, du chêne liège et du chêne zeen sont alors placés 24 heures sous l'eau courante (afin de les débarrasser d'une partie de leurs tanins et de faciliter leur germination) et mis à germer sur vermiculite saturée d'eau à 16°C obscurité pendant 15-20 jours (Alatou, 1990). A l'issue de la germination, l'ensemble des glands conservés c'est-à-dire présentant une racine d'au moins 0.5 cm sont mis en pot (Fig. 7).

Pour le chêne afarès et le chêne kermès, les glands préalablement triés, sont placés en couches minces alternant avec de la sciure de bois dans des bacs renfermant de la vermiculite sèche (Bonnet- Masstmbert *et al.*, 1973 in Lafaoui, 1995).

Les semis sont transférés en chambres climatisées où la température et l'humidité relative sont maintenues constantes.

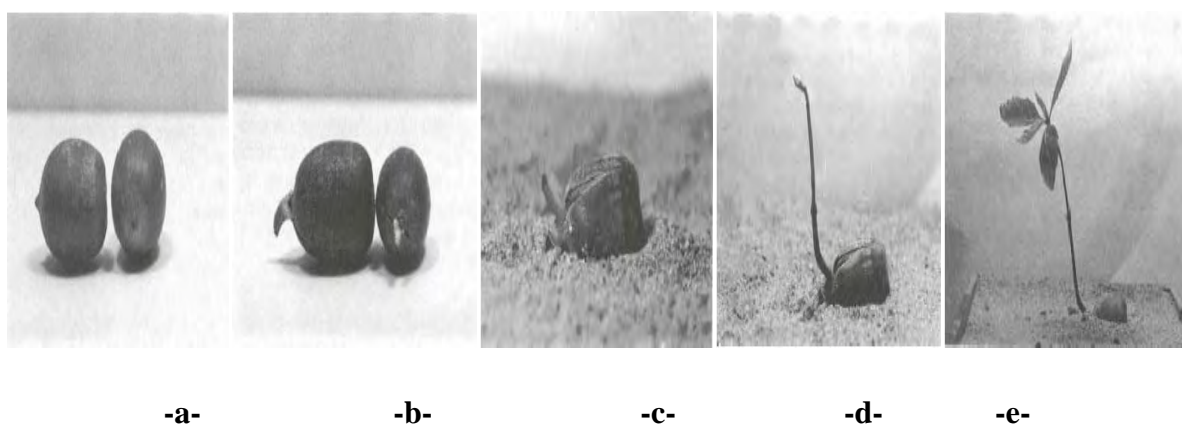


Figure 7: Classes morphologiques de germination (a: gland non germé ; b: formation de la racine ; c: formation de l'hypocotyle ; d: allongement de l'hypocotyle ; e: début de la croissance des feuilles) (Mercier et Rainville, 1996).

1.1. Culture en pots

Les plantules sont repiquées dans des pots en plastique remplis d'un mélange à part égale de tourbe neutre et de sable. Les plantes en pots sont arrosées régulièrement avec de la solution nutritive de type INRA Morizet (Tab. 6).

1.2. Culture en hydroponique

Les semis (Pédonculé, Zéen et Liège) sont maintenus sur bac de solution nutritive bien aérée, le système racinaire étant entièrement immergé à l'obscurité. Un renouvellement régulier de la solution nutritive est assuré tous les mois. Les bacs contiennent 60 litres et peuvent accueillir jusqu'à 40 plants (Alatou, 1990).

1.3. Culture en caisson sous brouillard nutritif

La technique mise au point par Lamond (1976) in Alatou (1990) permet de fournir aux racines, sous forme d'aérosols, l'eau et les sels minéraux nécessaires à la croissance des plantules. L'aérosol est obtenu à l'aide d'un humidificateur « DEFENSOR 505 » commandé par un circuit contrôlant la fréquence et la durée des pulvérisations. La base de celui-ci est immergée partiellement dans 10 L de solution nutritive. Cette dernière est renouvelée toutes les trois semaines. Une pulvérisation dure une minute et un temps de repos de 3 mn est observé entre chacune d'elles.

La solution nutritive utilisée pour toutes les cultures est de type INRA Morizet dont la composition est la suivante :

Tableau 6: Composition de la solution nutritive INRA-Morizet utilisée pour la culture de chêne (Alatou, 1990).

Macroélément (mg.l ⁻¹)		Oligoéléments (mg.l ⁻¹)	
MgSO ₄ ,7H ₂ O	135	MnSO ₄ ,H ₂ O	0.616
(NH ₄) ₂ SO ₄	36.2	ZnSO ₄ ,7H ₂ O	0.882
K ₂ HPO ₄	660	H ₃ BO ₃	0.564
KH ₂ PO ₄	4.85	CuSO ₄ , 5H ₂ O	0.196
KNO ₃	101	MnO ₄ (NH ₄) ₂	0.100
Ca(NO ₃) ₂	172.5	Masqualate DTPA à 2% de Fe	0.2 ml.l ⁻¹

2. Conditions de culture

Les chambres de culture utilisées dans toutes les expériences sont constituées d'un plafond lumineux mobile constitué de tubes fluorescents et lampes à incandescence (Alatou, 1990 ; Laifaoui, 1995 ; Dergaoui, 1994).

2.1. Culture à 12°C ($\pm 1^\circ\text{C}$) J.L. de 16h

Les chênes pédonculés, zeen et liège sont cultivés en caisson sous brouillard nutritif à 12°C ($\pm 1^\circ$) en jour long de 16h (16h/24h). L'intensité lumineuse est estimée à $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Le plafond lumineux est constitué de 40 tubes MAZDA FLUOR Blanc Industrie TF65-58 W et de 24 lampes à incandescence MAZDA 15 W. L'humidité relative est maintenue à 90 % (Alatou, 1990).

2.2. Culture à 18°C ($\pm 1^\circ\text{C}$) J.L. de 16h

La culture des trois chênes est suivie en caisson sous brouillard nutritif (Alatou, 1990). La température de 18°C et l'humidité relative à 80 % sont maintenues constantes. L'intensité lumineuse à la base des plantes est de $70 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Le plafond lumineux est constitué de :

- 20 tubes MAZDA FLUOR lumière du jour TF 65-58 W
- 13 tubes MAZDA FLUOR lumière du jour de luxe TFRS-65/L JL.
- 7 tubes SYLVANIA GRO-LUX TF 65W
- 24 lampes à incandescences MAZDA 15 W. La photopériode est de 16 h d'éclairément pour 8h d'obscurité, soit un jour long (J.L.).

2.3. Culture à 25°C ($\pm 1^\circ\text{C}$) J.L. de 16h

2.3.1. En hydroponique

La température de $25^\circ\text{C} \pm 1^\circ\text{C}$ et l'humidité relative de $70 \% \pm 5 \%$ sont maintenues constantes. L'éclairément quotidien de 16 heures de jour et de 8 heures de nuit (16h/24h) est fourni par un plafond lumineux constitué de :

- 15 tubes MAZDA FLUOR lumière du jour TF 65-58 W
- 10 tubes MAZDA FLUOR lumière du jour de luxe TFRS-65/L J.L.
- 5 tubes SYLVANIA GRO-LUX TF 65W
- 12 lampes à incandescences MAZDA 15 W. L'intensité lumineuse est estimée à $80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ à la base des plantes.

2.3.2. En pots et en caisson sous brouillard nutritif

Pour les trois chênes (pédonculé, zeen et liège), les conditions sont les mêmes qu'on hydroponique. Seule l'intensité lumineuse est estimée à $98 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Le plafond lumineux est constitué de : 35 tubes MAZDA FLUOR lumière du jour TF 65-58 W, 17 tubes MAZDA FLUOR lumière du jour de luxe TFRS-65/LJL, 11 SYLVANIA GRO-LUX TF 65W et de 20 lampes à incandescences MAZDA 15 W (Alatou, 1990). Pour le chêne afarès et le chêne kermès, le plafond lumineux est composé de 13 tubes à NEON ORSAM et une lampe à mercure.

L'intensité lumineuse est estimée par un luxmètre, elle est de 3000 lux à la base des plantules (Laifaoui, 1995 ; Dergaoui, 1994).

2.4. Culture à 33°C ($\pm 2^\circ\text{C}$) J.L. de 16h

La culture est suivie en pots et en caissons sous brouillard nutritif. L'intensité lumineuse est de $75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ à la base des plantes. 40 tubes MAZDA FLUOR blanc industrie TF40-35 W et 35 lampes à incandescences MAZDA 15 W assurent l'éclairage des chênes (pédonculé, zeen et liège). L'humidité relative est de $60 \% \pm 5$.

3. Analyse de la croissance

3.1. Mesures de croissance

Elles sont réalisées pour toutes les conditions de culture afin de comparer le développement des différents chênes étudiés. Les paramètres suivants sont pris en compte :

- Les composantes temporelles : durées en jours des phases de croissance en longueur de la tige et de repos du bourgeon apical.

- Les composantes spatiales : le nombre d'ensembles foliaires formés par unité de temps ou rythme de dégagement des feuilles (plastochrone apparent) et la morphogénèse de ces ensembles qui sont au nombre de trois (Fig. 8) :

- Au bas de l'étage, il y a formation d'ensembles foliaires écailleux. Premières pièces florales développées sur l'axe caulinaire au cours de la formation d'un étage. Dans ce cas le limbe ne se développe pas. Ces ensembles foliaires dont le limbe a avorté, sont uniquement composés de 2 stipules verdâtres de forme ovale « stipules écailleuses » (Fig. 8B).

- La partie médiane de l'axe caulinaire est occupée par les ensembles foliaires à limbe assimilateur. Ces ensembles foliaires se composent de deux stipules entourant un limbe assimilateur de type feuille de chêne (Fig. 8C).

- Enfin, l'extrémité apicale et à proximité du bourgeon il y a formation d'ensembles foliaires à limbe avorté qui se caractérisent par la présence de deux stipules « feuilles à limbe avorté » entourant un limbe desséché (Fig. 8D et E).

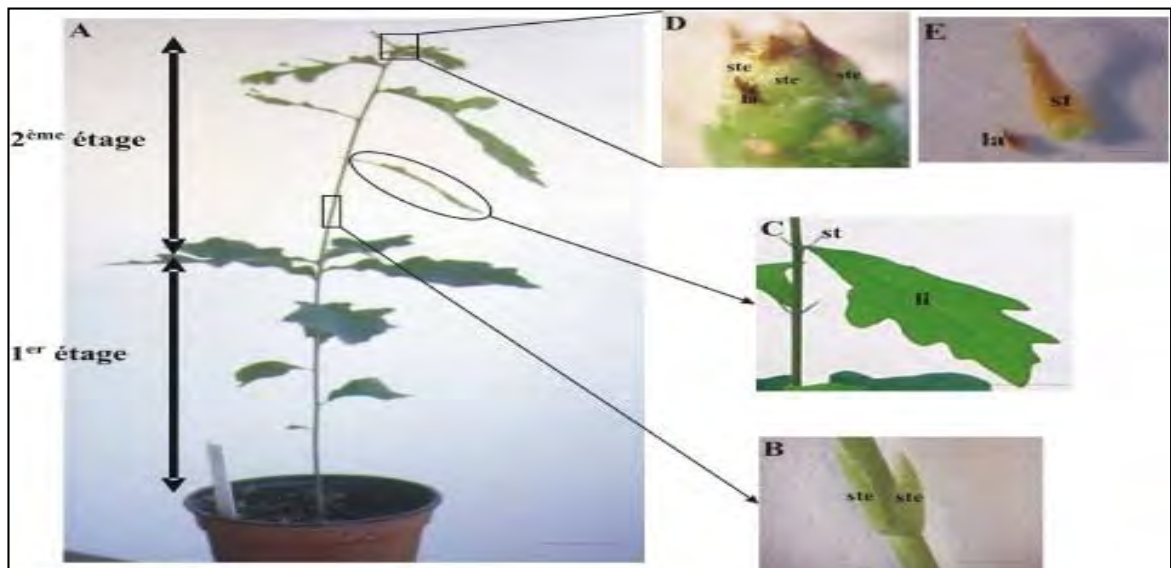


Figure 8: Jeune plant de chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) cultivé en conditions contrôlées (25°C / jours longs). (A) Plant de chêne présentant 2 étages ou vagues de croissance, (B) stipules écailleuses, (C) feuille assimilatrice, (D et E) feuille à limbe avorté. la : limbe avorté, ste : stipule écailleuse, st : stipule (Lehir, 2005).

Une autre manière d'aborder la biologie de développement chez le chêne et basée sur la connaissance du QMI (*Quercus* Morphological Index) qui définit les différents stades de développement (Hanson *et al.*, 1986 in Alatou *et al.*, 1995) parmi lesquels trois retiennent notre attention :

- Linear Stem Elongation (Slin): correspond au stade morphologique durant lequel se réalise l'élongation de l'axe caulinaire au cours d'une vague de croissance : la flèche sur les figures (Fig. 11 et Fig. 14) représente l'allongement maximum de la tige (3 Slin pour la 3^{ème} vague de croissance).
- Linear leaf expansion (Llin) : caractérise l'expansion foliaire, la flèche représentée sur les figures mentionne la croissance foliaire au moment de l'arrêt caulinaire d'un flush.
- Flush Lag (Lag) : c'est le temps de repos entre deux flushs, la flèche représentée sur les figures indique le début de la phase de repos d'une vague de croissance.

La croissance en longueur en mm de la tige est mesurée quotidiennement à l'aide d'une règle graduée au 1/2 mm. Le dégagement des entre-nœuds est noté au cours du temps. L'étalement foliaire apprécié par l'allongement en longueur en mm des feuilles est mesuré quotidiennement. Il suit l'augmentation de la surface foliaire dans le temps.

3.2. Etude morphologique des stades de développement du Chêne au cours d'une vague de croissance

L'étude porte sur la troisième vague de croissance (Alatou, 1989). Ce choix se justifie par les travaux de Payan (1982) qui montrent que le 1^{er} étage n'est pas représentatif de l'étage moyen car il se développe encore sous l'influence des réserves cotylédonaire qui varient d'un gland à l'autre (Alaoui-Sossé *et al.*, 1994). Cette influence devient négligeable lors de l'installation de la deuxième vague de croissance. La terminologie utilisée pour décrire les stades de développement, est conforme à celle décrite par Alatou *et al.* (1989) (Photo. 5):

- a:** 2 jours de croissance, le bourgeon apical écailleux est gonflé, début d'une nouvelle vague de croissance.
- b:** 6 jours de croissance, le bourgeon est épanoui, l'axe en cours d'allongement est recouvert par les écailles.
- c:** 8 jours de croissance, les jeunes feuilles sont épínastiques et anthocyanées, la vitesse d'allongement de la tige est maximum.
- d:** 14 jours de croissance, arrêt de l'allongement caulinaire, l'augmentation de la surface foliaire est importante.



41

Photo 5: Stades de développement d'un plant de chêne pédonculé (*Quercus pedunculata* L.) cultivé à 25°C en J.L de 16h au cours de la troisième vague de croissance (Alatou, 1990) .

e: 18 jours de croissance, stade de mi-repos apparent, l'allongement en longueur des feuilles est terminé.

f: 22 jours de croissance, fin de repos apparent, les feuilles du haut de l'étage sont groupées en rosette, la longueur des entre-nœuds correspondants est réduite, une nouvelle vague de croissance va débiter.

3.2.1. Croissance à 25°C J.L (16h/24h)

Les résultats obtenus montrent qu'aux conditions de 25°C J.L, la croissance des différents chênes étudiés est rythmique et de nature endogène. Elle se caractérise par une succession ininterrompue d'unités structurales correspondant aux vagues de croissance ou étages (Fig. 9). Chacune d'entre elles dure environ trois semaines pour le chêne pédonculé (Alatou, 1990 ; Lehir, 2005), peut dépasser trois semaines pour le chêne liège (Rached-Kanouni *et al.*, 2013), trois semaines pour le chêne zeen (Alatou, 1990), quatre semaines pour le chêne afarès (Laifaoui, 1995) et trois à quatre semaines pour le chêne kermès (Dergaoui, 1994). Chaque vague de croissance se décompose en une phase d'allongement caulinaire et une phase de repos.

L'allongement de la tige est discontinu chez tous les chênes. Il est caractérisé par la mise en place d'entre-nœuds de longueurs différentes, les plus courts se situent à la base et à la partie supérieure d'un étage. Les derniers sont associés à des feuilles à limbes assimilateurs et des feuilles à limbes avortés (Fig. 9).

Le polymorphisme foliaire est accusé chez tous les chênes étudiés. A chaque vague de croissance, on observe de sa base au sommet, la présence de différents ensembles foliaires (écailles, feuilles à limbes assimilateurs et feuilles à limbes avortés) qui se répartissent invariablement le long de la tige. Le nombre de ces ensembles foliaires varie d'une espèce à l'autre et d'un étage à l'autre.

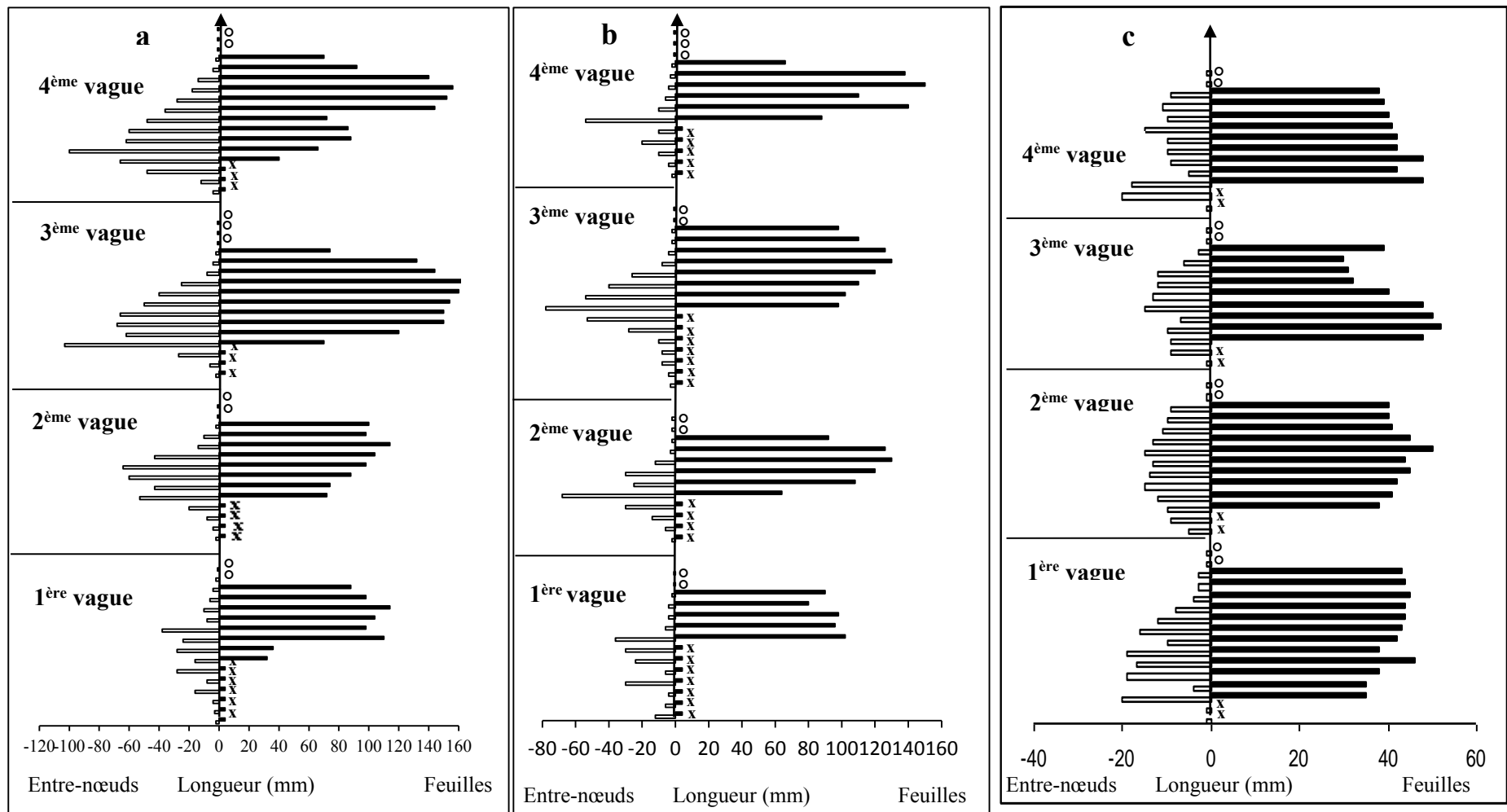


Figure 9 : Morphogenèse d'un semis de chêne cultivé en conditions contrôlées à 25°C en jours longs de 16 heures (a : chêne pédonculé ; b : chêne zeen ; c : chêne liège. x : écailles ; 0 : limbes avortés).

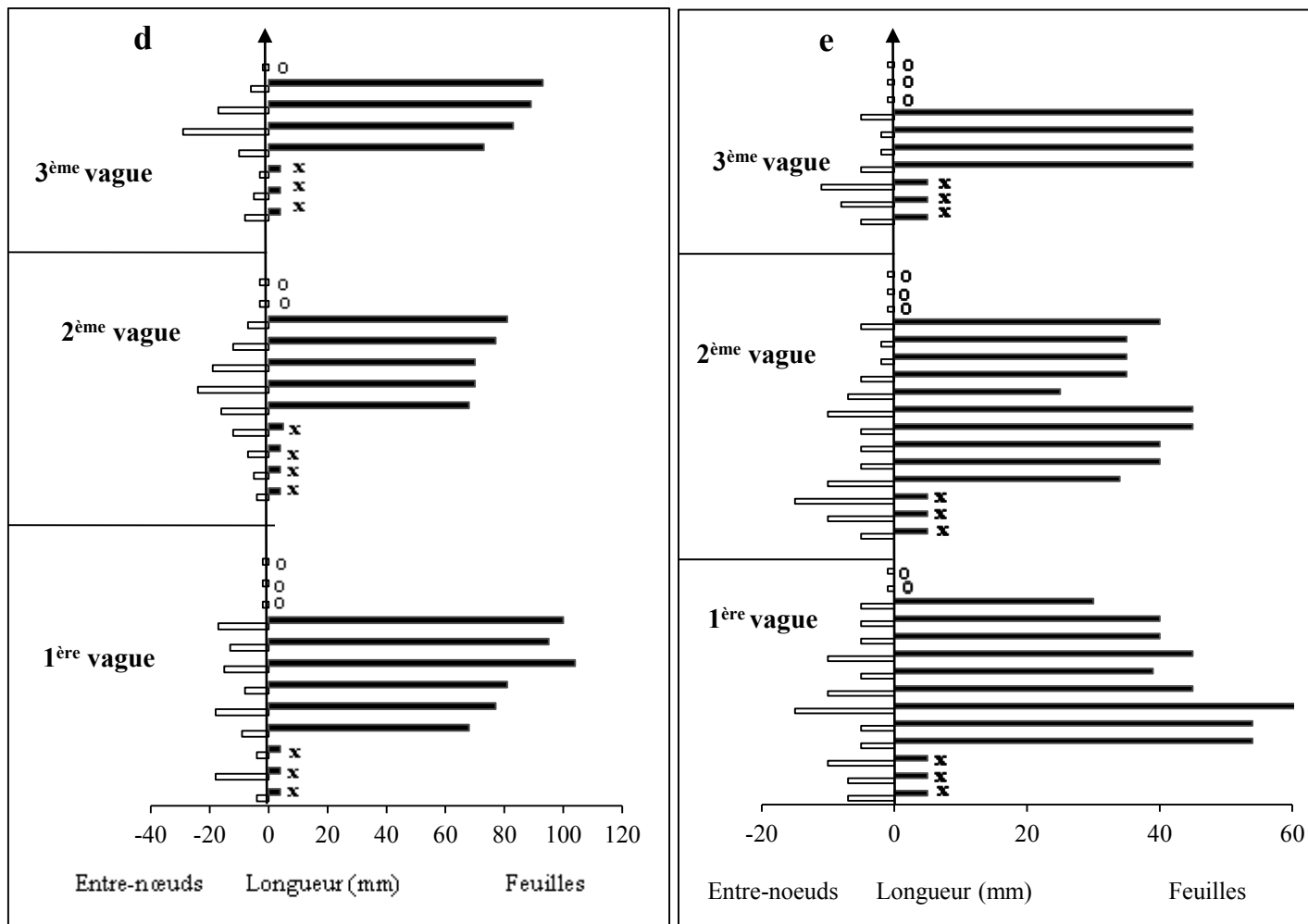


Figure 9 : Morphogenèse d'un semis de chêne cultivé en conditions contrôlées à 25°C en jours longs de 16 heures (d : chêne afarès ; e : chêne kermès. x : écailles ; 0: limbes avortés).

3.2.1.1. Allongement caulinaire, plastochrone apparent et croissance foliaire

Au cours de la troisième vague, la croissance de la tige de chêne pédonculé peut se diviser en deux phases : une phase d'allongement (entre les stades 2 et 13 jours) et une phase d'arrêt qui débute au stade 14 jours et se prolonge jusqu'à la reprise de croissance de la vague suivante (Alatou, 1990).

Le maximum d'allongement de la tige est mesuré entre les stades 8 et 10 jours avec une élongation moyenne de 24 mm/j (Lehir, 2005). Au stade nommé habituellement stade 2 jours dans la littérature, le gonflement du bourgeon débute et les écailles qui l'entourent s'écartent (Annexe. 2. Tab. 7). Au stade 3 jours, le bourgeon est encore recouvert de ses écailles et aucune feuille assimilatrice n'est encore visible. Au stade 5 jours, la première feuille assimilatrice est dégagée du reste des feuilles par l'élongation de son entre-nœud sous-jacent. De façon générale, les entre-nœuds de chaque ensemble foliaire s'allongent pendant 4-5 jours consécutifs, puis leur élongation s'arrête. La taille finale des entre-nœuds est très variable et s'échelonne de 1 à 45 mm. Cette variation n'est pas corrélée avec la nature de l'ensemble foliaire porté par cet entre-nœud. Au stade 7 jours, les feuilles assimilatrices en crosse sont disposées autour de l'apex. Au stade 8 jours, les feuilles apicales sont dressées et les feuilles basales sont épinastiques. Au stade 10 jours, toutes les feuilles assimilatrices sont étalées et orientées vers le bas. A partir du stade 10 jours, la mesure journalière de la longueur de la tige permet de déterminer le stade 14 jours, qui correspond à la date à partir de laquelle la croissance de la tige s'arrête. A ce stade toutes les feuilles assimilatrices d'une couleur verte tendre sont étalées, et on peut observer les feuilles à limbe avorté desséchées autour du bourgeon. A partir de ce stade et jusqu'au débourrement suivant, on considère que le jeune plant de chêne est en phase de repos apparent.

La comparaison de l'allongement quotidien de la tige et de l'allongement moyen des feuilles assimilatrices permet de montrer que le maximum d'allongement des limbes des feuilles est en décalage d'environ 6 jours sur le maximum d'allongement de la tige. Ainsi, les feuilles assimilatrices poursuivent leur croissance environ 10 jours après que la tige ait atteint sa taille maximale.

Le plastochrone apparent est un paramètre important à connaître car il traduit la capacité d'émission d'ensembles foliaires en un temps donné, il s'exprime généralement en nombre de feuilles par jour, mais c'est surtout le plastochrone réel qui traduit l'activité méristématique du

bourgeon apical, il ne peut être déterminé qu'en pratiquant régulièrement des coupes histologiques sur l'apex.

Selon Alatou (1990), Les maximum d'allongement des tiges chez le chêne pédonculé sont décalés de deux à quatre jours des maximums des plastochrones apparents qu'ils suivent et de 4 à 7 jours des maximums d'allongement des limbes assimilateurs qu'ils précèdent (Fig. 10). L'entre-nœud le plus long est surmonté par le 1^{er} ou le 2^{ème} limbe assimilateur de l'étage. L'arrêt d'allongement de l'entre-nœud 4* (entre-nœud surmonté par le 1^{er} limbe assimilateur) pour la troisième vague de croissance correspond à l'allongement maximal de la tige situé au 9^{ème} jour de la vague de croissance (Fig. 11). L'arrêt de l'allongement caulinaire qui a lieu au 12^{ème} jour du flush est synchrone d'une vitesse importante d'étalement foliaire. L'évolution de ces deux derniers paramètres durant les 4 vagues de croissance montrent que l'augmentation de la surface foliaire est observée juste après l'arrêt caulinaire (Fig. 12), les feuilles atteignant leur taille définitive au milieu du repos apparent (18^{ème} jour du flush).

Concernant le chêne zeen, les flushs successifs (Fig. 9b) sont décomposables en une période d'élongation, elle aussi de 14 jours et une période de repos à peu près de même durée que chez le Chêne pédonculé, soit 8 à 10 jours (Alatou, 1990).

Les maximums d'allongement pour les 2^{ème}, 3^{ème} et 4^{ème} vagues correspondent aux 8^{ème}-10^{ème} jours de la vague de croissance (Fig. 10). Ils ont décalés de deux jours des maximums des plastochrones apparents qu'ils suivent et de 4 à 6 jours des maximums d'allongement des limbes assimilateurs qu'ils précèdent. L'allongement des entre-nœuds augmente rapidement entre les 4^{ème} et 10^{ème} jour du flush (Fig. 11), celui des feuilles entre les 6^{ème}, 8^{ème} et 14^{ème} jour (Alatou, 1990).

Les entre-nœuds courts se situent à la base et à la partie supérieure de l'étage. L'entre-nœud le plus long est en général celui surmonté par le premier ou le second limbe assimilateur de l'étage.

La fin de l'allongement caulinaire correspond à une augmentation rapide de l'étalement foliaire (Fig. 12). Comme pour le Chêne pédonculé, l'étalement foliaire débute le 16^{ème} jour de la vague et aux 18^{ème} -20^{ème} jours les feuilles ont atteint leur taille définitive (stade de mi-repos apparent).

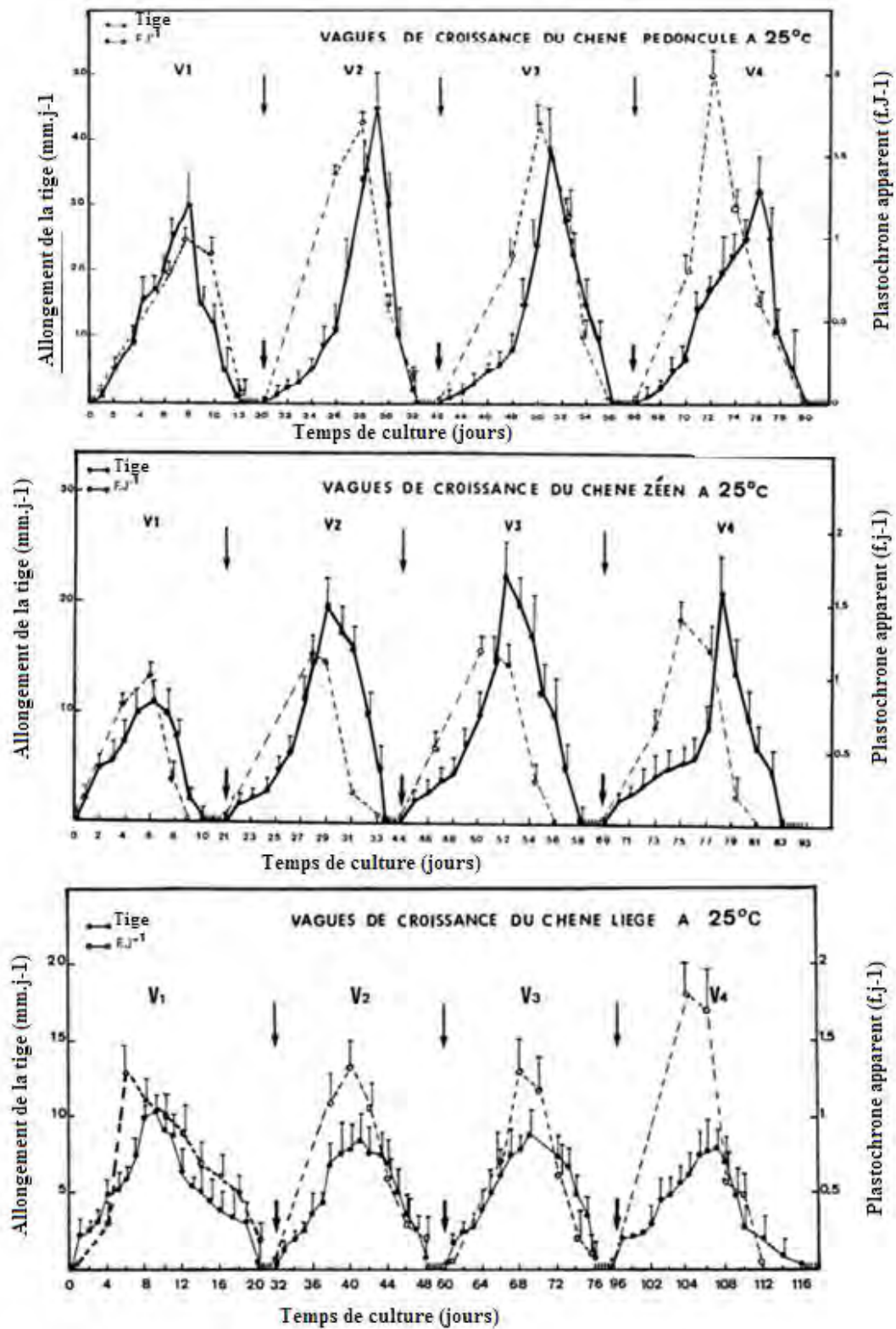


Figure 10 : Allongement rythmique de la tige et évolution du plastochrone apparent chez de jeunes chênes cultivés en conditions contrôlées à 25°C J.L de 16 h au cours de 4 vagues de croissance. Chaque phase d'allongement est suivie d'une période de repos. Chaque valeur est la moyenne de 25 mesures associée à un intervalle de confiance pour un coefficient de sécurité de 95 % (Alatou, 1990).

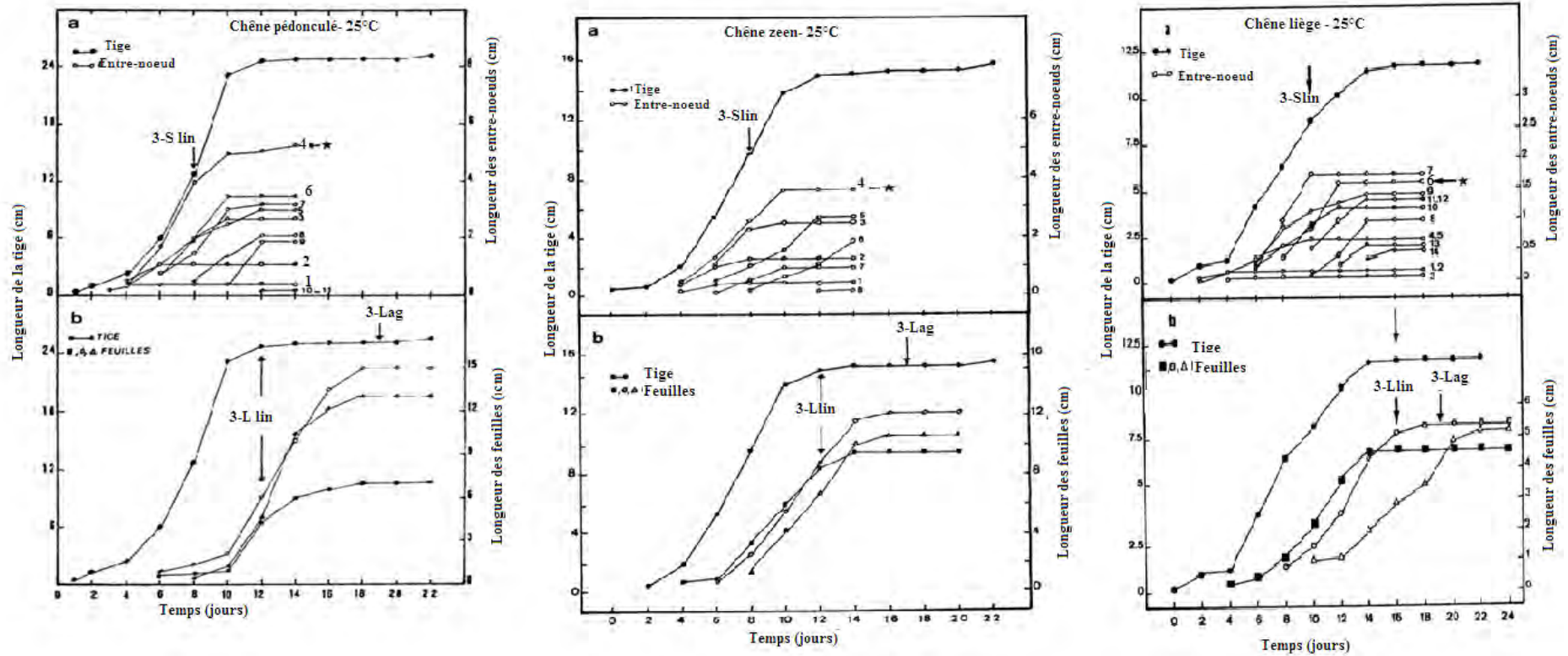


Figure 11 : Croissance en longueur des entre-nœuds et des feuilles des jeunes plants de chênes cultivés en conditions contrôlées à 25°C .J.L. de 16h. a : allongement des entre-nœuds et longueur de la tige, * : l'entre-nœud surmonté par la 1^{ère} feuille assimilatrice de l'étage ; b : croissance des feuilles et longueur de la tige. ■ 1^{ère} feuille de l'étage, ▲ : moyenne de trois feuilles du niveau médian de l'étage, ○ : dernière feuilles de l'étage. Les flèches indiquent les stades de développement définis dans le texte (Alatou, 1990).

Pour le chêne liège, les durées des phases d'allongement et de repos sont différentes de celles observées précédemment (Tab. 8). La phase d'allongement couvre une période de 2 à 3 semaines, la période de repos pouvant atteindre 3 semaines, est beaucoup plus longue que pour les espèces précédentes. Il faut remarquer que le nombre d'entre nœuds est important, leur taille est plus réduite (moins de 20 mm) (Fig. 9c).

L'allongement moyen journalier de l'axe caulinaire demeure relativement faible. Les maximums sont repérables au 8^{ème} -12^{ème} jours de la vague de croissance et suivent la même évolution que celle des plastochrones apparents (Fig. 10). L'arrêt de l'allongement caulinaire ne correspond pas du tout à une vitesse maximale d'étalement foliaire (Fig. 12). À ce stade, 80 à 90 % de la surface foliaire est atteinte.

L'analyse de la croissance du chêne afarès en conditions semi-contrôlées à 25°C montre qu'elle est toujours de nature rythmique (Fig. 9d) et se réalise par vague. Chaque vague de croissance dure en moyenne quatre semaines répartie respectivement en une phase d'allongement caulinaire qui dure environ 13 jours (Tab. 8) et une phase de repos apparent correspondant à la fin de l'étalement.

La composition spatiale d'un étage formé correspond à la formation de différents ensembles foliaires répartis sur un axe orthotrope. Au bas de l'étage, il y a formation de stipules écailleuses, les entre-nœuds correspondants varient entre 5 et 30 mm pour la deuxième et la troisième vague de croissance. Les ensembles foliaires à limbe assimilateur occupent la partie médiane de l'étage et sont associés aux entre-nœuds les plus longs, ils sont au nombre de 6 feuilles au premier étage et 4 à 5 au second et troisième étage dont la taille est comprise entre 55 et 100 mm (Fig. 9d). La fin d'une vague de croissance se termine par la formation d'ensembles foliaires à limbe avorté qui mesure entre 2 à 4 mm.

Le plastochrone apparent présente des valeurs nulles en début et fin de croissance, il atteint son maximum de 5 feuilles/2 jours au 6^{ème} jour de croissance avant l'arrêt caulinaire à la 1^{ère} vague de croissance. Il débute deux jours après l'allongement caulinaire pour la 1^{ère} vague de croissance et prend fin deux jours avant l'allongement caulinaire de la 3^{ème} vague de croissance (Laifaoui, 1995).

L'allongement de la tige est variable, il débute juste après le débourrement du bourgeon apical, atteint son maximum au 6^{ème} -8^{ème} jour de croissance, et diminue par la suite pour s'annuler au 14^{ème} jour de croissance.

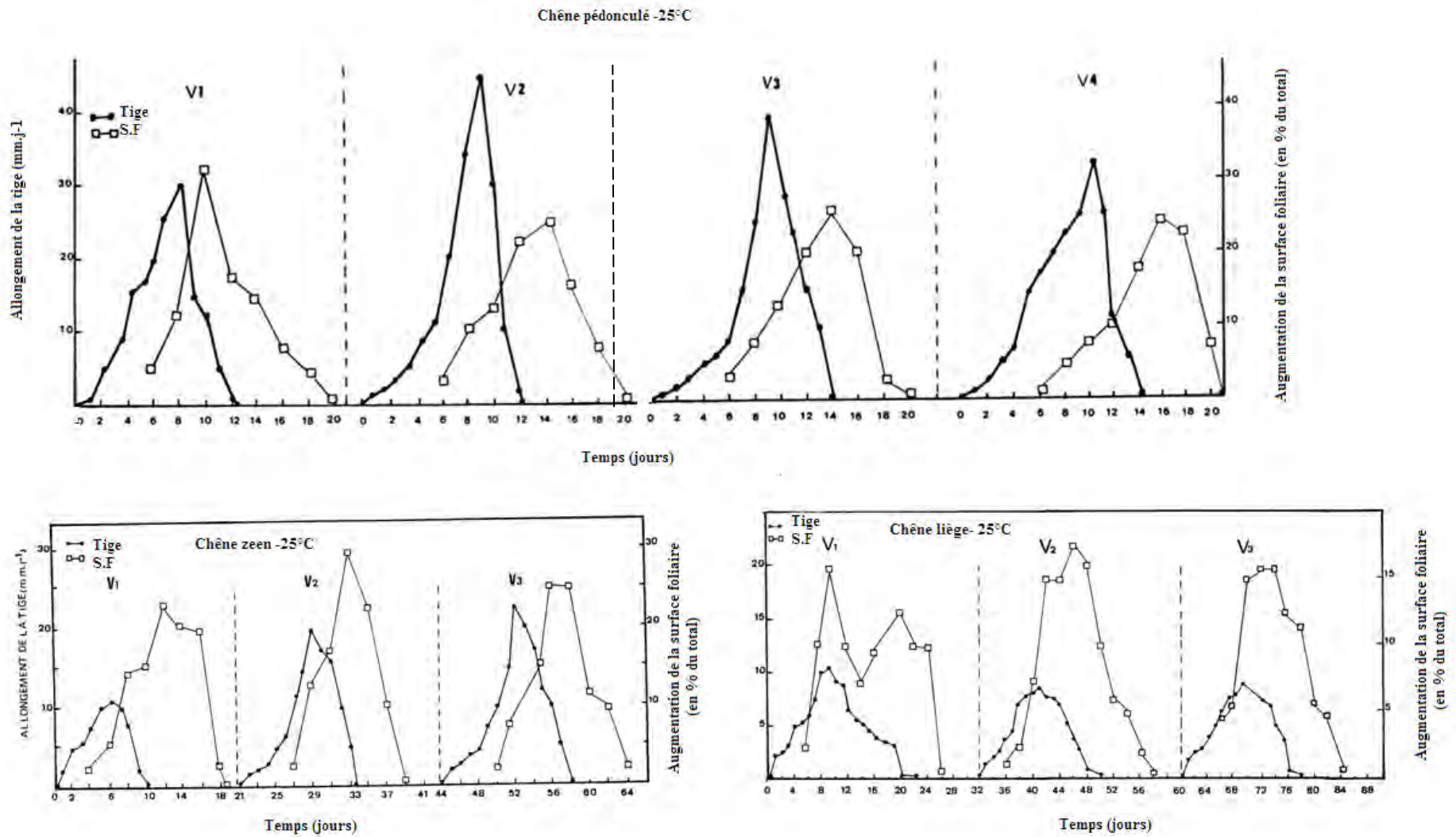


Figure 12 : Allongement quotidien de la tige et évolution de la surface foliaire des semis de chênes cultivées à 25°C en J.L de 16 h (Alatou, 1990).

Tableau 8 : Composantes temporelles (durées moyennes en jours des phases d’allongement et de repos) des différents chênes étudiés en conditions contrôlées (25°C J.L de 16h/24h).

Espèce	Allongement caulinaire (jours)				Repos apparent (jours)			
	V1	V2	V3	V4	V1	V2	V3	V4
Chêne pédonculé (n=24) (Alatou, 1990)	10.9±0.5	11.3±0.9	13.8±0.6	11.9±1.8	8.8±0.7	10.0±0.9	10.2±1.8	11.2±0.8
Chêne zeen (n=30) (Alatou, 1990)	9.4±0.3	12.0±0.6	13.1±0.6	14.9±0.8	11.3±0.6	11.6±0.7	12.3±1.0	14.3±4.5
Chêne liège (n=30) (Kanouni <i>et al.</i>, 2013)	12.3±0.6	14.5±0.9	15.0±1.1	17.7±2.0	13.6±1.3	12.4±1.7	12.5±1.2	19.0±2.5
Chêne afarès (n=10) (Laifaoui, 1995)	16.4±3.23	13.17±2.2	12.0±3.6	-	15.37±5.5	16.5±3.0	14.0±2.0	-
Chêne kermès (n=8) (Dergaoui, 1994)	17.75±3.8	11.50±4.7	12.0±2.06	-	15.37±5.1	19.50±4.6	15.75±2.06	-

Chez le chêne kermès, les vagues de croissance dure entre 3 et 4 semaines (Dergaoui, 1994). Durant la première vague de croissance, la phase d'allongement est plus longue, elle dure en moyenne 18 jours, la plantule est hétérotrophe, donc dépendante de ces cotylédons. Pour la seconde et troisième vague de croissance les phases d'allongement caulinaire durent 2 semaines. Les périodes de repos sont plus grandes que les phases d'allongement (2 à 3 semaines).

Les stipules écailleuses correspondent à des entre-nœuds considérés comme courts variants de 3 à 4 mm. A la partie médiane sont initiées des ensembles foliaires à limbe assimilateur associés aux entre-nœuds les plus longs (10 à 25 mm) (Fig. 9e).

Le plastochrone apparent est en retard de phase de quatre jours par rapport à l'allongement caulinaire ; il débute un jour après l'allongement caulinaire ; il atteint son maximum au 5^{ème} jour de croissance (3 feuilles tous les deux jours) ; pour s'annuler quatre jours avant l'arrêt caulinaire. La croissance de la tige est variable au cours de cette phase, elle est en moyenne de 10 mm tous les deux jours, son maximum est atteint au 11^{ème} jour (20 mm), puis diminue progressivement pour s'annuler au 23^{ème} jour.

3.2.1.2. L'hétéroblastie

Les travaux précédents ont suggéré que chez le chêne, le développement hétéroblastique, c'est à dire la production par le méristème de feuilles assimilatrices, de feuilles à limbe avorté et d'écailles et principalement le changement de morphologie foliaire entre les feuilles assimilatrices et les feuilles à limbe avorté constituait un des éléments clé conditionnant la reformation du bourgeon (Payan, 1982). Ainsi, l'analyse des différents résultats obtenus montre que les vagues de croissance des chênes étudiés sont caractérisées par la présence de différents ensembles foliaires qui se répartissent invariablement le long de la tige.

Au niveau de la deuxième vague de croissance et à la base de la pousse du chêne pédonculé, une moyenne de 3.0 ± 0.3 d'écailles, une moyenne de 8.2 ± 0.8 d'ensembles foliaires à limbe assimilateur et une moyenne de 3.1 ± 0.2 d'ensembles foliaires à limbe avorté à peine 3 mm de long sont observées par Alatou (1990) et Lehir (2005).

Chez le chêne zeen, l'hétéroblastie est très marquée. Elle est caractérisée par un nombre important d'écailles de nature stipulaire (7 au 2^{ème} et 3^{ème} vague de croissance) recouvrant le bourgeon terminal (Tab. 9).

Contrairement au chêne zeen, les étages du chêne liège ont beaucoup d'ensembles foliaires à limbe assimilateur (Tab. 9). Leur nombre est généralement élevé, 12 à la première vague de croissance, il diminue par la suite. L'hétéroblastie est faible, marquée par un nombre réduit d'écailles (2 à 4) (Rached-Kanouni *et al.*, 2013).

Le chêne afarès, présente une moyenne de 3.0 ± 1.73 et 3.0 ± 1.0 d'écailles, une moyenne de 6.28 ± 2.28 et 5.66 ± 1.52 de feuilles à limbe assimilateur et une moyenne de 1.66 ± 0.58 et 1.0 ± 0 de feuilles à limbe avorté à la deuxième et à la troisième vague de croissance respectivement (Laifaoui, 1995).

Pour le chêne kermès, les ensembles foliaires présentés sont au nombre de 3.75 ± 1.7 et 12.5 ± 0.86 d'écailles, de 4.12 ± 1.61 et 2.62 ± 0.48 de feuilles à limbe assimilateurs et de 1.75 ± 0.66 et 1.50 ± 0.70 de feuilles à limbes avorté à la deuxième et la troisième vague de croissance (Dergaoui, 1994).

Le chêne vert présente également un comportement analogue à celui des autres chênes (Lavarenne, 1966 ; Lavarenne *et al.*, 1971 in Barnola *et al.*, 1993).

Tableau 9 : Composantes spatiales (nombre d'ensembles foliaires) des plants des différents chênes cultivés en conditions contrôlées à 25°C. E : écailles ; F : feuilles à limbe assimilateur ; f : feuilles à limbe avorté.

Vague de croissance		Chêne pédonculé (Alatou, 1990)	Chêne zeen (Alatou, 1990)	Chêne kermès (Dergaoui, 1994)	Chêne afarès (Laifaoui, 1995)	Chêne liège (Rached-Kanouni <i>et al.</i> , 2012)
1 ^{ère} vague	E	7.4±0.4	6.4±0.2	3.1±0.66	2.7±0.2	3.6±1.7
	F	5.6±0.4	4.5±0.2	7.0±1.32	12.6±1.0	7.5±1.58
	f	1.8±0.3	1.9±0.2	2.37±0.69	1.7±0.4	2.8±0.83
2 ^{ème} vague	E	4.0±0.4	5.0±0.5	3.75±1.71	2.8±0.4	3.0±1.73
	F	6.8±0.7	5.0±0.4	4.12±1.61	10.2±1.4	6.28±2.28
	f	2.0±0.0	1.9±0.3	1.75±0.66	2.2±0.2	1.66±0.58
3 ^{ème} vague	E	3.3±0.4	6.9±0.6	2.5±0.86	3.2±0.7	3.0±1.0
	F	8.9±0.8	6.4±0.3	2.62±0.48	9.3±1.6	5.66±1.52
	f	2.3±0.5	1.9±0.3	1.50±0.70	2.4±0.5	1.0±0
4 ^{ème} vague	E	3.4±0.7	7.2±0.4	-	4.5±1.0	-
	F	10.5±1.6	7.0±0.9	-	9.5±1.3	-
	f	2.5±0.5	1.8±0.4	-	2.6±0.5	-

Conclusion :

Les cinétiques de croissance des chênes pédonculés et zeen sont proches et différentes de celles des Chêne liège, afarès et du chêne kermès dont les phases d'élongation et les phases de repos sont plus longues.

L'hétéroblastie est accusée chez les chênes pédonculés et zeen avec chez le chêne zeen une capacité à former plus d'écailles. Elle reste peu marquée chez le chêne afarès par rapport au chêne zeen. Chez le chêne zeen les unités de croissance ont moins d'ensembles foliaires à limbe assimilateur que chez le chêne afarès et le chêne pédonculé. Mais comme chez ce dernier leur nombre augmente progressivement d'une unité à la suivante : 35 % des ensembles foliaires pour le 1^{er} étage, 42 % pour le second et le troisième, 44 % pour le quatrième.

3.2.2. Croissance à 12°C J.L (16h/24h)

A ces conditions de cultures deux espèces sont étudiés, le chêne liège et le chêne zeen dont les résultats sont toujours comparées avec ceux du chêne pédonculé.

Les caractères communs de croissance pour les trois Chênes sont :

- Le maintien de la croissance par vagues (Fig. 13) dont les durées des phases de repos sont accrues (Tab. 10). Si les périodes d'allongement sont doublées voire triplées, les phases de repos durent entre 4 et 5 semaines pour les trois espèces. Ainsi une période de repos de 114 jours est observée chez le chêne zeen à la fin de la 1^{ère} vague de croissance, une autre de 79 jours chez le chêne pédonculé à la fin de la 2^{ème} vague de croissance.

- Une élongation plus réduite des entre-nœuds. Ils conservent selon leur longueur, la disposition spatiale qu'ils ont à 25°C, jour long (Fig. 14). La longueur totale de l'axe est diminuée par un facteur variant entre deux et trois par rapport à 25°C. Les allongements quotidiens moyens sont plus faibles (Annexe. 3. Fig. 15).

- Les courbes des plastochrones apparents sont irrégulières et maintenues à des valeurs assez basses. Les maximums observés sont de l'ordre de 0.8 feuille par jour. Les feuilles mettent 2 à 3 fois plus de temps pour s'étaler et atteindre leur taille définitive (Annexe. 3. Fig. 15).

- La réduction du nombre de feuilles à limbes assimilateurs (Tab. 11) va de pair avec la diminution de la longueur et de la surface foliaire à la 3^{ème} vague de croissance.

Tableau 10 : Durées moyennes en jours des phases d'allongement et de repos des différents chênes étudiées cultivés en conditions contrôlées, en J.L de 16 h /24 ; A : allongement caulinaire, R : repos apparent, V : vague de croissance (Alatou, 1990).

T°		Chêne pédonculé				Chêne zeen				Chêne liège			
		V1	V2	V3	V4	V1	V2	V3	V4	V1	V2	V3	V4
12°C	A	23.4±1.2	32.9±2.3	26.9±3.2	-	19,6± 1,7	31,6± 2,9	25,9± 6,4	-	36,4± 7,1	38,5± 5 ,0	33,8± 4,4	-
	R	30.0±3.1	35.6±5.4 50% 79.0±18.6 50%	29.3±6.0	-	114,4 ±10,6 47% 35,8 ±3,8 53%	37,1 7,1 63% 25,0 3,4 37%	25,8± 3,1	-	32,5± 7,8	33,5± 5,4	≥34,0± 6,2	-
18°C	A	17.6±0.9	17.1±1.0	-		14,6± 0,5	15,9 1,2	-	-	15,7± 0,6	19,4± 3,0	-	-
	R	20.3±1.7	17.5±1.7	-		19,2 ±2,8	18,9± 2,8	-	-	25,6± 4,7	20,3± 3,6	-	-
25°C	A	10.9±0.5	11.3±0.9	13,8±0,6	11.9±1.8	9,4± 0,3	12,0± 0,6	13,1± 0,6	14,9± 0,8	12,3 ±0,6 48% 20,5±1,5 52%	14,6 ± 0,9 88% 31,8 ±7,2 12%	15,2± 1,1	17,7± 2,0
	R	8.8±0.7	10.0±0.9	10.2±1.8	11.2±0.8	11,3± 0,6	11,6± 0,7	12,3 ±1,0	14,3± 4,5	13,6±1,3 56% 27,1±2,1 44%	12,4± 1,7 52% 22,7± 2,9 48%	14,5± 1,2 25% 21,6± 2,1 75%	19,0± 2,5
33°C	A	9.9±0.4	10.4±0.5	11.4±0.9	13.4±1.4	9,6± 0,7	12,1± 1,8 63% 28,1± 4,5 37%	11,5± 2,5	20,5 ±3,2	16,5±0,6 18% 24,8±2,0 38% 99,5±16, 74%	12,5± 0,5 20% ≥76,2± 7,9 80%	-	-
	R	5.0±0.4	7.6±0.6 70% 14. 8±4.2 30%	14.1±2.2 65% 8.4±0.5 35%	13.7±2.1	11,8± 1,5 58% 22,7± 2,4 42%	13,3± 2,3 82% 36,7± 6,9 18%	17,5± 4,9	-	10,9±5,2 70% 3,5 ±0,5 30%	10,0± 2,4	-	-

Croissance à 12°C

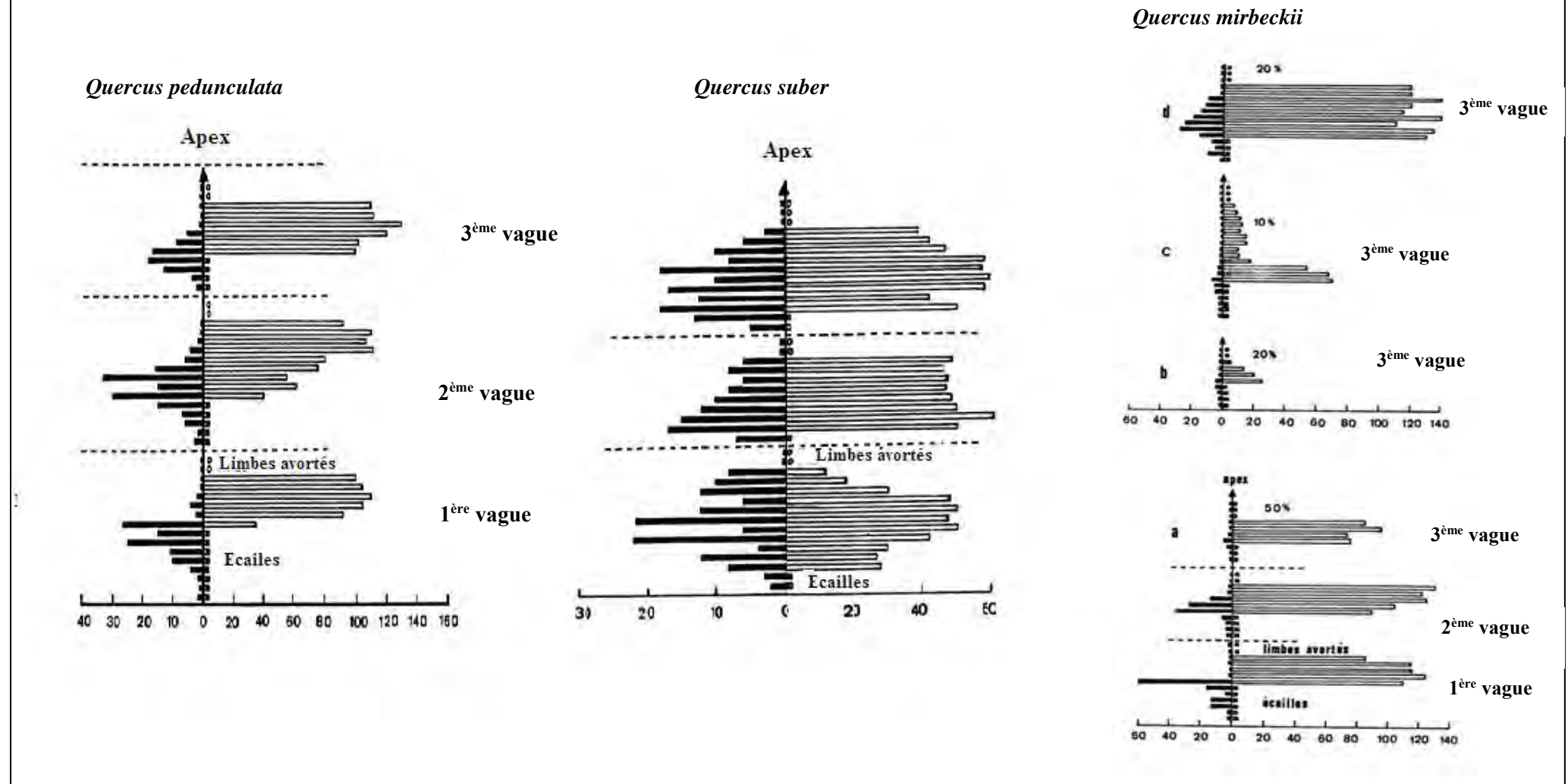


Figure 13 : Croissance par vague de jeunes chênes cultivés à 12°C en J.L de 16h (Alatou., 1990)

- La conservation de l'hétéroblastie. Le nombre d'écaïlles et de feuilles à limbe avorté est comparable à celui relevé à 25°C (Tab. 11) sauf dans certains cas chez le chêne zeen.

Des précisions sont à apporter pour chacune des trois espèces :

• **Concernant les composantes temporelles**

Les durées des phases d'élongation sont de 3 à 4 semaines pour le chêne pédonculé et le chêne zeen, de 4 à 5 semaines pour le chêne liège (Tab. 10). Par contre chez le chêne zeen et le chêne pédonculé, les durées de repos sont variables, entre individus et d'une vague à la suivante :

- Chez le chêne zeen à la fin de la 1^{ère} vague on observe 4 mois de repos pour 47 % de la population et un mois pour 53 % ; un mois environ pour tous les individus de la seconde vague (Tab. 10).

- Chez le chêne pédonculé, la phase de repos est de un mois pour tous les individus à la 1^{ère} vague. A la 2^{ème} vague de croissance elle est de 2 mois et demi pour 50 % de la population ou de 1 mois pour l'autre moitié (Tab. 10). A l'inverse le comportement est homogène chez le chêne liège avec une durée de repos équivalente à celle de l'allongement (Tab. 10).

• **Concernant les composantes spatiales**

Par rapport à une croissance à 25°C, le nombre de feuilles à limbe assimilateur est réduit (Tab. 11) :

- De 25 % chez le chêne pédonculé à la 3^{ème} vague de croissance.
- De 20 % à la seconde vague de croissance chez le chêne zeen pour la plupart des plantes.
- Des diminutions de 40 % à 60 % sont cependant notées chez certains individus.
- De 10 à 40 % chez le chêne liège à la 2^{ème} vague de croissance.

Il est important de souligner la grande hétérogénéité de développement chez le chêne zeen notamment au niveau de la 3^{ème} vague de croissance :

- 50 % de la population montre un allongement des entre-nœuds réduit (moins de 6 mm), avec des feuilles à limbe assimilateur de 90-100 mm. Une hétéroblastie atténuée avec 1 à 2 écaïlles (Fig. 13a).

Tableau 11 : Composantes spatiales (nombre de feuilles) au cours de la croissance du chêne pédonculé en conditions contrôlées (25°C, 12°C, 18°C et 33°C J.L de 16h/24h). J.L de 16h/24h) ; E : écailles, F : feuilles à limbes assimilateurs, f : feuilles à limbes avorté (Alatou, 1990).

		25°C			12°C			18°C			33°C		
Vague de croissance		Chêne pédonculé	Chêne liège	Chêne zeen	Chêne pédonculé	Chêne liège	Chêne zeen	Chêne pédonculé	Chêne liège	Chêne zeen	Chêne pédonculé	Chêne liège	Chêne zeen
V1	E	7.4 ± 0.4	2.7 ± 0.2	6.4 ± 0.2	6,7±0.6	2.4±0.8	6.9±0.3	6.5 ± 0.4	3.7 ± 0.5	6.2 ± 0.5	8.3 ± 0.4	2.7 ± 0.5	6.5 ± 0.5
	F	5.6 ± 0.4	12.6 ± 1.0	4.5 ± 0.2	6,0±0.5	9.7±1.1	4.5±0.3	6.4 ± 0.6	8.5 ± 0.7	4.8 ± 0.5	7.5 ± 0.5	26.0 ± 7.2	4.3 ± 0.4
	f	1.8 ± 0.3	1.7 ± 0.4	1.9 ± 0.2	1.4±0.4	1.8±0.5	1.8±0.8	2.0 ± 0.4	2.3 ± 0.4	2.0 ± 0.0	1.3 ± 0.3	2.7 ± 0.5	1.9 ± 0.5
V2	E	4.0 ± 0.4	2.8 ± 0.4	5.0 ± 0.5	4.7±1.2	1.6±1.0	5.3±1.3	4.8 ± 0.4	4.2 ± 0.8	5.9 ± 1.4	4.0 ± 0.3	1.4 ± 1.4	5.9 ± 0.6 58% 16.5 ± 1.9 32% 0.0 ± 0.0 10%
	F	6.8 ± 0.7	10.2 ± 1.4	5.0 ± 0.4	8.1±1.3	6.8±1.1	3.9±0.5	6.6 ± 1.0	6.0 ± 0.7	4.4 ± 0.7	7.7 ± 0.5	25.2 ± 6.1	2.1 ± 0.5 83% 0.0 ± 0.0 17%
	f	2.0 ± 0.0	2.2 ± 0.2	1.9 ± 0.3	1.8±0.5	2.1±0.5	2.7±0.4	2.0 ± 0.0	2.2 ± 0.2	2.0 ± 0.4	1.9 ± 0.5	2.0 ± 0.0	2.3 ± 0.3
V3	E	3.3 ± 0.4	3.2 ± 0.7	6.9 ± 0.6	3.5±0.6	2.6±2.2	6.4±5.6	-	-	-	4.2 ± 0.4	-	7.2 ± 1.1
	F	8.9 ± 0.8	9.3 ± 1.6	6.4 ± 0.3	6.6±1.6	8.2±1.5	6.5±3.5	-	-	-	7.3 ± 0.4	-	2.4 ± 0.5
	f	2.3 ± 0.5	2.4 ± 0.5	7.2 ± 0.4	2.6±0.6	3.0±1.1	2.3±2.0	-	-	-	1.7 ± 0.2	-	1.9 ± 0.2
V4	E	3.4 ± 0.7	4.5 ± 1.0	1.9 ± 0.3	-	-	-	-	-	-	3.9 ± 0.8	-	-
	F	10.5 ± 1.6	9.5 ± 1.3	7.0 ± 0.9	-	-	-	-	-	-	7.5 ± 1.0	-	-
	f	2.5 ± 0.5	2.6 ± 0.5	1.8 ± 0.4	-	-	-	-	-	-	1.9 ± 0.5	-	-

- 20 % de la population montre un allongement des entre-nœuds toujours réduit (moins de 6 mm), mais avec des feuilles à limbe assimilateur, ne dépassant pas 30 mm. Une hétéroblastie plus accentuée qu'auparavant avec la présence de 4 à 5 écailles (Fig. 13b).

- 10 % la population montre un allongement des entre-nœuds toujours réduit (moins de 5 mm), mais, leur nombre est plus élevé. Les premiers limbes assimilateurs ont une longueur moyenne de 60 mm, les suivants ne dépassent pas 20 mm. une hétéroblastie identique au cas précédent avec 4 à 5 écailles observées (Fig. 13c).

- 20 % de la population montre un allongement plus important des entre-nœuds entre 6 mm et 27 mm avec des feuilles à limbe assimilateur de 110 à 140 mm. A ce point de vue l'unité de morphogenèse est comparable à celle de 25°C J.L. Une hétéroblastie atténuée avec la présence de 3 à 4 écailles au lieu de 7 à 25°C (Fig. 13d).

Remarque :

Les semis de chêne pédonculé cultivés à 25°C J.L et transférés au 6^{ème} - 8^{ème} jours de leur deuxième vague de croissance à 5°C.J.L.puis retour aux conditions initiales de culture, présentent une troisième vague qui se caractérise par la présence de 3 paires d'écailles et 8 feuilles assimilatrices qui s'étalent, le méristème engendre de nouveau 8 à 9 feuilles assimilatrices dont l'épinastie est visible en haut de l'étage. Au 3^{ème} étage se superpose un autre étage sans écailles ; les limbes avortés du 2^{ème} étage, les écailles du 3^{ème} étage se sont transformés en limbes assimilateurs, l'hétéroblastie est supprimée (Annexe 4. Photo. 6) (Alatou, 1990).

Les résultats obtenus par Rached-Kanouni *et al.*, (2013). montrent que, les semis de chêne liège (*Quercus suber* L.) cultivés en conditions contrôlées à 25°C en jour long de 16h et transférés durant une semaine à une température fraîche de 5°C, à des stades morphologiques précis (bourgeon gonflé, bourgeon épanoui et repos apparent), présentent après retour aux conditions initiales de culture des variations spatio-temporelles sur la vague n, n+1 et n+2. Les semis transférés au stade « bourgeon épanoui », présentent une phase d'allongement caulinaire plus longue, alors que la composante repos est abolie. Pour les deux autres stades de transfert (repos apparent et bourgeon gonflé), la durée de repos apparent et la formation d'écailles augmentent fortement avec formation d'un mini étage pour le premier stade (n).

Conclusion : Les températures fraîches (5°C et 12°C) j, réduits la croissance en longueur et perturbent fortement la croissance des chênes. Elles touchent une composante essentielle du rythme : l'hétéroblastie. Les individus présentant le moins d'écailles sont ceux qui ont la surface foliaire la plus élevée.

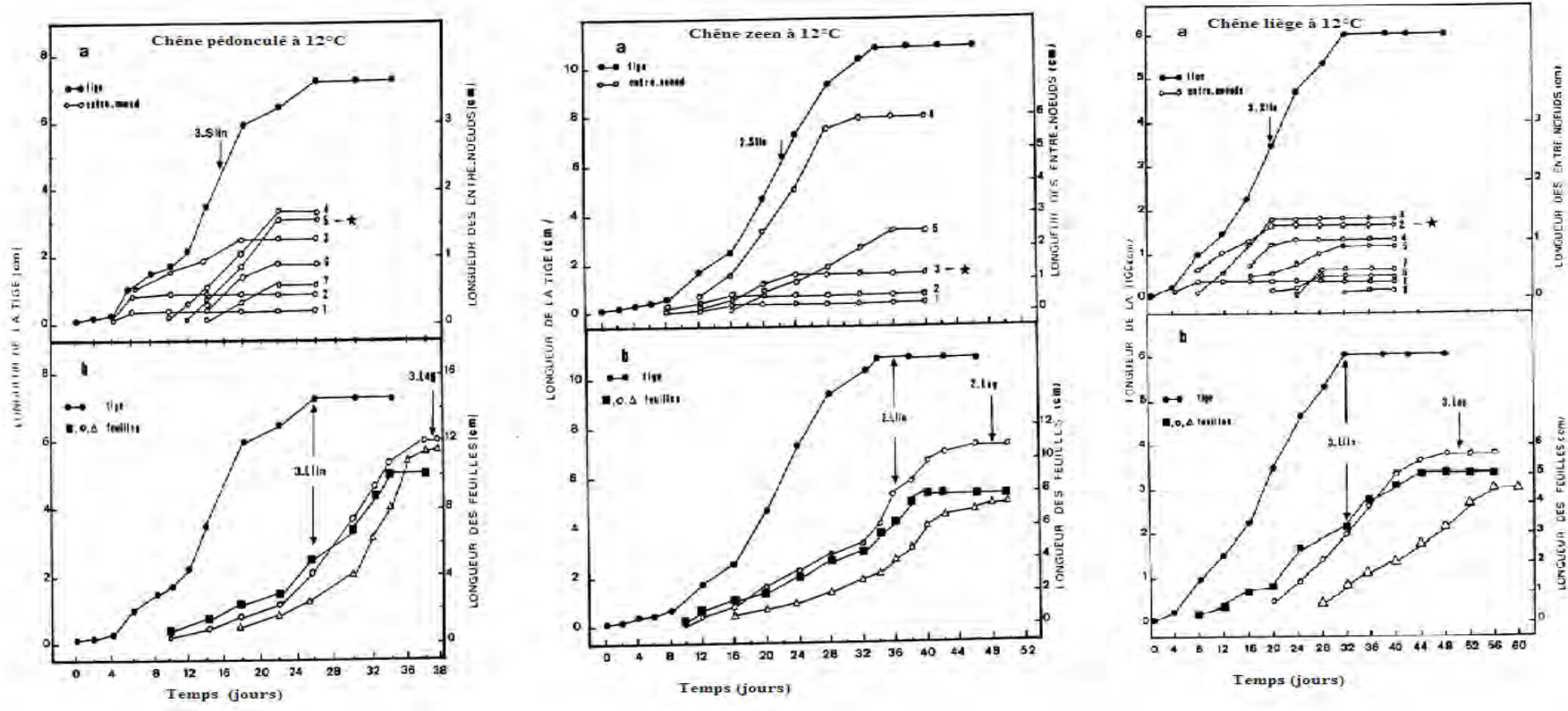


Figure 14 : Croissance en longueur des entre-nœuds et des feuilles d'un jeune plant de plant de chêne pédonculé cultivé en conditions contrôlées à 12°C en .J.L. de 16h au cours du 3^{ème} flush ; a : allongement des entre-nœuds et longueur de la tige, l'entre-nœud 5 est surmonté par la 1^{ère} feuille assimilatrice de l'étage ; b : croissance des feuilles et longueur de la tige. ■, 1^{ère} feuille de l'étage, ●, moyenne des trois feuilles du niveau médian de l'étage, ▲, dernière feuilles de l'étage. Les flèches indiquent les stades de développement définis dans le texte (Alatou, 1990).

3.2.3. Croissance à 18°C J.L (16h/24h)

Chez les trois chênes, la croissance a lieu par vagues (Fig. 16). Par rapport à 25°C, un abaissement de 7°C entraîne un allongement supplémentaire d'une semaine des phases d'élongation et de repos (Tab. 10).

3.2.3.1 Allongement caulinaire, plastochrone apparent et croissance foliaire

L'élongation des entre-nœuds suit la même cinétique que celle observée à 25°C. En particulier ils conservent selon leur longueur la disposition spatiale observée à 25°C (Fig. 16). La longueur totale des axes est diminuée approximativement de moitié par rapport à 25°C. Les maximums d'allongement de la tige, sont atteints au 10^{ème} -12^{ème} jour de la vague de croissance chez le chêne pédonculé, le chêne zeen et le chêne liège. Les plastochrones apparents atteignent leur maximum au 8^{ème} jour de la 2^{ème} vague de croissance : 1.3 F/j pour le chêne pédonculé, 0.8 F/j pour le chêne zeen et 1 F/j pour le chêne liège (Fig. 17).

Le nombre de feuilles à limbe assimilateur est sensiblement le même pour une culture à 25°C chez le chêne pédonculé et le chêne zeen (Tab. 11).

Par contre chez le chêne liège, une réduction de 33 % pour le premier étage et de 41 % pour le second étage est notée, ce qui entraîne une diminution respective de la surface foliaire de 28 % et 18 %.

3.2.3.2. L'hétéroblastie

Elle reste inchangée par rapport à 25°C pour les trois espèces (Tab. 11). Une augmentation de 1 à 2 écailles est observée chez le chêne liège.

Conclusion :

A 18°C seul le chêne liège voit sa croissance affectée sensiblement par la réduction du nombre de ses feuilles.

Croissance rythmique à 18 °C

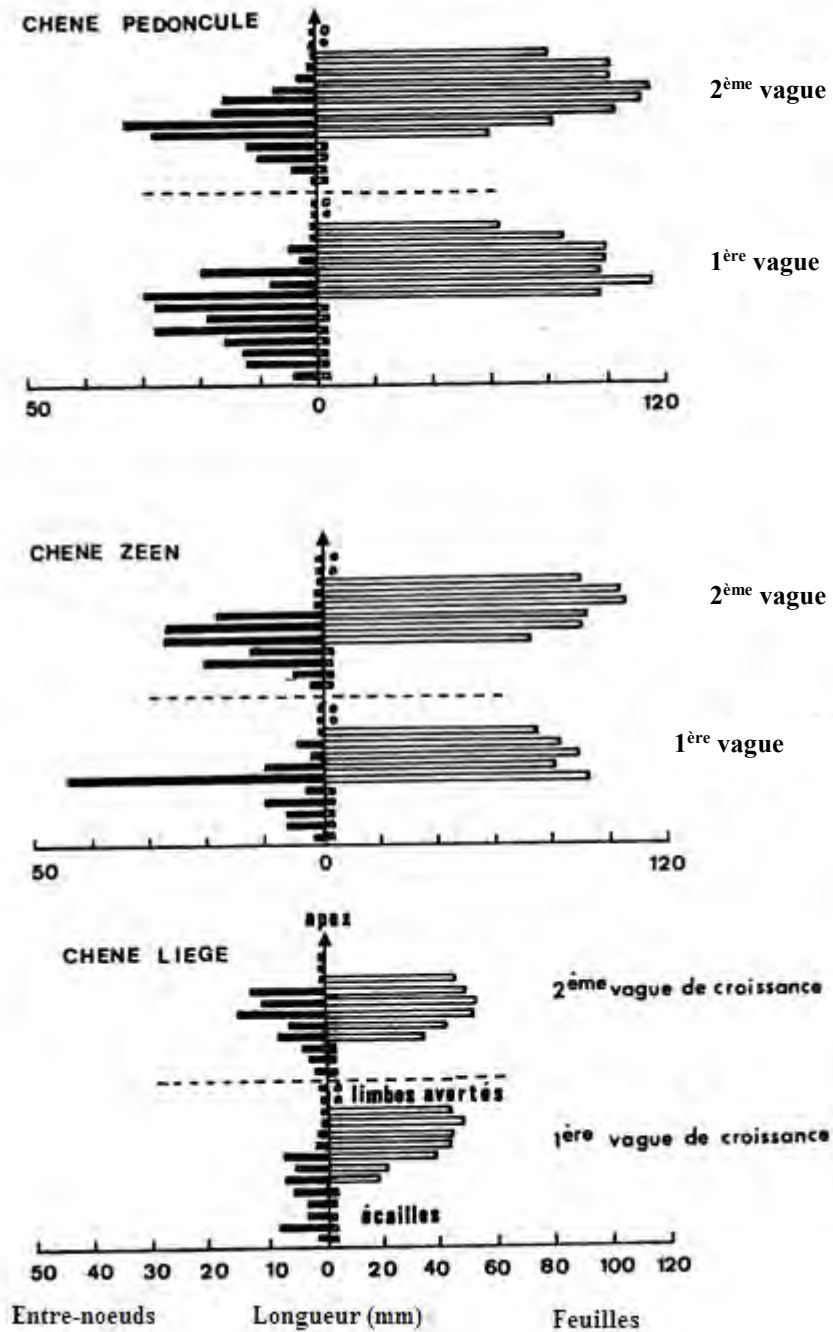


Figure 16 : Croissance rythmique de jeunes chênes cultivés en conditions contrôlées à 18°C en jours longs de 16 heures (Alatou, 1990).

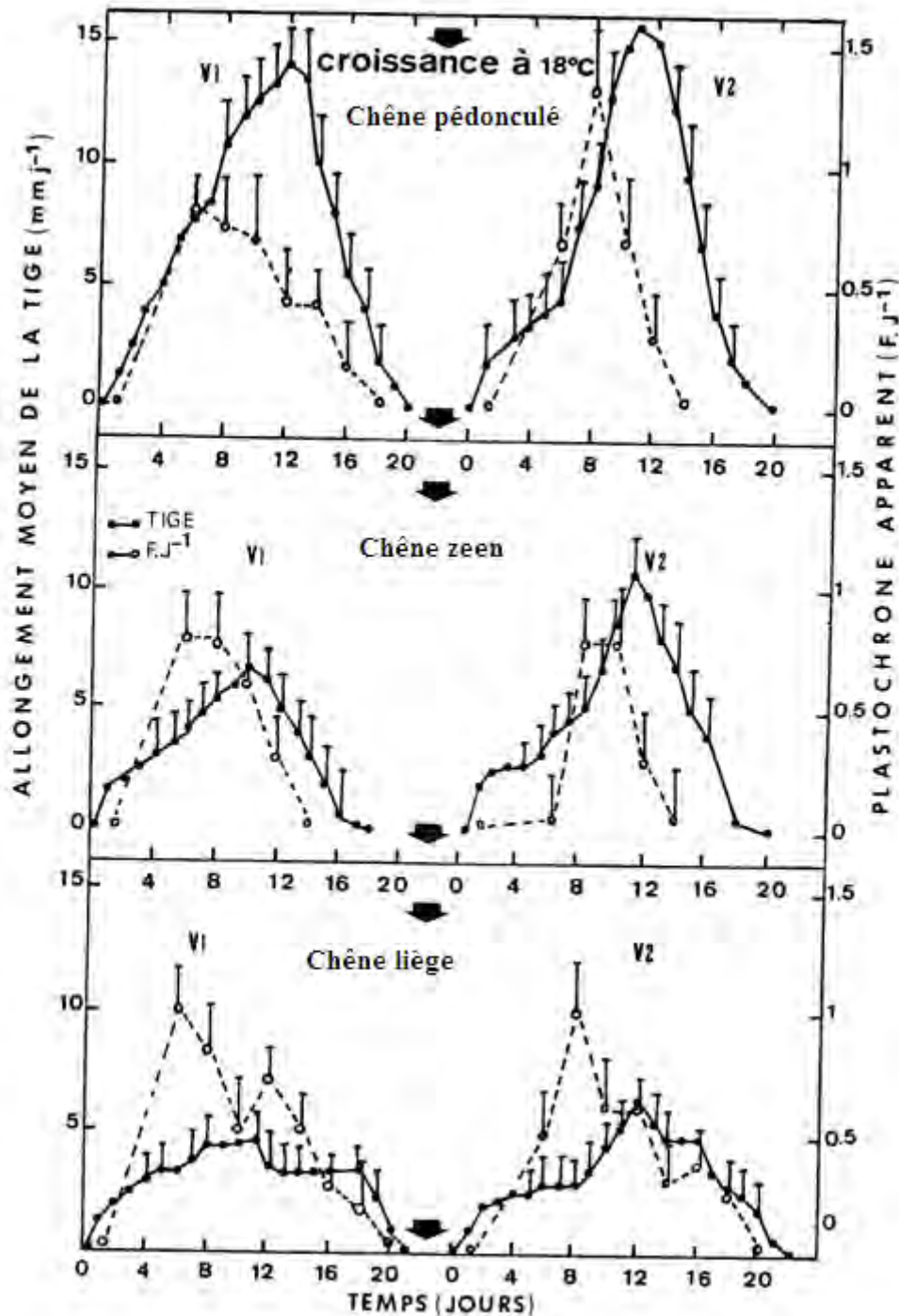


Figure 17 : Allongement rythmique de la tige et évolution du plastochrone apparent de jeunes semis de chênes cultivés en conditions contrôlées à 18°C en J.L de 16 h durant 2 vagues de croissance. Chaque valeur est la moyenne de 19, 20, 16 mesures, associée à un intervalle de confiance au risque d'erreur de 5% (Alatou, 1990).

3.2.4. Croissance à 33 °C J.L. (16h/24h)

La croissance par vagues persiste toujours pour les trois espèces (Fig. 18). Mais avec une hétérogénéité interspécifique.

3.2.4.1. Allongement caulinaire, plastochrone apparent et croissance foliaire

Pour le chêne pédonculé, la durée de la phase d'allongement est légèrement réduite pour la première vague de croissance (9.9 jours \pm 0.4) et tend à augmenter progressivement jusqu'à la 4^{ème} vague (13.3 jours \pm 1.4) pour être similaire à celle des témoins cultivés à 25°C (13.8 jours \pm 0.7) (Alatou, 1990). Les temps de repos suivent la même évolution que celles des phases d'allongement avec des variations entre individus de 6 à 16 jours pour les 2^{ème} et 3^{ème} vagues de croissance (Tab. 10).

L'allongement quotidien de l'axe est assez semblable à celui observé à 25°C, avec des maximums de l'ordre de 30 à 50 mm par jour, atteints au 8^{ème} – 9^{ème} jour pour chaque vague de croissance. Les maximums des plastochrones apparents (1.8 feuilles par jour) précèdent ceux de l'allongement de 2 jours (Fig. 19). Les entre-nœuds s'allongent tous en même temps, les plus courts se situant toujours en bas et en haut de l'étage. L'arrêt de l'allongement de l'entre-nœud surmonté par le 1^{er} limbe assimilateur (5*) correspond bien au maximum d'allongement de la tige. L'arrêt caulinaire correspond comme à 25°C à une vitesse maximale de l'étalement foliaire.

Concernant le chêne zeen, les durées des phases d'allongement de l'axe sont sensiblement proches de celle observées à 25°C, alors que les périodes de repos sont plus longues (jusqu'à 36 jours chez certains individus).

L'allongement moyen journalier reste relativement faible (Fig. 19). Les maximums des plastochrones apparents sont de l'ordre de 1 feuille par jour. Les entre-nœuds les plus courts se situent toujours au bas et en haut de l'étage. L'arrêt de l'allongement de l'entre-nœud surmonté par le 1^{er} limbe assimilateur (4*) correspond encore au maximum d'allongement de la tige. Le maximum d'étalement foliaire est atteint au stade de l'arrêt caulinaire au 12^{ème} jour (Alatou, 1990).

Pour le chêne liège, la croissance par vagues est bien maintenue à cette température (Fig. 18). Aux phases d'allongement de durées variables, de 16 à 100 jours, font suite des périodes de repos assez brèves: de 3.5 jours \pm 0.5 pour 30 % de la population et de 10 jours pour

Croissance rythmique à 33°C

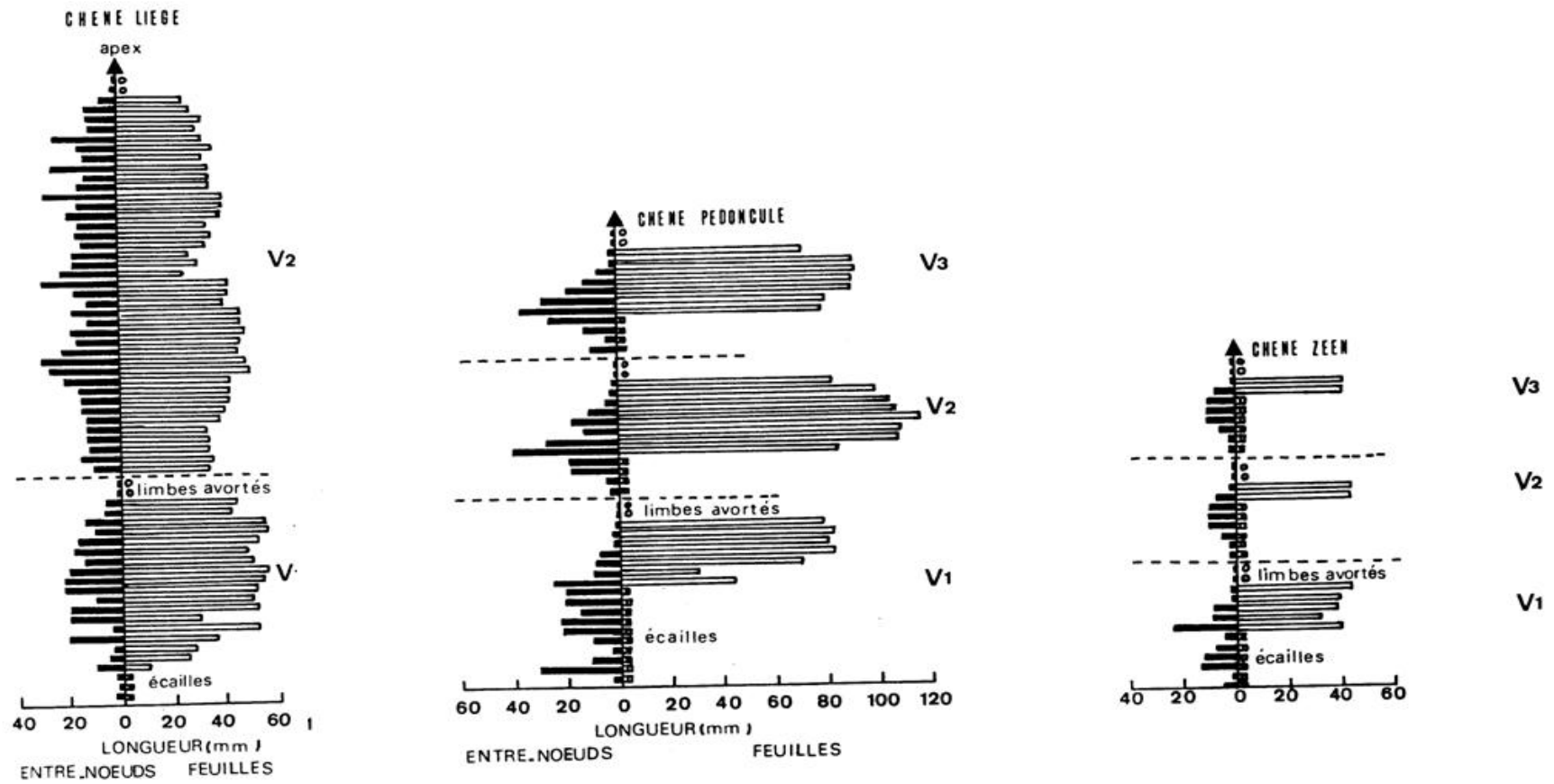


Figure 18 : Croissance rythmique de jeunes semis de chênes cultivés en conditions contrôlées à 33°C en J.L de 16 h. Sont représentées la longueur des feuilles, la longueur des entre-nœuds en fonction de leur rang, la nature et le nombre d'ensembles foliaires qui leur sont associés. La croissance du chêne liège est plus importante (Alatou, 1990).

70 % de l'effectif à la 1^{ère} vague de croissance. Pour la seconde vague de croissance, la durée du repos est stabilisée pour tous les individus à 10 jours (Tab. 10).

- Pour les plants où la période d'allongement du premier flush est très longue, environ de trois mois, l'allongement quotidien moyen est supérieur à 5 mm. Les maximums d'allongement au nombre de trois (12^{ème} jour, 40^{ème} jour, 66^{ème} jour) correspondent à des plastochrones apparents élevés (1.4, 1 et 1.5 feuilles par jour) (Fig. 19). Ces plastochrones apparents présentent par contre des valeurs nulles entre le 30^{ème} -34^{ème} jour et 48^{ème} - 54^{ème} jour (Fig. 19). A ces moments là les valeurs d'allongement caulinaire sont les plus faibles.

- Pour les plants où la période d'allongement du premier flush est identique à celle obtenue à 25°C et où la période de repos est de 10 jours, le second flush présente alors une période d'allongement de 2 mois marquée par des vitesses d'allongement variables (comme pour le premier flush).

- Dans tous les cas le nombre d'entre-nœuds est élevé. L'arrêt de l'allongement de l'entre-nœud surmonté par le 1^{er} limbe assimilateur (3*) ne correspond pas du tout à une vitesse d'allongement maximale de l'axe (Alatou, 1990). L'arrêt caulinaire (20^{ème} jour) ne correspond pas lui aussi à un étalement maximum des feuilles. Comme à 25°C l'étalement des feuilles est très progressif.

Remarque : La croissance par vagues du chêne pédonculé est maintenue à 35°C (Annexe. 5. Fig. 20). Aux phases d'allongement caulinaire de durées variables (16 à 100 jours) font suite des périodes de repos assez brèves (de 3.5 jours) pour 30 % de la population et de 10 jours pour 70 % de l'effectif à la première vague de croissance. Pour la 2^{ème} vague de croissance, la durée du repos est stabilisée pour tous les individus à 10 jours; alors que les périodes d'allongement caulinaire sont également très longues par rapport à celles du témoin chez lequel 80 % ont une durée de 76.2 ± 7.2 jours. Les composantes spatiales différentes du témoin par le nombre de feuilles à limbe assimilateur. Dans tous les cas le nombre d'entre-nœuds est élevé. L'hétéroblastie est faible, marquée par un nombre réduit d'écailles, de 1 à 3. On pourrait croire à une croissance continue (Rached-Kanouni *et al.*, 2013).

3.2.4.2. L'hétéroblastie

Pour le chêne pédonculé, l'hétéroblastie à 33°C ne diffère pas de celle observée à 25°C, avec en moyenne la même succession par unité de croissance de 4 écailles, 7 feuilles à limbes assimilateurs et 2 feuilles à limbes avortés pour la 3^{ème} vague de croissance (Tab. 11).

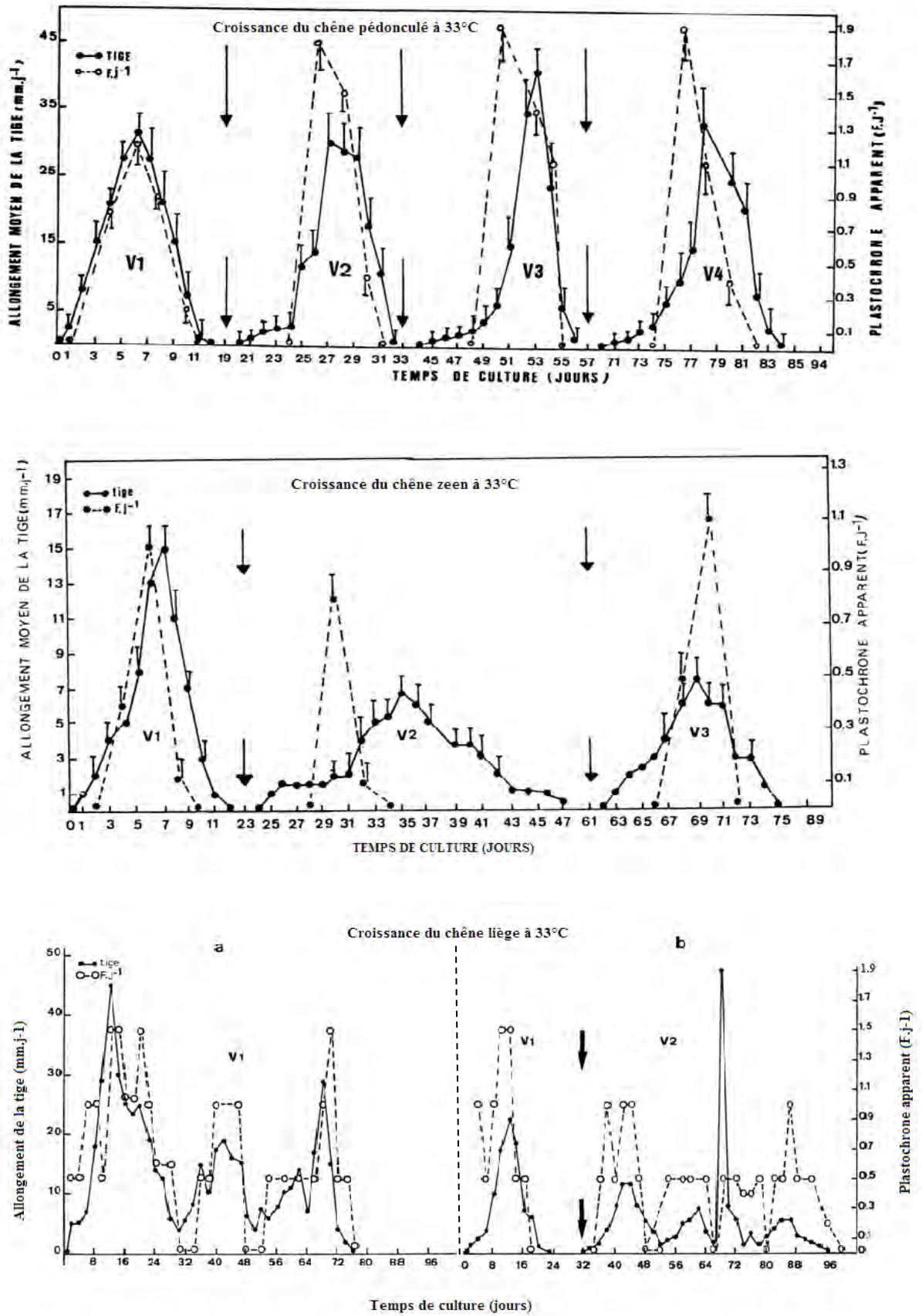


Figure 19 : Allongement rythmique de la tige et évolution du plastochrone apparent de jeunes semis de chênes cultivés en conditions contrôlées à 33°C en J.L de 16 h durant 3 vagues de croissance (Alatou, 1990).

Le développement de la 1^{ère} vague de croissance chez le chêne zeen est identique à celui obtenu à 25°C (Tab.11). Par contre la deuxième vague présente :

- Pour 58 % de l'effectif une hétéroblastie sensiblement identique aux plantes cultivées à 25°C.

- Pour 32 % de l'effectif une hétéroblastie très accentuée avec 15 à 18 écailles sur l'axe. Le bourgeon terminal reste inhibé plus d'un mois et finit par se dessécher.

- Pour 10 % de l'effectif une hétéroblastie très atténuée, où l'axe ne présente aucune écaille, mais il reste très court et possède seulement 2 à 3 limbes assimilateurs (Tab. 11).

- Pour le chêne liège, l'hétéroblastie est faible, marquée par un nombre réduit, voire nul d'écailles, de 0 à 3 (Tab. 11). On pourrait croire à une croissance continue.

Conclusion :

Cultivés à 33°C J.L. les trois Chênes (pédonculé, zeen et liège) présentent une croissance par vagues. Les cinétiques de croissance sont à rapprocher de celle observées à 25°C. Néanmoins quelques remarques sont à faire :

- Si les phases d'allongement sont sensiblement similaires chez le chêne pédonculé et le chêne zeen (11 jours), celles du chêne liège peuvent durer trois mois avec un nombre élevé d'ensembles foliaires à limbe assimilateur.
- Les périodes de repos sont diminuées chez le chêne liège et le chêne pédonculé, elles durent en moyenne de 2 à 5 jours, alors que celles du chêne zeen sont augmentées et atteignent en moyenne 2 à 3 semaines au lieu de 11 à 12 jours à 25°C.
- A 33°C on note une augmentation d'une à deux écailles chez le chêne pédonculé, d'une dizaine chez le chêne zeen et une diminution d'une écaille chez le chêne liège. La croissance du chêne liège à 35°C (jour long de 16 h) entraîne des modifications dans l'expression spatio-temporelle du rythme de croissance. En effet, ces modifications portent essentiellement sur la composante repos apparent où la croissance se réalise sans repos.
- La croissance du chêne liège et du chêne Pédonculé à 35°C (jour long de 16h) entraîne des modifications dans l'expression spatio-temporelle du rythme de croissance. En effet, ces modifications portent essentiellement sur la composante repos apparent où la croissance se réalise sans repos.

3.3. Etude histo-cytologique du fonctionnement de l'apex

Trois espèces sont utilisées pour cette étude, le chêne pédonculé, le chêne zeen et le chêne liège. Les coupes histologiques sont uniquement réalisées au niveau du bourgeon apical (Fig. 21).

Cette étude a consisté à dénombrer sous loupe binoculaire les feuilles assimilatrices, les feuilles à limbe avorté et les écailles produites au cours de la troisième vague de croissance. Les résultats sont exprimés en nombre moyen de chacun des types foliaires (Alatou, 1990).

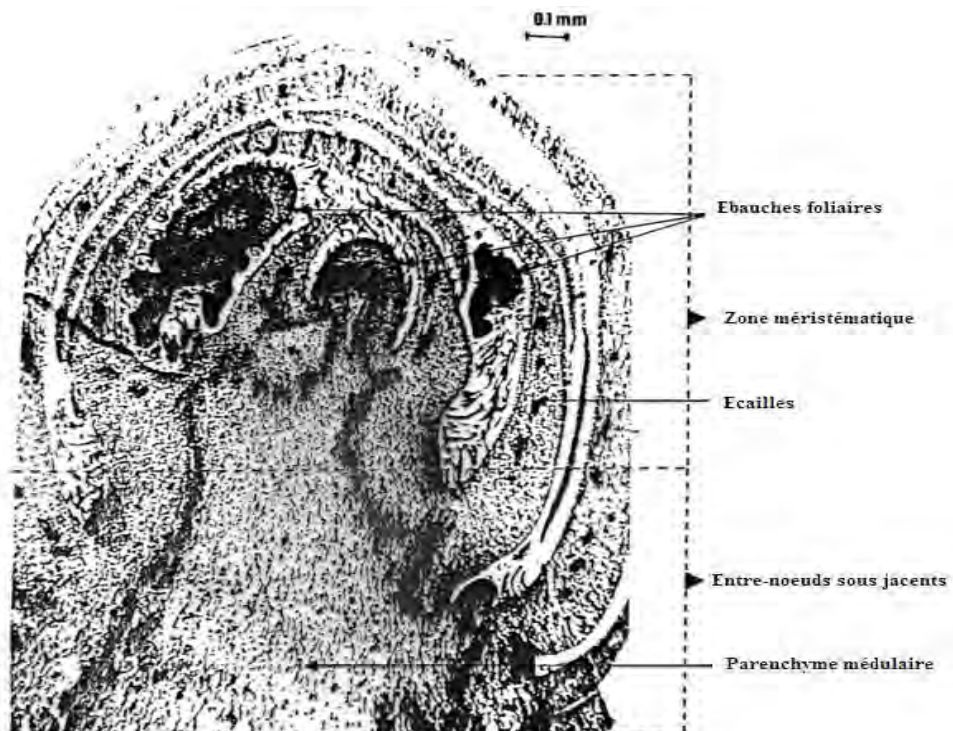


Figure 21: Coupe longitudinale du bourgeon terminal de *Quercus pedunculata* cultivé à 25°C J.L. le bourgeon prélevé au début de la 3^{ème} vague de croissance mesure 2mm. Avant fixation, 3 limbes avortés de l'étage précédent, 2 écailles et 2 limbes assimilateurs de l'étage en formation sont enlevés, l'apex est fourni en ensembles foliaires (Alatou, 1990).

3.3.1. Organogenèse et plastochrone réel

Des études ont été réalisées par Payan (1982), Alatou (1990) et Lehir (2005) sur l'activité organogène du bourgeon terminal du chêne pédonculé au cours de la 2^{ème} et la 3^{ème} vague de croissance pour déterminer les valeurs du plastochrone réel qui correspond au nombre de primordia produits par unité de temps (jour). La dissection des apex sous loupe binoculaire a permis d'étudier les variations de cette activité organogène, visualisées par la mesure des variations du plastochrone réel qui sont présentées dans les figures 24 et 25.

Au début de la 2^{ème} vague de croissance, au stade 2 jours, le plastochrone réel est important, de l'ordre de 1.2 primordia par jour. Le maximum est atteint au stade 3 jours où le méristème produit en moyenne 1.6 primordia par jour. Entre les stades 3 et 6 jours, l'activité du méristème est maintenue à une valeur proche de 1.6 primordia par jour, puis le plastochrone chute brutalement entre le stade 6 et 7 jours, où il atteint une valeur de 0.2 primordium par jour. Le plastochrone se maintient à cette faible valeur jusqu'au stade 10 jours où l'activité du méristème s'accélère de nouveau progressivement jusqu'au débourrement de la vague suivante. Les primordia produits durant cette dernière phase constitueront les ensembles foliaires qui seront étalés au cours de la troisième vague (Lehir, 2005).

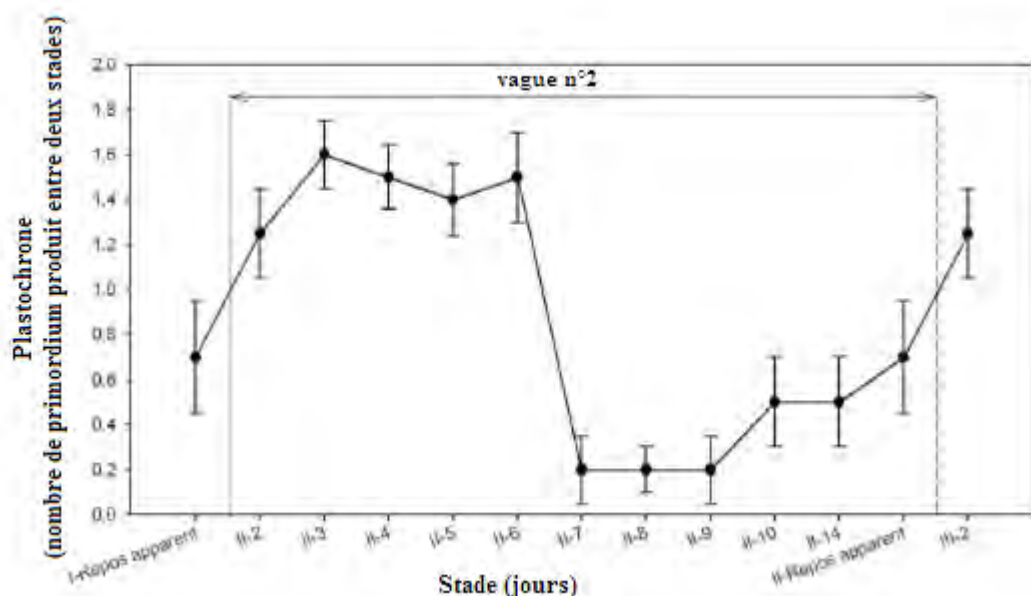


Figure 22: Variation du plastochrone réel au cours de la deuxième vague de croissance du chêne pédonculé. Les chiffres romains indiquent le numéro de la vague et le stade morphologique. Exemple : II-2=stade 2 jours de la deuxième vague de croissance, n=5 (Lehir, 2005).

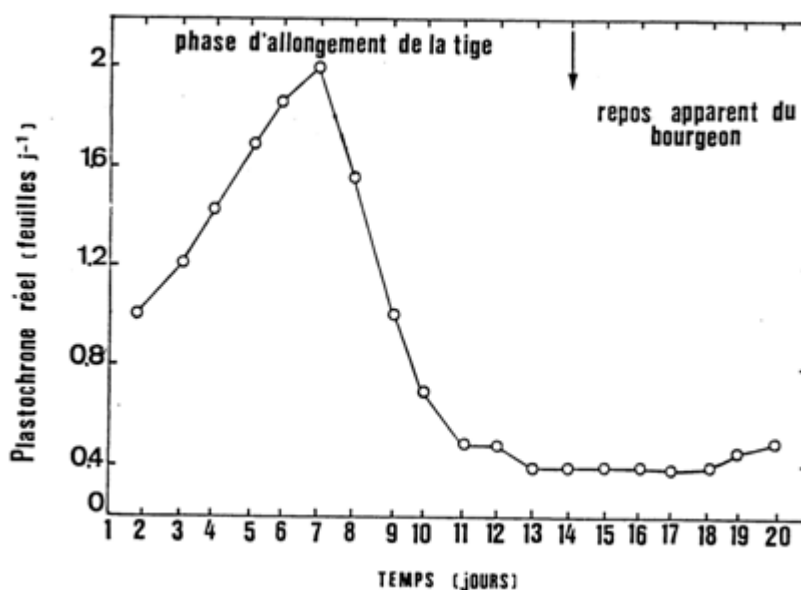


Figure 23: Evolution du plastochrone réel en feuilles par jour, au cours d'une vague de croissance, *Quercus pedunculata*, cultivé à 25°C J.L (Payan, 1982).

3.3.2. Ontogenèse des ensembles foliaires

Dans une première approche, l'évolution de la composition foliaire de l'apex a été suivie grâce à l'étude de coupes histologiques réalisées sur les bourgeons terminaux du chêne pédonculé (Fig. 24), du chêne zeen (Fig. 26) et du chêne liège (Fig. 27) (Alatou, 1990). La nature des différents ensembles foliaires a été déterminée par comparaison avec le nombre d'ensembles foliaires normalement produits au cours de la deuxième et la troisième vague de croissance.

3.3.2.1. Le Chêne pédonculé

Au stade 1^{er} jour de la 3^{ème} vague de croissance (Fig. 24), l'analyse des coupes montre que le méristème est entouré de : 4 paires d'écaillés (4E) et de 6 limbes à devenir assimilateur (6F).

Au stade 4 jours, après avoir éliminé 4 paires d'écaillés (4E) et 6 limbes assimilateurs (6F), 2 nouveaux limbes à devenir assimilateur (+2L) sont observés au niveau de l'apex.

Au stade 8 jours, après avoir supprimé les ébauches des stades précédents (4E+6F+2F), la présence de 2 nouvelles ébauches de limbes est constatée.

Au stade 14 jours, l'allongement caulinaire est arrêté et 2 autres ébauches de limbes de nature stipulaire sont observés mais qui sont rapidement avortés par la suite (2f).

Au stade 18 jours, l'étalement foliaire est terminé, le repos apparent est installé, l'apex renferme : 3 limbes avortés (f1, f2, f3), 3 paires d'écaillés (3E) et 2 limbes à devenir assimilateur (2F) qui appartiendront à la nouvelle vague de croissance. La pousse de chêne pédonculé édiflée présente 15 ensembles foliaires : 4 écaillés, 8 limbes assimilateurs et 3 limbes avortés (4E+8F+3f). Le bourgeon renferme de nouveau des écaillés et des limbes assimilateurs.

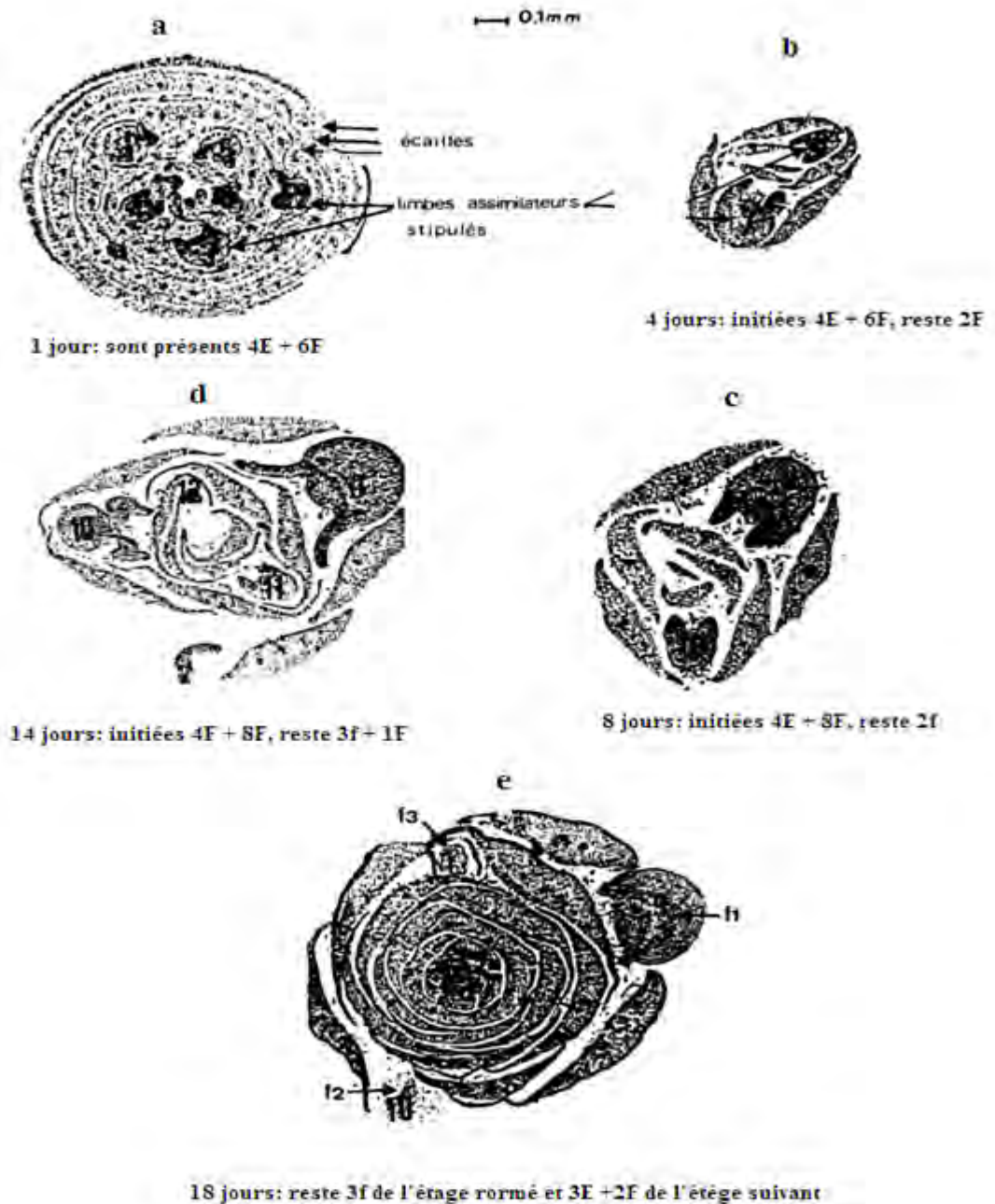


Figure 24: Evolution de la composition foliaire de l'apex du chêne pédonculé au cours de la 3^{ème} vague de croissance (Alatou, 1990).

Une étude plus détaillée des variations du plastochrone réel et de l'ontogenèse foliaire a aussi été réalisée pour 10 apex prélevés du chêne pédonculé chaque jour entre le stade 2 et 10 jours par Lehir (2005).

Le plastochrone réel, a ainsi pu être calculé par comptage des ébauches foliaires et des primordia présents à chaque stade. Rappelons ici que ces futurs organes sont composés de 3 parties, 2 futures stipules latérales et une partie centrale destinée à produire le limbe. Les stades de développement sont regroupés sous la désignation de « pièces foliaires »

Lorsque la nature exacte de la pièce foliaire est déterminée alors elle sera désignée par « fa » pour feuille assimilatrice, « la » pour feuille à limbe avorté et « ste » pour stipule écailleuse. Il a été montré précédemment qu'au cours de la deuxième vague de croissance à 25°C du chêne pédonculé, une moyenne de 8 feuilles assimilatrices, 3 feuilles à limbe avorté et 3 paires de stipules écailleuses sont produites (Lehir, 2005).

Au stade 2 jours, l'analyse des coupes montre que le méristème est entouré de stipules écailleuses (ste) et de 8 pièces foliaires (pf1 à pf8, Fig. 25A). A ce stade, toutes les feuilles assimilatrices de la future vague sont donc présentes autour du méristème. Ce résultat confirme les travaux précédents d'Alatou (1990). Au stade 3 jours, la Figure 25B montre la présence de 2 pièces foliaires supplémentaires nommées pf9 et pf10. Compte tenu du nombre d'ensembles foliaires normalement produits au cours de la deuxième vague de croissance, ces deux primordia deviendront donc les deux premières feuilles à limbe avorté. Au stade 5 jours, la Figure 25C montre la présence de 3 nouvelles pièces foliaires nommée pf11 à pf 13, qui correspondent donc aux primordia de la dernière feuille à limbe avorté et aux 2 premières paires de stipules écailleuses. Au stade 7 jours, l'apparition d'un nouveau primordia nommé pf14 est visible, c'est la dernière paire de stipules écailleuses (Fig. 25D). Au stade 8 jours, aucune nouvelle pièce foliaire n'est observée (Fig. 25E). Au stade 10 jours (Fig. 25F), le méristème est entouré de 2 nouvelles pièces foliaires (pf15 et pf16). Ces primordia (pf15 et pf16) correspondent aux premières feuilles assimilatrices qui se développeront durant la troisième vague de croissance.

L'analyse des coupes et le comptage des ensembles foliaires présents permet de montrer que le primordium des deux premières feuilles à limbe avorté sont produits entre les stades 2 et 3 jours de la deuxième vague de croissance (Fig. 25B). Cependant, toutes les pièces foliaires sont identiques et composés de 2 futures stipules entourant un limbe potentiel.

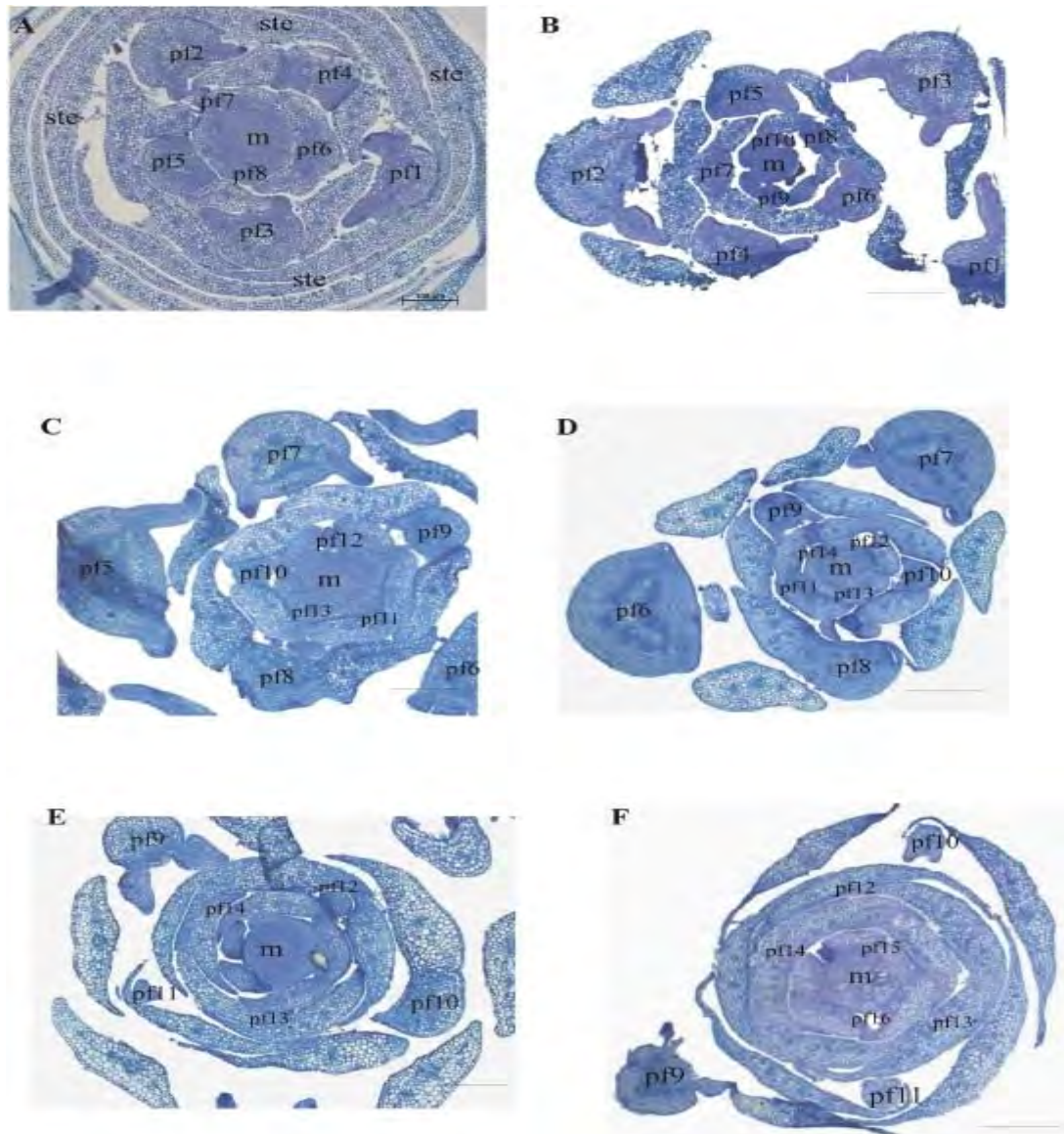


Figure 25: Evolution de la composition foliaire de l’apex au cours de la deuxième vague de croissance. (A) Stades 2 jours, (B) 3 jours, (C) 5 jours, (D) 7 jours, (E) 8 jours et (F) 10 jours. Les jeunes feuilles de plus de 10 mm de longueur ont été enlevées afin de faciliter l’inclusion (sauf en A). pf1 : pièce foliaire n°1 ; pf2 : pièce foliaire n°2, etc. ; m : méristème ; pf : pièce foliaire ; ste : stipule écailleuse (Lehir, 2005).

3.3.2.2. Le Chêne zeen

Les coupes transversales réalisées par Alatou (1990) sur le bourgeon terminal du Chêne zeen au cours de la 3^{ème} vague de croissance montrent les structures suivantes (Fig. 26):

- Au 1^{er} jour de la vague de croissance : 7 paires d’écailles et 6 limbes à devenir assimilateur (7E+ 6F) sur la Fig. 26a.

- Au 8^{ème} jour de croissance : la pousse feuillée présentant sur son axe 7 écailles et 6 limbes assimilateurs montre que son bourgeon apical renferme encore 4 autres ensembles foliaires (Fig. 26b).

- Au 18^{ème} jour de la vague de croissance : la pousse présente sur son axe 7 écailles et 8 limbes assimilateurs. Le bourgeon renferme d'autres ensembles foliaires, 3 limbes avortés de l'étage en formation et 3 paires d'écailles de l'étage suivant (Fig. 26c). Le plant de chêne zeen présente 18 ensembles foliaires initiés sur son axe : 7 écailles, 8 limbes assimilateurs et 3 limbes avortés (7F+8F+3f).

Comme pour le chêne pédonculé l'organogenèse est continue mais le chêne zeen présente beaucoup plus d'écailles, environ le double.

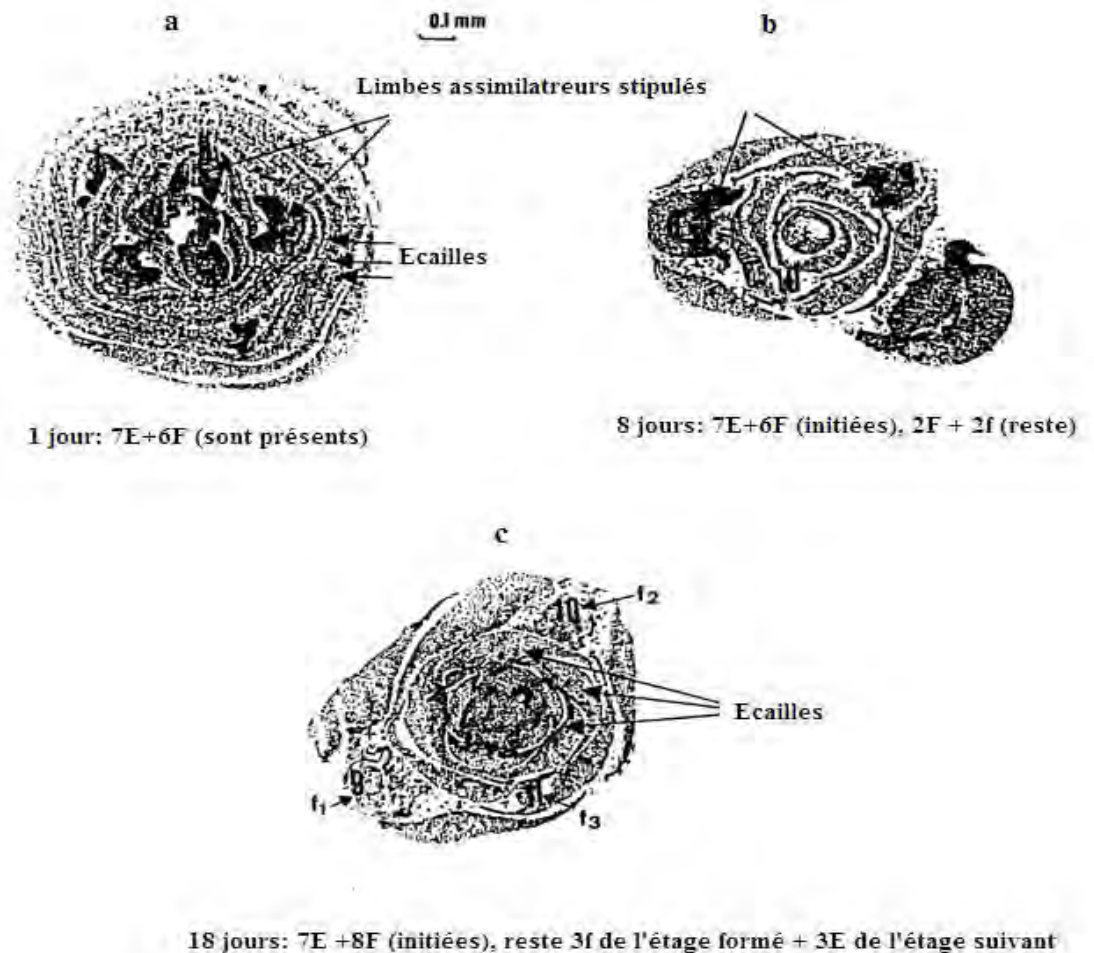


Figure26: Structure du bourgeon terminal de *Quercus mirbeckii* cultivé à 25°C J.L au cours de la 3^{ème} vague de croissance (Alatou, 1990).

3.3.2. 3. Le Chêne liège

Les coupes transversales réalisées par Alatou (1990) sur le bourgeon terminal du Chêne liège au cours de la 3^{ème} vague de croissance montrent les structures suivantes :

- Au 1^{er} jour de la vague de croissance : le bourgeon gonflé de 1 à 2 mm présente 8 ensembles foliaires (Fig. 27d) constitués par deux paires d'écailles et 6 limbes à devenir assimilateurs (2E+6F). Les figures 35 a-b-c montrent des coupes réalisés à différents niveaux de l'apex ou sont associés, ensembles foliaires et méristèmes.

- Au 8^{ème} jour de la vague de croissance : la pousse présente sur son axe caulinaire 2 paires d'écailles et 6 limbes assimilateurs. L'analyse structurale du bourgeon montre qu'il renferme encore d'autres ensembles foliaires (Fig. 27e). En effet nous discernons 4 nouveaux limbes à devenir assimilateur (n° 7-8-9-10).

- Au stade repos apparent de la vague de croissance : en plus des 4 limbes assimilateurs précédents, un nouveau limbe assimilateur est encore initié sur l'axe. Avant fixation et après avoir supprimé 2 limbes avortés, le bourgeon apical présente un ensemble foliaire à limbe avorté (le 3^{ème}), 3 paires d'écailles, d'autres ensembles foliaires en formation dont 2 parmi eux sont visibles (Fig. 27f).

La pousse feuillée du chêne liège au cours de la 3^{ème} vague de croissance présente 15 ensembles foliaires : 2 écailles, 11 limbes assimilateurs et 3 limbes avortés (2E + 11F + 3f). Par rapport aux chênes pédonculés et zeen, le bourgeon du chêne liège présente davantage de limbes assimilateurs pour une même vague de croissance, mais le nombre de ses écailles est variable entre 0 et 4. Dans ce cas aussi l'organogenèse est continue.

Chez le Chêne rouge, l'étude histologique réalisée par Collin *et al.* (1996), montre qu'il n'existe aucune feuille préformée dans l'embryon (Fig. 28a). Dix jours après le début de la germination, alors que la plante édifie le premier étage, quatre feuilles et deux écailles sont visibles dans le bourgeon (Fig. 28b).

Les ensembles foliaires qui sont mis en place durant la construction du deuxième étage sont formés bien avant sa croissance: la figure 28c représente la section transversale d'un bourgeon âgé de 35 jours prélevé lors du démarrage du deuxième étage. Huit feuilles et deux écailles y sont visibles.

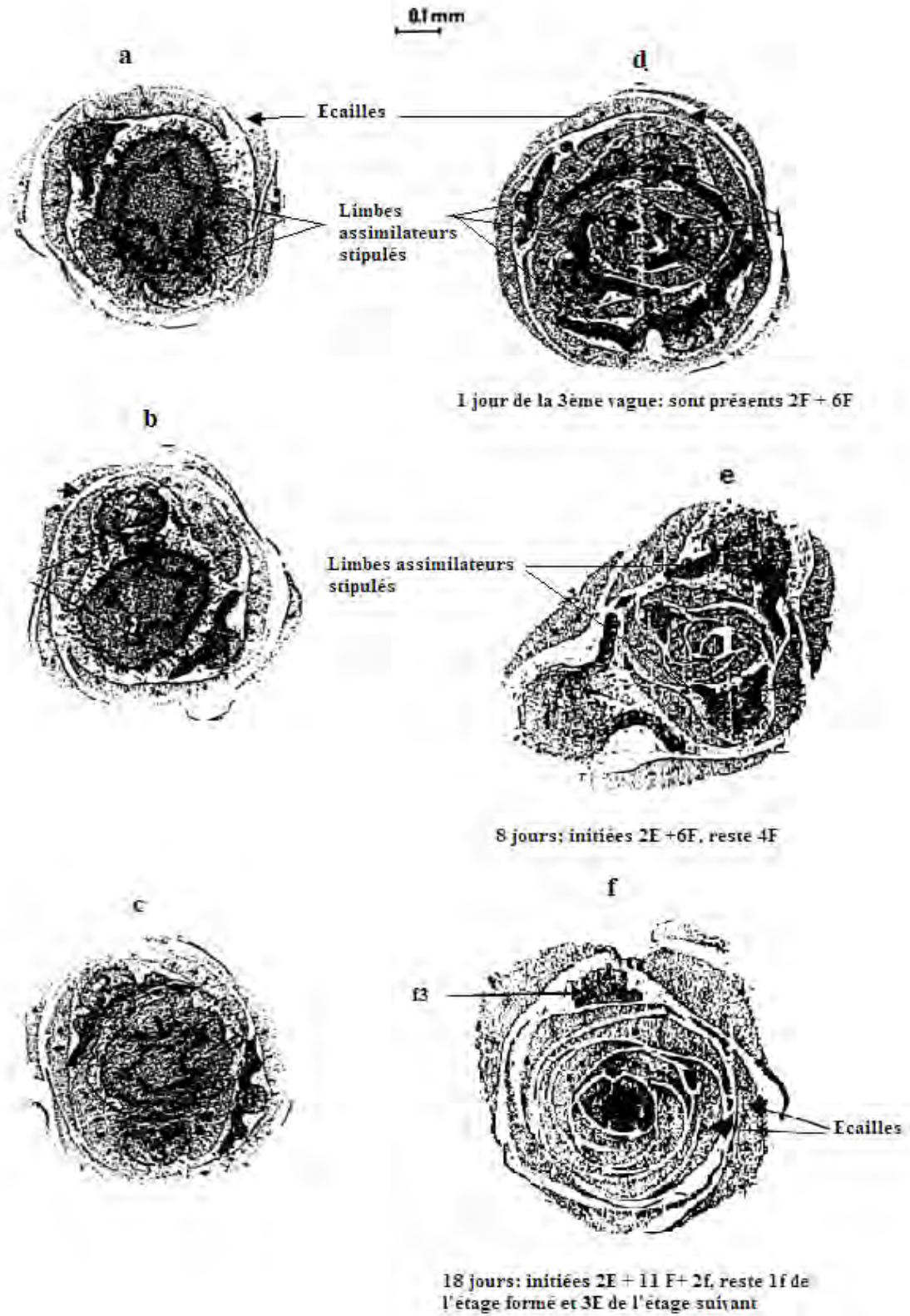


Figure 27: Evolution de la composition foliaire de l'apex du chêne liège au cours de la 3^{ème} vague de croissance (Alatou, 1990).

Après l'arrêt de croissance de la tige, lorsqu'un ou deux étages ont été mis en place, le nombre de feuilles présentes dans le bourgeon augmente sensiblement. La figure 35d montre par exemple la présence de trois feuilles et de neuf écailles dans le bourgeon d'une plante âgée de 50 jours, qui n'a édifié qu'un seul étage.

L'activité du méristème se poursuit après l'arrêt de l'allongement de la tige. La différenciation des ensembles foliaires en écailles aboutit à la formation d'un bourgeon écailleux.

Le nombre d'unités foliaires présentes dans le bourgeon au cours du temps augmente au début de la phase d'allongement du premier étage puis diminue à la fin de cette période. Il augmente de nouveau pendant la phase de non-élongation de la tige et présente un maximum au début de la mise en place du deuxième étage. Il diminue ensuite au cours de l'élaboration du deuxième étage.

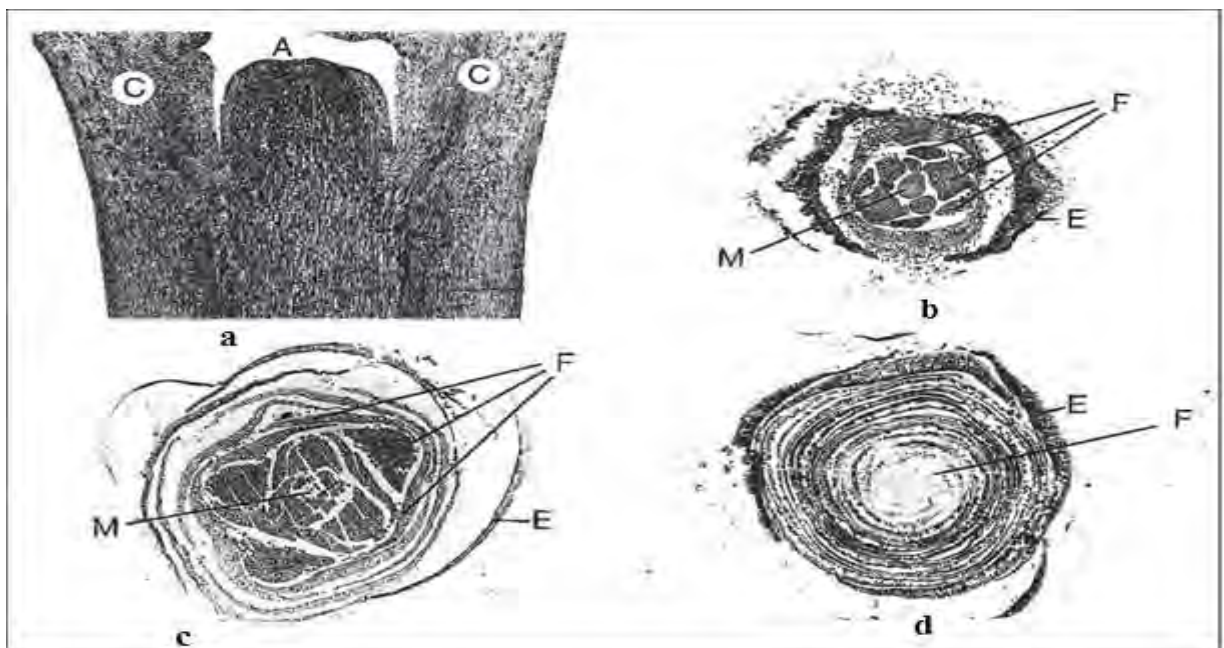


Figure 28: Etapes du développement chez le chêne rouge d'Amérique *Quercus ruba* L. Les plantes sont cultivées en régime LD 14/10. A : Coupe longitudinale dans un embryon. Aucune feuille n'est préformée autour de l'apex (A) ; seuls les cotylédons sont visibles (C). b: Coupe transversales dans un apex âgé de 10 jours entrain d'édifier le premier étage. Quatre feuilles et deux écailles sont visibles. F: ensemble foliaire ; E: écaille ; M: méristème. c: Coupe transversale dans un apex âgé de 35 jours lors du démarrage du 2^{ème} étage. Huit feuilles (F) et quatre écailles (E) sont présentes. D: Coupe transversale dans un apex âgé de 50 jours prélevé chez une plante ayant édifié un seul étage. La croissance a cessé depuis 20 jours, trois feuilles (F) et neuf écailles (E) sont visibles. (Collin *et al.*, 1996).

Le point commun relevé dans les différentes études cytologiques du bourgeon apical des différents chênes étudiés est :

- Une organogenèse continue : une partie des ensembles foliaires de la vague de croissance n est formée durant la phase de repos de la vague n-1 et l'autre durant la phase d'allongement de la vague n.

III. Modification du rythme de croissance

Une des questions principales afin d'approcher le déterminisme de la croissancerythmique est de comprendre les mécanismes qui contrôlent la formation du bourgeon écaillé et donc l'entrée en phase de repos. Dans cet objectif, les études précédentes (Hallé et Martin, 1968 in Rached-Kanouni *et al.*, 2012 ; Vogel, 1975 ; Payan, 1982 ; Champagnat *et al.*, 1986b) ont cherchées à moduler, voire à supprimer l'arrêt de croissance de la tige et la formation du bourgeon. Obtenir une croissance continue est une stratégie pour comprendre le déterminisme de la croissance rythmique endogène (chêne pédonculé cultivé in vitro: Favre et Juncker, 1989; bruyère cultivée in vitro: Viémont et Beaujard, 1989; feuilles de *Guarea guidonia*: Miesch, 1990 in Barnola *et al.*, 1990). L'objectif de notre travail se situe dans le cadre de cette stratégie. Il faut, avant de le préciser, rappeler que des observations et des études ont été réalisées à ce sujet chez le chêne pédonculé. Ainsi dans la nature, la croissance continue n'est observable que pour des rejets de souche lors de la première année de leur développement (Lavarenne-Allary, 1965 in Barnola *et al.*, 1990). En conditions expérimentales, à 25°C ±1°C, plusieurs traitements s'opposent à la croissance rythmique :

- l'apport exogène de régulateurs de croissance (Champagnat *et al.*, 1986b; Parmentier 1993 ; Benmansour, 1990, Rached-Kanouni *et al.*, 2012)
- les ablations foliaires (Alatou, 1990 ; Champagnat *et al.*, 1986b; Barnola *et al.*, 1990);
- l'alternance lumière/obscurité (Lavarenne, 1969 in Alatou, 1990).

1. Apport exogène de régulateurs de croissance

Deux régulateurs de croissance (une gibbérelline (GA₃) et une Cytokénine de type kinétine) ont été testés à une même concentration (100 mg. l⁻¹) ; chez le chêne liège par Benmansour (1999) et Rached-Kanouni *et al.*, 2013. La pulvérisation foliaire de ces deux substances est réalisée pendant trois jours successifs.

L'effet de l'apport des différents régulateurs de croissance a été suivi par les mesures morphologiques journalières suivantes : hauteur totale de la tige, longueur de chaque entre-nœud et longueur des limbes assimilateurs. Les mesures ont été réalisées tout au long de la deuxième vague de croissance et jusqu'au début de la troisième vague, permettant ainsi d'observer l'effet de ces apports sur la durée de la vague et sur la composition en ensembles foliaires.

La terminologie utilisée pour décrire les stades de développement, est conforme à celle décrite par Alatou *et al.* (1989). Ces stades sont :

- Stade bourgeon gonflé : 1^{er} et 2^{ème} jour de la deuxième vague de croissance, bourgeon écailleux de 1 à 2 mm.

- Stade bourgeon épanoui : 5^{ème} et 6^{ème} jour de la deuxième vague de croissance, la pousse fait 30 à 40 mm, les limbes assimilateurs de petite taille (moins de 10 mm) sont dressés et accolés à la tige.

- Stade repos apparent : 25^{ème} et 30^{ème} jour de la deuxième vague de croissance.

Les conséquences de l'apport exogène des hormones ont été observées sous 3 aspects : effet sur l'expression temporelle du rythme de croissance, effet sur la cinétique de croissance de la tige et effet sur le nombre et la nature des ensembles foliaires produits.

1.1. Effets sur la durée de la vague de croissance

a. Effets de la gibbérelline

Chez le chêne liège, le comportement des semis traités par un apport exogène par pulvérisation foliaire de GA₃ varie en fonction des stades morphologiques (Benmansour, 1999):

- Au stade bourgeon gonflé, les plants traités présentent en fin d'expérience une population hétérogène : 43 % des plants ont édifiés 4 vagues de croissance et 57 % des plants ont édifiés 3 vagues de croissance. Au niveau de la deuxième vague de croissance : deux catégories de semis sont distinguées (Tab. 12) :

- 57 % des plants présentent des durées d'allongement très longues (50 ± 5.07 jours).

- 43 % des plants présentent des périodes d'allongement identiques à celles observées chez les témoins avec une durée de 14.16 ± 2.4 jours.

Tableau 12 : Composantes temporelles (en jours) des plants de chêne liège cultivés à 25°C en jours longs de 16h traités par les différents traitements (GA₃, kinétine) aux différents stades de la 2^{ème} vague de croissance ; BG : bourgeon gonflé (1-2^{ème} jour), BE : bourgeon épanoui (5-6^{ème} jour), R.A : repos apparent (25- 30^{ème} jour) (n=7), 2* :vague de traitement (Benmansour, 1999).

Hormone appliquée	Vague de croissance	Allongement de la tige (jours)			Repos apparent (jours)		
		Stades morphologiques de traitement			Stades morphologiques de traitement		
		B.G	B.E	R.A	B.G	B.E	R.A
GA ₃	1	19.33±1.52	19.33± 1.52	19.33± 1.52	26.2±3.2	26.2± 3.2	26.2± 3.2
	2*	50±5.07 (57%) 14.16±2.4 (43%)	42± 4.2 (57%) 11.16± 0.98 (48%)	16.22± 3.7	23.25±1.25(57%) 126.5±2.16(43%)	23.83± 6.91	24.2± 2.3
	3	13.66±3.38	25.08±1.46 (43%) 11.5 ±0.7 (57%)	14.78± 1.2	31.15±3.8	28.33±4.5(50%) 67.33 ± 5.8 (50%)	29±7.5(43%) 76 ± 5.66 (57%)
	4	11.66± 0.57(43%)	14± 3.6	15.05± 2.6	-	35.33 4.6	32 ±5.8
	1	19.33±2.34	19.33 ±1.52	19.33 ±1.52	26.2±3.2	26.2 ±3.2	26.2 ±3.2
CKs	2*	13.78±1.4	12.14± 2.19	14.34 ±1.4	23±2.82 (28%) 94±16.1 (72%)	43± 12.16 (57%) 3± 0.7 (43%)	21.3 ±1.6
	3	16.12±3.87	18.33± 4.8	11 ±2.51	38±14.9	76.66± 10.4 (57%) 46.33± 9.8 (43%)	88.17± 16.1
	4	-	7.2 ±1.5	16.3 ±1.2	-	-	-

A la fin de la 2^{ème} vague de croissance, les périodes de repos sont variables entre les individus de même catégorie (Tab. 12) mais restent toujours proches de celle du témoin pour 57 % de l'effectif alors qu'elles sont plus longues pour les 43 % restants (126.5 ± 2.16 jours).

Au niveau de la 3^{ème} et la 4^{ème} vague de croissance, les durées d'allongement de l'axe caulinaire sont proches de celles des témoins (Tab. 12).

Ces premiers résultats montrent que l'application de la GA₃ se traduit par une forte augmentation de la durée totale de croissance (phases d'allongement et phase de repos). Ce même résultat est obtenu par Rached-Kanouni *et al.* (2013) sur la même espèce.

- Au stade bourgeon épanoui, le comportement de la 2^{ème} vague de croissance après trois jours de traitement est hétérogène. Les durées des phases d'allongement varient en fonction des stades morphologiques atteints en fin de traitement. Elles sont de 11.16 ± 0.98 jours pour les plants présentant des feuilles épanouies (43 %) et de 42 ± 4.2 jours pour les semis conservant leur stade initial de bourgeon épanoui (57 %). Les phases de repos sont fortement prolongées (43 ± 12.16 j) pour 57 % et très réduites (3 ± 0.7 j) pour 43 %, soit une diminution de 80 % environ. A la 3^{ème} vague, les résultats obtenus montrent une proportionnalité inverse entre les allongements caulinaires de la 2^{ème} vague et la 3^{ème} vague de croissance (les individus présentant des durées d'allongement très longues (42 ± 4.2 j) au 2^{ème} stade, ont une durée relativement courte à la 3^{ème} vague fait (11.5 ± 0.5 j). Les phases de repos sont variables entre les différents stades. Elles sont d'un mois à 3 mois pour ces deux dernières vagues.

- Au stade repos apparent, Les résultats obtenus par Benmansour (1999), montrent que les durées d'allongement de la tige des semis du chêne liège observées durant la 3^{ème} et la 4^{ème} vague de croissance des plants traités par les GA₃ sont identiques à celles obtenues chez les témoins pour toute la population alors que les périodes de repos varient entre les individus d'une même vague et d'une vague à l'autre (Tab. 12).

Chez le chêne rouge d'Amérique, l'apport d'acide gibbérellique GA₃ a été réalisé en appliquant pendant 24 heures sur le bourgeon un tube Eppendorf contenant la solution à tester. L'étanchéité est assurée à l'aide de Parafilm. Les traitements ont eu lieu en moyenne 75 jours après l'arrêt de l'élongation de la tige (Collin *et al.*, 1996). Les plantes ont été distribuées au hasard dans 3 lots de huit individus. Les lots ont été traités de la manière suivante :

- le premier lot constitue le témoin ;
- le deuxième est effeuillé complètement et reçoit une solution de GA₃ à 50 mg. l⁻¹ ;
- le troisième est effeuillé complètement et reçoit une solution de GA₃ à 100 mg. l⁻¹ ;

Les résultats obtenus montrent que l'application d'acide gibbérellique GA₃ à 50 mg. l⁻¹ ou 100 mg. l⁻¹ sur des tiges effeuillées provoque le débourrement d'au moins la moitié des plantes traitées. Les bourgeons débourrent environ 10 jours après l'application de GA₃ (Collin *et al.*, 1996).

Une étude plus récente, a montrée que l'apport exogène de GA₃, provoque une augmentation de près de 20 % de la durée totale de la deuxième vague de croissance chez les plants du chêne pédonculé pour les concentrations 0.4 (138,55mg. l⁻¹) et 4 mM (1385,52 mg. l⁻¹) (Fig. 29B) (Lehir, 2005). Plus précisément, l'apport de GA₃ à la concentration de 0.4 mM, modifie l'expression du rythme de croissance, en augmentant la durée de la phase de repos. Sachant que l'hormone a été testé à deux concentrations différentes : 0.4 et 4 mM et a été incorporé dans de l'alcool. L'ensemble est déposé au stade 7 jours, sur le pétiole de la première feuille assimilatrice excisée c'est-à-dire au moment où elle mesure 10 mm. Les mesures ont été réalisées à partir de la 2^{ème} vague de croissance jusqu'à la fin de la 4^{ème} vague.

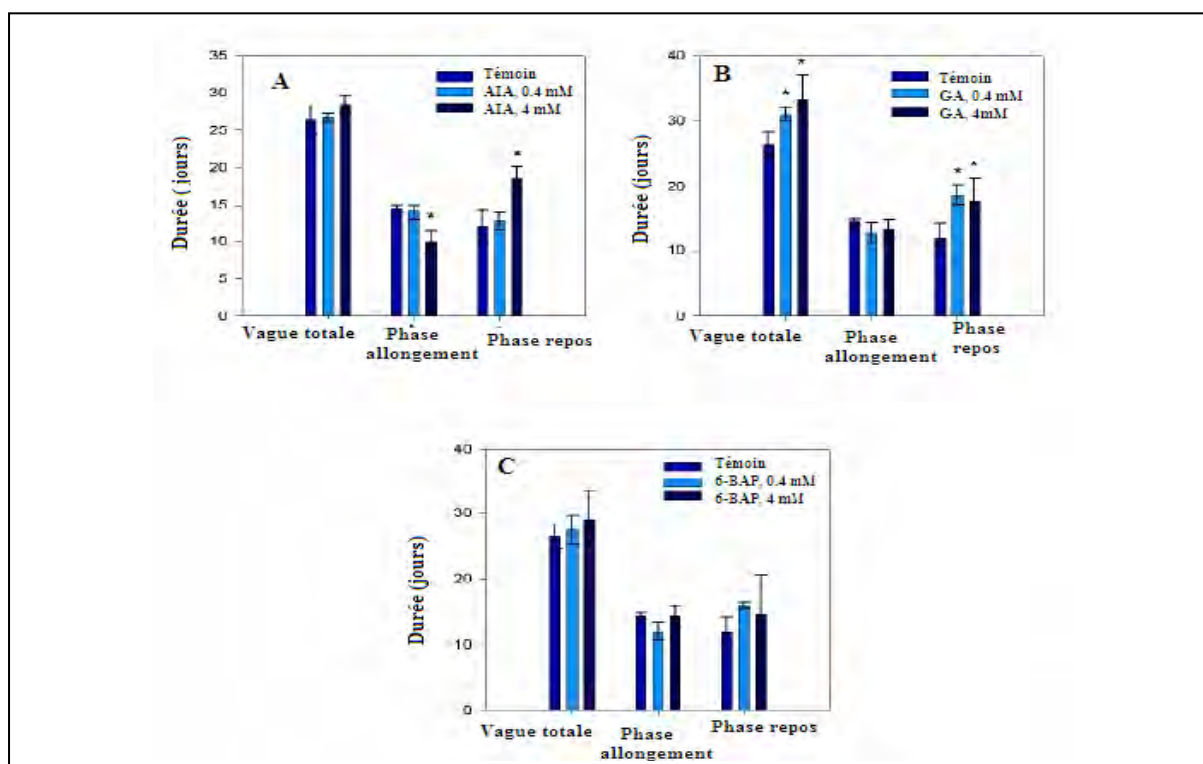


Figure 29: Effet de l'apport exogène d'hormones sur la durée de la deuxième vague de croissance. (A) Apport d'AIA à 0.4 et 4 mM, (B) de GA₃ à 0.4 et 4 mM et (C) de 6-BAP à 0.4 et 4 mM au stade 7 jours. Moyenne ± erreur standard, n = 3 (A et C), 4 (B) et 9 (témoin). Les astérisques désignent les moyennes statistiquement différentes du témoin (P < 0.05) (Lehir, 2005).

b. Effets de la cytokinine

Les résultats obtenus par Rached-Kanouni *et al.* (2013) montrent que le comportement des semis du chêne liège traités par un apport exogène d'une cytokinin (de type kinétine) varie en fonction des stades morphologiques :

- Lorsque le traitement est appliqué au stade bourgeon gonflé, les semis présentent des périodes de repos importantes (1 mois pour 28 % et 3 mois pour 72 % de l'effectif) et des durées d'allongement identiques aux témoins (Tab. 12).

- Au stade bourgeon épanoui, les durées d'allongement sont comparables à celles obtenus chez les témoins, alors que les phases de repos sont fortement prolongées (43 ± 12.16 j) pour 57 % et très réduites (3 ± 0.7 j) pour 43 %, soit une diminution de 80 % environ (Tab. 12).

- Au stade repos apparent, une augmentation forte des durées de repos est notée (3 mois), alors que la phase d'allongement est très réduite, elle est de 11 ± 2.5 jours.

Les résultats obtenus par Lehir (2005) sur le chêne pédonculé montrent que la cytokénine de type 6-BAP, n'a aucun effet sur la durée totale de la vague ainsi que sur les durées des phases d'allongement et de repos pour les concentrations testées (0.4 et 4 mM) (Fig. 29C).

1.2. Effets sur l'allongement caulinaire et le plastochrone apparent

a . Effets de la gibbérelline

Les semis du chêne liège traités par un apport exogène de GA₃ se comportent de la manière suivante :

- Le plastochrone apparent suit la même évolution que celle de l'allongement de la tige au stade bourgeon gonflé de la vague traitée (2^{ème} vague) (Rached-Kanouni *et al.*, 2013).

- Au stade bourgeon épanoui, les maximums de plastochrone apparent au nombre de deux (1.91 feuilles/j et 1.5 feuilles/j) correspondent aux maximums de vitesse d'allongement caulinaire.

- Au stade repos apparent, La cinétique d'allongement de la tige et le plastochrone apparent reste inchangé par rapport aux témoins (Rached-Kanouni *et al.*, 2013).

Chez le chêne rouge, la longueur de l'étage formé après traitement par l'acide gibbérellique est supérieure à celle des étages des plantes non traitées. Ceci trouve son origine

dans le fait que les entre-nœuds longs de l'étage édifié suite à l'application de GA₃ sont en général plus longs que ceux observés dans les conditions normales (Collin *et al.*, 1996).

Chez le chêne pédonculé, l'apport de gibbérellines sous forme GA₃ à 0.4 et à 4 mM n'a aucun effet sur la cinétique de croissance de la tige des plants traités (Fig. 30B) (Lehir, 2005).

Une autre hormone testée par le même auteur a montrée que l'apport exogène d'AIA à 4 mM, arrête la croissance de la tige des plants du chêne pédonculé à partir du stade 10 jours soit en moyenne 3 jours après le début du traitement (Fig. 31A). La longueur finale de la tige ainsi obtenue est 3.5 fois inférieure à la longueur de la tige du plant témoin (Lehir, 2005)

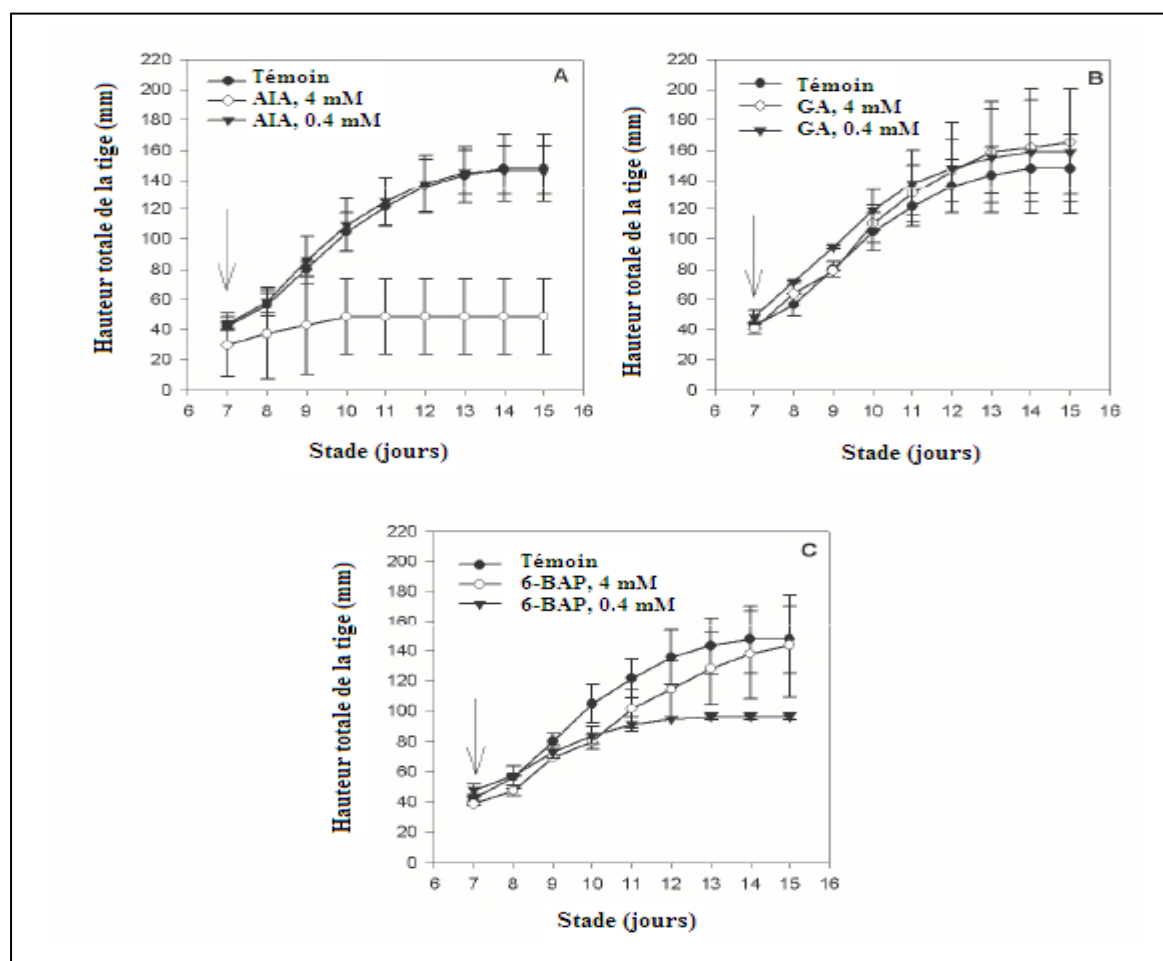


Figure 30: Effet de l'apport exogène d'hormones sur la croissance de la tige au cours de la deuxième vague de croissance. (A) Apport d'AIA à 4 mM et 0.4 mM, (B) de GA₃ à 4 et 0.4mM et (C) de 6-BAP à 4 et 0.4 mM. La flèche indique le début de l'apport de l'hormone austade 7 jours. Moyenne \pm erreur standard, $n = 3$ (A et C), 4(B) et 9 (témoin) (Lehir, 2005).

b. Effets de la cytokinine

Pour le chêne liège, les plants traités par la cytokinine (kinétine) présentent selon Rached-Kanouni *et al.* (2013) :

- Au stade bourgeon gonflé : l'allongement moyen journalier de l'axe à la 3^{ème} vague de croissance est relativement faible par rapport à la 2^{ème} vague. Le plastochrone apparent atteint son maximum au 5^{ème} jour de la croissance de la 2^{ème} vague et au 9^{ème} jour de la 3^{ème} vague atteint.

- Au stade bourgeon épanoui : pour les plants ayant une durée de repos très brève (3 ± 0.7 jours), leur cinétique d'allongement et plastochrone apparent durant la 2^{ème} vague est identique aux témoins, alors que la 3^{ème} vague anticipée présente des valeurs d'allongement plus élevées et la 4^{ème} vague reste inchangée par rapport au témoin (Tab. 12).

- Au stade repos apparent : la vitesse d'allongement caulinaire à la 3^{ème} vague de croissance reste très faible. Le plastochrone apparent est de 0.5 F.J^{-1} (Tab. 12).

La Figure 30C montre que l'apport de 6-BAP à 0.4 mM induit une diminution de la longueur de la tige de 1.5 fois par rapport à la longueur de la tige du plant témoin, alors que l'apport de 6-BAP à 4 mM n'induit aucune différence avec les témoins (Lehir, 2005).

2.3. Effets sur l'hétéroblastie

a. Effets de la gibbérelline

Les résultats obtenus par Rached-Kanouni *et al.* (2013), montrent que l'effet du GA₃ varie selon les stades du développement du bourgeon. Au stade bourgeon gonflé, le traitement par la GA₃ favorise l'augmentation de la durée d'allongement qui s'accompagne d'une augmentation du nombre de feuilles assimilatrices, dont le nombre est 21 ± 2.64 feuilles pour les plants présentant une phase d'allongement de 50 ± 5.07 jours à la 2^{ème} vague de croissance (Tab. 13). Ces limbes assimilateurs sont de taille réduite (longueur < à 30 mm) et séparés par des entre-nœuds courts (5 mm en moyenne) sur la moitié inférieure de l'étage (Fig. 31) ; alors que sur la moitié supérieure, elles sont d'une longueur normale (50 mm) et séparés par des entre-nœuds longs (11 mm en moyenne). Pour la 3^{ème} et la 4^{ème} vague de croissance, le nombre et la morphologie des ensembles foliaires ne diffèrent pas de celles observées chez les témoins.

Tableau 13 : Composantes spatiales des plants de chêne liège cultivés à 25°C en jours longs de 16h traités par la gibbérelline (GA₃) et la cytokininine (CKs) aux différents stades de la 2^{ème} vague de croissance. BG : bourgeon gonflé (1-2^{ème} jour), BE : bourgeon épanouie (5-6^{ème} jour), R.A : repos apparent (25- 30^{ème} jour) (n=7) ; 2* : vague de traitement (Benmansour, 1999).

Hormone appliquée	Vague de croissance	Ecailles			Limbes assimilateurs			Limbes avortés		
		Stades morphologiques de traitement			Stades morphologiques de traitement			Stades morphologique de traitement		
		B.G	B.E	R.A	B.G	B.E	R.A	B.G	B.E	R.A
GA ₃	1	2±0.4	2.28± 0.48	2.37 ±0.74	14.14±1.43	13.28± 2.75	13± 2.3	1.14±0.37	1.71 ±0.48	1.75± 0.75
	2*	1.42±0.78	2± 0.81	3.71 ±0.75	21±2.64 (57%) 10.6±1.8 (43%)	22± 3.6 (57%) 11.75± 20.21 (43%)	10.75± 1.51	2.82±1.06	2.42± 0.98	1.42± 0.53
	3	1.22±0.3	2.1± 0.75	4.15 ±0.28	8.75±1.81	16.3±1.2 (43%) 9.75±2.21 (57%)	9.22± 1.17	2.1±0.3	2± 0.75	2.35±0.18
	4	1.52±0.7 (43%)	2.2± 0.41	3.8 ±1.18	6.32±2.4 (43%)	9.13± 1.12	10.2± 1.8	1.98±0.13	1.83± 0.4	2.25± 1.75
	1	2.37±0.74	2.28 ±0.48	2.57 ±0.97	13.23±1.43	12.85 ±3.67	12.28 ±3.45	1.71±0.75	1.71 ±0.75	1.83 ±0.63
CKs	2*	1.37 ±1.5 (62%) 0 (38%)	1.42 ±0.53	1.71 ±0.48	11.62±1.83	9.85± 1.57	11.42± 1.57	2.62±1.06	2.62 1.06	2.75± 0.97
	3	3.87± 0.83	1.52± 0.83 (43%) 5.3 ± 1.07 (57%)	4.5 ± 0.7 (57%) 1.8 ±0.7 (43%)	5.12±2.41	9.3± 1.2 (43%) 5.25± 0.95 (57%)	4.75 ± 1.7 (57%) 9.66 ± 0.75 (43%)	2.5±0.53	2.5± 0.53	3± 1.15
	4	-	1.8 ±0.83	2.3 ±1.4	-	7.0 ±2 1 (29%) 3.2 ± 1.8 (71%)	8±4.2	-	1.8 ±1.08	2.18±1.3

Au stade bourgeon épanoui, l'augmentation de la durée de l'allongement durant la 2^{ème} vague de croissance s'accompagne d'une augmentation du nombre des feuilles assimilatrices (22 ± 3.6) pour 57 % de la population traités. Elles sont séparées par des entre-nœuds courts (Fig. 31). A la 3^{ème} vague les individus caractérisés par des durées d'allongement relativement longues (25.08 ± 1.64 j) présentant un nombre élevé des feuilles à limbe assimilateur par rapport aux témoins (16.3 ± 1.2 feuilles) dont la longueur ne dépasse pas 40 mm et sont souvent associés par des entre-nœuds longs (Fig. 31)

Au stade repos apparent, Le nombre d'ensembles foliaires à stipules écailleux des semis traités par GA₃ est sensiblement augmenté par rapport aux témoins (4 écailles en moyenne pour la 3^{ème} et la 4^{ème} vague) (Tab. 13 et Fig. 31)

Chez le chêne rouge la succession des différents types de feuilles le long de l'étage formé chez les plantes traitées par la GA₃ est identique à celles observées le long des étages des plantes témoins : des écailles de nature stipulaire et rapidement caduques, des feuilles à limbe entier assimilateur, munies de stipules fins et caduques et des feuilles à limbe avorté qui terminent l'étage. Chez les plantes traitées, la morphologie des feuilles à limbe assimilateur est différente, surtout lorsqu'elles sont formées après traitement par GA₃ à 100 mg. l⁻¹. Les lobes du limbe sont légèrement repliés vers la face inférieure et leur consistance est plus rigide (Collin *et al.*, 1996).

b. Effets de la cytokinine

Les résultats obtenus par Benmansour (1999), Rached-Kanouniet *al.* (2013), montrent que l'expression spatiale est la plus touchée chez les plants traités par les cytokinines, en effet, la cytokinine (kinétine) a modifié l'hétéroblastie qui se traduit par un nombre élevé d'ensembles foliaires écailleux (Tab. 13) :

- Au stade bourgeon gonflé, 62 % de l'effectif de la 2^{ème} vague de croissance présente une hétéroblastie identique au témoin, alors que 38 % restant présente une hétéroblastie très atténuée, où l'axe ne présente aucune écaille, et un étalement de limbe assimilateur. Il faut noter que ce traitement conduit à une modification de la succession : écaille- limbe assimilateur-limbe avorté (une paire d'écailles entre deux limbes assimilateurs est observée). L'hétéroblastie reste bien marquée à la 3^{ème} vague de croissance par un nombre relativement élevé d'écailles (3 à 5) mais avec une réduction remarquable du nombre de feuilles à limbe assimilateur (Fig. 32 et Tab. 13).

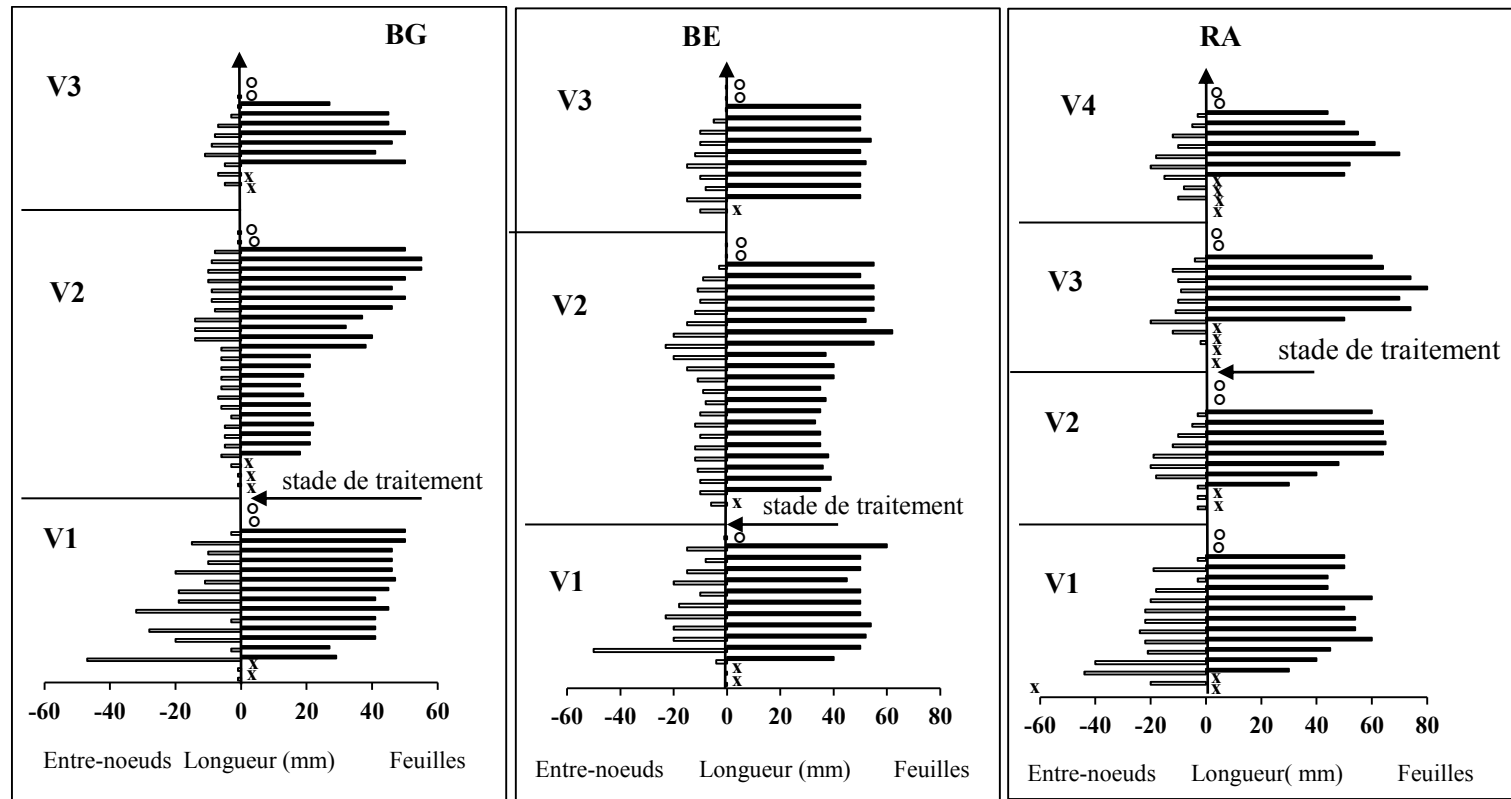


Figure 31 : Morphogenèse d'un semis de chêne liège cultivé en conditions contrôlées de 25°C en jours longs de 16 heures et traité par l'acide gibbérellique (AG_3) à la dose 100 mg.l^{-1} . BG : bourgeon gonflé de la 2^{ème} vague de croissance ; BE : bourgeon épanoui ; RA: repos apparent
 x : écailles
 0 : feuilles à limbe avorté

- Au stade bourgeon épanoui, les modifications ne concernent pas les vagues ayant subi le traitement mais les étages suivants. Ainsi, chez 57 % des plants de la 3^{ème} vague présentant un repos très long durant la 2^{ème} vague, l'hétéroblastie est accentuée (4 à 5 écailles produites) mais l'axe reste court et ne possède seulement que 5.25 ± 0.95 feuilles assimilatrices (Fig. 32). Les 43% des plants restants qui ont présentés un repos très réduit (3 jours) durant la 2^{ème} vague de croissance, l'hétéroblastie reste inchangée par rapport aux témoins (Tab. 13). A la 4^{ème} vague de croissance, 71 % des plants présentent un étage très réduit caractérisé par une réduction sévère de nombre de feuilles à limbe assimilateur (2 à 4 feuilles) et une modification notable dans la succession : écaille-limbe assimilateur-limbe avorté.

- Au stade repos apparent, 57 % de la population présente à la 3^{ème} vague de croissance, un mini-étage avec un nombre augmenté d'écailles et réduit des feuilles à limbes assimilateur.

Chez le chêne pédonculé, les semis traités par un apport exogène de 6-BAP aux concentrations de 0.4 et 4 mM ne présentent aucune différence significative par rapport aux témoins, que ce soit sur le nombre ou la nature des ensembles foliaires développés au terme de la deuxième vague de croissance (Fig. 33B et 33C) (Lehir, 2005). Par contre, l'apport d'AIA à la concentration de 4 mM provoque une diminution d'environ 25 % du nombre total d'ensembles foliaires normalement produits au cours de la deuxième vague de croissance (Fig. 33A). Plus précisément, c'est le nombre de feuilles assimilatrices qui est réduit par l'apport d'AIA à 4 mM. Ainsi, on compte en moyenne 4.5 feuilles assimilatrices chez les plants traités au lieu de 8 feuilles assimilatrices chez les plants témoins (Lehir, 2005).

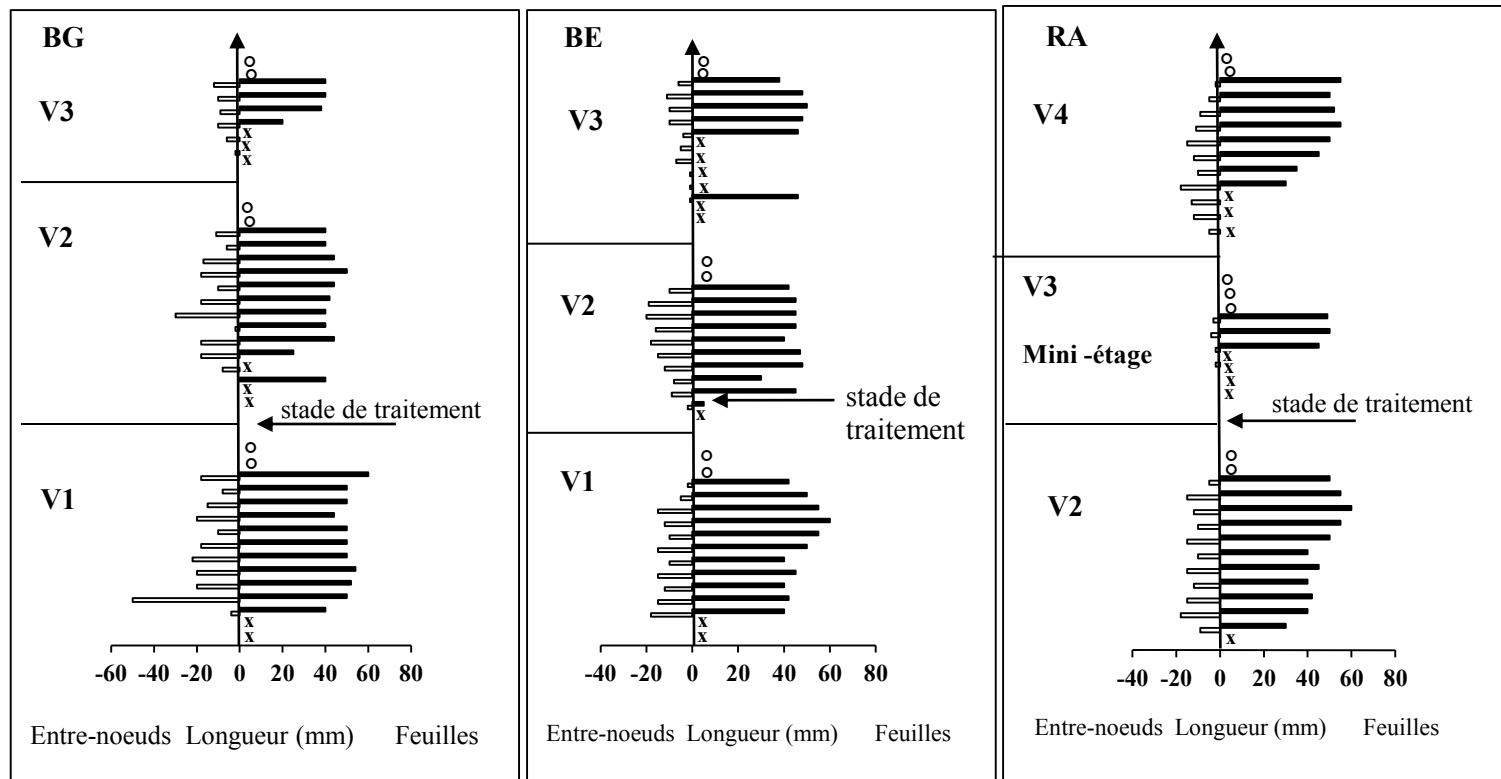


Figure 32 : Morphogénèse d'un semis de chêne liège cultivé en conditions contrôlées de 25°C JL et traité par la Cytokinine (kinétine à la dose 100 mg.l⁻¹)

BG : bourgeon gonflé de la 2^{ème} vague de croissance

BE : bourgeon épanoui de la 2^{ème} vague de croissance

RA: repos apparent de la 2^{ème} vague de croissance

o : écailles

x : feuilles à limbe avorté

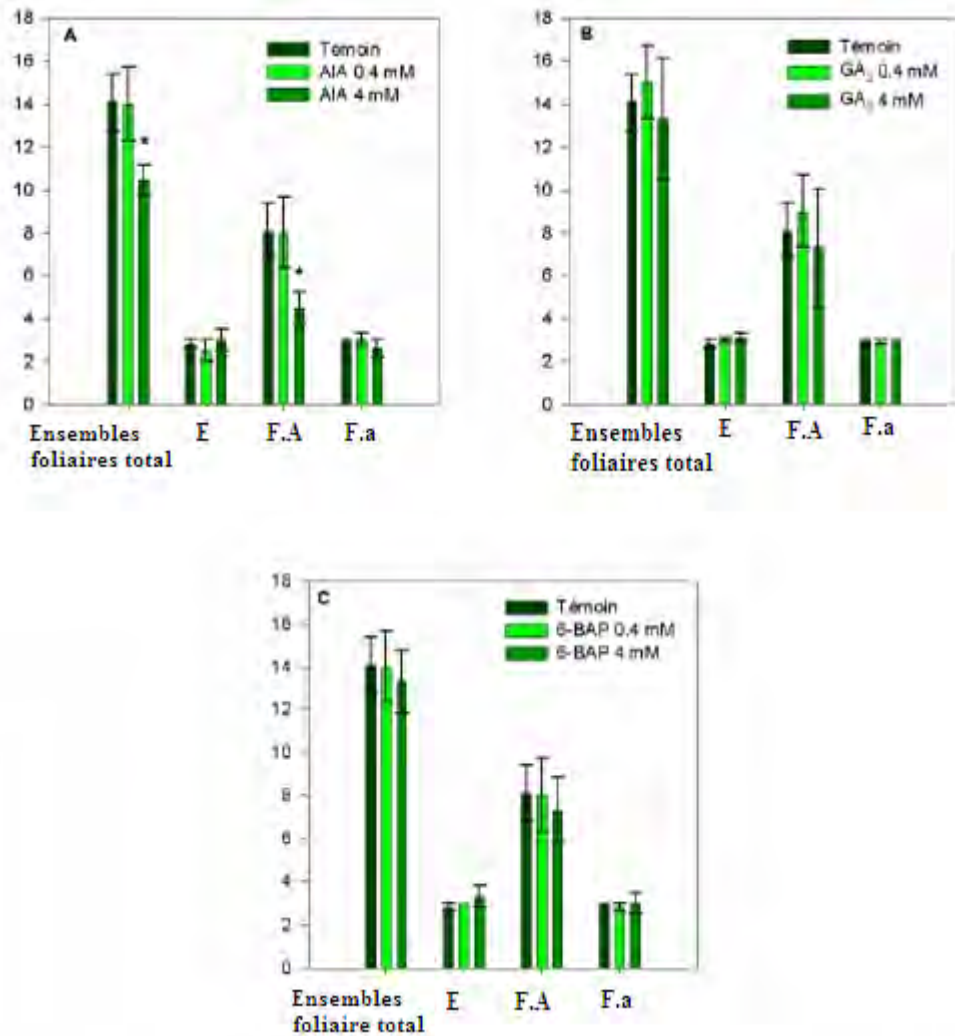


Figure 33: Effet de l'apport exogène d'hormones sur le nombre et la nature des ensembles foliaires produits au cours de la deuxième vague de croissance. (A) Apport d'AIA à 0.4 et 4mM, (B) de GA₃ à 0.4 et 4 mM et (C) de 6-BAP à 0.4 et 4 mM au stade 7 jours. Moyenne \pm erreur standard, $n = 3$ (A et C), 4 (B) et 9 (témoin) (Lehir, 2005).

2. Les ablations foliaires

La technique des ablations foliaires a été utilisée par plusieurs auteurs qui ont étudié des espèces à croissance rythmique (Hallé et Martin, 1968 in Sabatier, 1999; Vogel, 1975 ; Barnola *et al.*, 1990, Alatou, 1990 ; Collin *et al.*, 1996 ; Lehir, 2005). Chez le chêne pédonculé, à la suite des expérimentations menées par Payan (1982), l'auteur conclut que le signal responsable de la différenciation des feuilles à limbe avorté serait atteint lorsque les feuilles assimilatrices atteignent la taille de 10mm. Afin d'approfondir cette observation, une première expérience a été conduite par Alatou (1990) et Lehir (2005) sur le chêne pédonculé afin de déterminer si seule

l'ablation de la première feuille de 10 mm suffisait à induire le développement hétéroblastique ou bien si c'était l'action cumulée de toutes les feuilles assimilatrices qui intervenait.

Deux types d'ablations foliaires ont été réalisés par Alatou (1990): ablation totale puis partielle des jeunes limbes assimilateurs dont la longueur est inférieure à 10 mm et des limbes assimilateurs adultes à la fin du repos apparent du 2^{ème} étage. La suppression de ces feuilles commence à partir du 6^{ème} jour du flush lorsque le bourgeon apical est épanoui et laisse voir un ensemble de limbes assimilateurs de petite taille. Le méristème apical émet alors continuellement et régulièrement des ébauches foliaires qui sont supprimées tous les 2 jours. L'expérience dure 32 jours au cours desquels ne s'installe aucune période de repos.

Trois types d'ablations foliaires ont été réalisés par Lehir (2005):

- suppression unique de la première feuille assimilatrice dès qu'elle a atteint 10 mm, au stade 7 jours.
- suppression de toutes les feuilles assimilatrices d'une taille de 10 mm, au stade 7 jours.
- suppression de toutes les feuilles assimilatrices d'une taille de 5 mm au stade 4 jours.

Les conséquences de ces différents traitements ont été étudiées sur la cinétique de croissance de la vague mais également sur l'organogenèse du bourgeon terminal et sur la nature des ensembles foliaires produits.

2.1. Ablation partielle

L'ablation porte tout d'abord sur les jeunes feuilles de taille inférieure à 10 mm, au 6^{ème} jour de la 3^{ème} vague de croissance, puis 1, 2, 3 ou 4 feuilles sont conservées. Les jeunes feuilles, initiées ensuite, sont supprimées régulièrement tous les 2 jours. L'expérience dure 4 semaines.

a- Des jeunes limbes assimilateurs dont la longueur est inférieure à 10 mm

La croissance des plantes régulièrement effeuillées est ininterrompue, les primordia sont engendrés régulièrement. Si l'une des feuilles d'un étage en formation est conservée, la croissance devient continue et il est impossible de discerner l'étage suivant. Les entre-nœuds restent très courts (Alatou, 1990). L'hétéroblastie est supprimée, les ensembles foliaires formés correspondent à des feuilles à limbes assimilateur (Photo. 7)

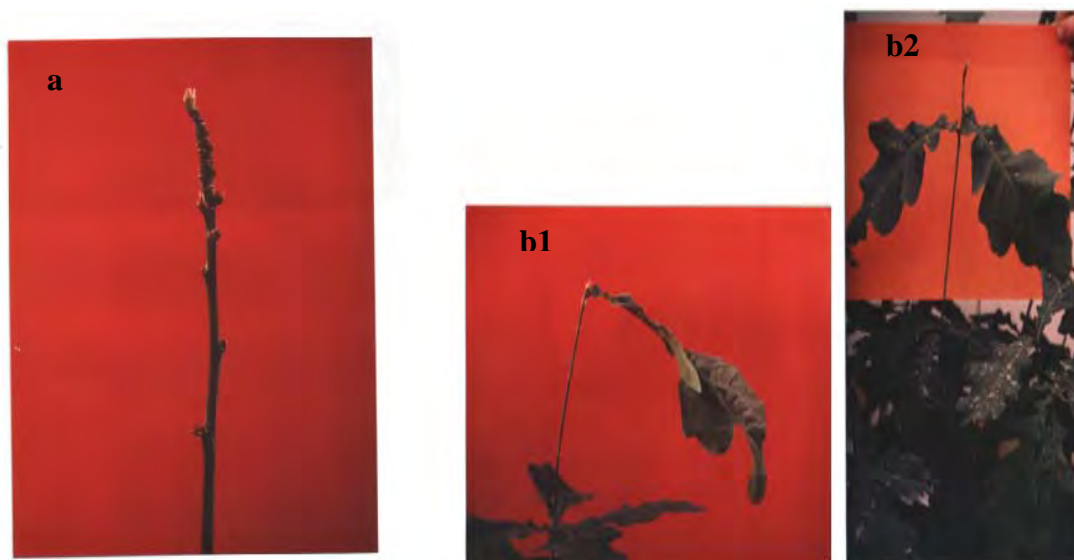


Photo 7: Ablation des feuilles de moins de 10 mm du *Quercus pedunculata* cultivé à 25°C J.L. au 32^{ème} jour de croissance, a : Ablation totale au 6^{ème} jour de la vague de croissance ; b :Ablation partielle (b1 : Lorsqu' on conserve une seule feuille, celle-ci double sa surface foliaire, b2 : Lorsqu' on conserve deux feuilles, la surface foliaire est multipliée par 1.5, la croissance en longueur de l'axe est réduite par rapport à celle de l'étage précédant (Alatou, 1990).

L'évolution du plastochrone apparent est très variable selon le traitement appliqué (Annexe. 6. Fig. 34) :

- Lorsqu'un seul limbe est laissé se développer, le plastochrone reste élevé entre le 14^{ème} et 20^{ème} jour (Fig. 34b).

- Lorsque 2 ou 3 limbes sont conservés, le plastochrone apparent demeure inférieur à 0.5 feuilles par jour jusqu'au 16^{ème} jour puis augmente légèrement par la suite (Fig. 34c et d).

- Lorsque 4 limbes assimilateurs sont conservés, le plastochrone apparent s'annule au 18^{ème} jour (Fig. 34e), le bourgeon apical observe une période de repos de quelques jours. La nouvelle vague de croissance qui se développe par la suite présente des phases d'allongement et de repos semblables au témoin, l'hétéroblastie est rétablie.

- Lorsque 5 limbes assimilateurs sont conservés, le plastochrone apparent s'annule au 12^{ème} jour comme chez les témoins (Fig. 34f). Le développement de la vague de croissance n + 1 est similaire au témoin.

Si le plastochrone apparent varie avec le type de traitement, l'allongement caulinaire et l'étalement foliaire sont eux aussi modifiés (Annexe. 7. Fig. 35) (Alatou, 1990).

b- Des limbes assimilateurs adultes à la fin du repos apparent du 2^{ème} étage

L'expérience consiste à enlever 50 % des limbes assimilateurs adultes, à la fin de la période durepos apparent (20^{ème} jour du 2^{ème} flush). Deux cas sont examinés selon que la suppression de la moitié des feuilles est réalisée dans la partie proximale ou distale de l'étage. Le développement de la plante est suivi jusqu'à la 4^{ème} vague de croissance.

Lorsque la moitié des feuilles du 2^{ème} étage est conservée (Fig. 36a), le développement de la 3^{ème} vague de croissance est identique au témoin. Que l'ablation concerne la partie inférieure de l'étage n, ou sa partie supérieure, les feuilles restantes, soit 50 % de l'effectif initial suffisent à assurer une élongation de l'étage n+1 comparable au témoin. La réduction en longueur de l'étage se manifeste quand 75% de l'effectif initial des feuilles est supprimé, la 3^{ème} vague de croissance qui se développe par la suite présente un mini-étage (Fig. 36b) (Alatou, 1990).

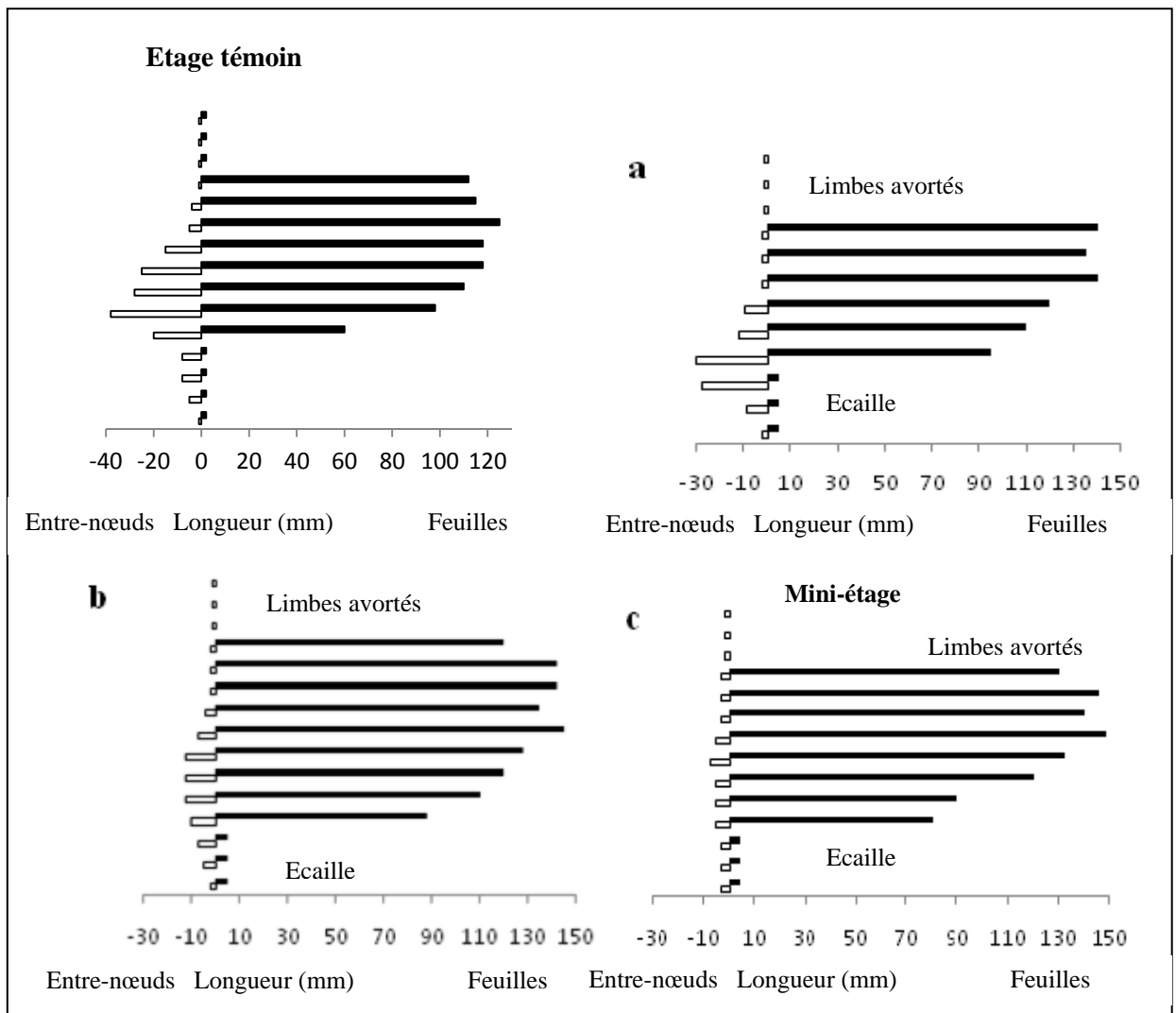


Figure 36: Morphogénèse du 3^{ème} étage après ablation du feuillage au stade repos apparent de la 2^{ème} vague de croissance du chêne pédonculé cultivé à 25°C en J.L de 16 h (a : ablation de 50 % du feuillage ; b : ablation de 75 % du feuillage ; c : ablation totale du feuillage) (Barnola *et al.*, 1990).

2.2. Ablation Totale

Tous les limbes assimilateurs adultes à la fin durepos apparent du 2^{ème} étage sont supprimés (20^{ème} jour du flush). La plante poursuit son développement et l'observation est faite durant la 3^{ème} et 4^{ème} vague de croissance.

a- Des jeunes limbes assimilateurs dont la longueur est inférieure à 10 mm

L'ablation totale des jeunes limbes assimilateurs initiés sur l'axe caulinaire au cours de la 3^{ème} vague de croissance permet d'observer une croissance continue (Fig. 37) (Alatou, 1990). Celle-ci est caractérisée par une activité méristématique intense se traduisant par une émission régulière de feuilles assimilatrices et des entre-nœuds qui restent très réduits (photo. 5). Ce même résultat est obtenu par Lehir (2005) qui a observé une croissance continue de l'ordre de 2 mm par jour de la tige des plants ayant subi l'ablation totale des jeunes limbes de 10 mm. Cette faible croissance se poursuit à un rythme constant tout au long de la troisième vague de croissance alors que les plants témoins présentent une croissance rythmée de leur tige. La suppression systématique des jeunes feuilles de 10 mm induit donc un ralentissement de la croissance de la tige mais cette croissance bien que faible devient continue.

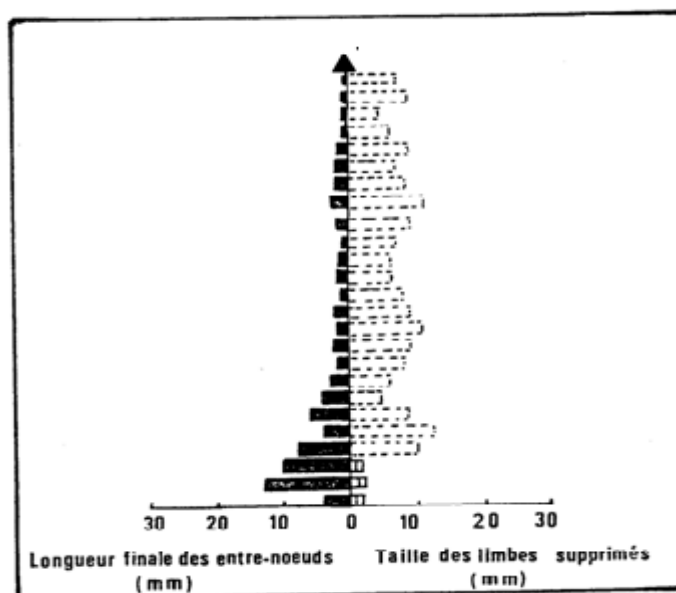


Figure 37: Effet d'une ablation totale des feuilles de longueur inférieure à 10 mm sur la croissance du chêne pédonculé cultivé à 25°C J.L ; les limbes formés sont supprimés tous les jours, la croissance demeure continue, l'hétéroblastie est supprimée (Alatou, 1990).

b- Des limbes assimilateurs adultes à la fin du repos apparent du 2^{ème} étage

L'ablation de toutes les feuilles ayant atteint leur surface définitive à la fin du repos apparent du 2^{ème} étage, conduit à la formation d'un 3^{ème} étage présentant une réduction notable de l'allongement de ses entre-nœuds (Fig. 37c), il s'agit d'un « mini-étage » (Alatou, 1990). La composition spatiale en ensembles foliaires n'est pas affectée. Une légère diminution de 2 jours de la phase d'allongement est observée alors que la durée de repos du 3^{ème} étage reste inchangée. La vague de croissance qui suit le « mini-étage » est identique au témoin, l'allongement des entre-nœuds est rétabli.

2.3. Suppression unique de la première feuille assimilatrice dès qu'elle a atteint 10 mm

Les résultats obtenus par Lehir (2005) montrent qu'au cours de la deuxième et de la troisième vague de croissance, la croissance de la tige des plants ayant subi l'ablation unique de la première feuille d'une taille de 10 mm ne présente pas de différence significative avec les plants témoins (Fig. 38). Par contre la suppression systématique des jeunes feuilles dès qu'elles ont atteint la taille de 10 mm, un ralentissement prononcé de la croissance de la tige à partir du stade 9 jours est observé (Fig. 38). A la fin de la deuxième vague de croissance, la longueur finale de la tige des plants systématiquement défoliés est 1.5 fois plus petite que celle des témoins.

Comme les différents types de suppression ont des effets sur la croissance de la tige, ils ont aussi des effets sur l'organogénèse et l'ontogénèse foliaire (Lehir, 2005). Ainsi, il ressort que l'ablation systématique des feuilles assimilatrices de 5 mm à partir du stade 4 jours, stimule l'activité organogène du méristème (Tab. 14). En effet, à partir du stade 5 jours, le méristème des plants traités produit presque 2 fois plus de primordia foliaires que celui des plants témoins. Entre les stades 5 et 10 jours, l'activité organogène du méristème de ces plants reste constante à une valeur élevée de l'ordre de 2.5 primordia par jour (Lehir, 2005).

Tableau 14: Effet de l'ablation totale des feuilles de 5mm sur les variations du plastochrone réel au cours de la deuxième vague de croissance. Moyenne \pm erreur standard, n=5 (Lehir, 2005).

2 ^{ème} vague (jours)	4 = début du traitement	5	6	7	8	9	10
		Témoin	1.4 \pm 0.56	1.5 \pm 0.60	0.2 \pm 0.04	0.2 \pm 0.04	0.2 \pm 0.04
Traité	1.5 \pm 0.54	2.4 \pm 0.70	3.5 \pm 0.95	3.5 \pm 0.88	2 \pm 0.60	2.5 \pm 0.50	3 \pm 0.90

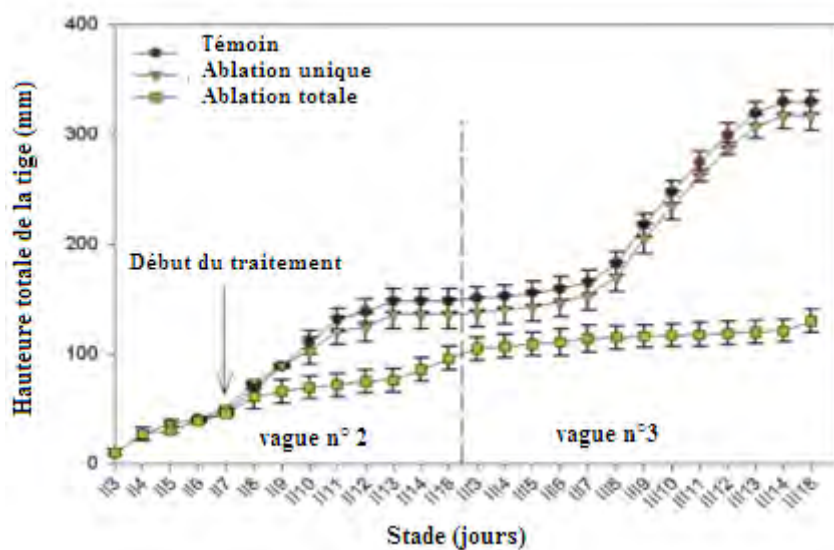


Figure 38: Effet de l'ablation unique ou totale des feuilles de 10mm sur la hauteur totale de la tige au cours de la deuxième et la troisième vague de croissance. Les chiffres romains indiquent, le numéro de la vague et le stade morphologique. Moyenne \pm erreur standard, n=20 (Lehir, 2005).

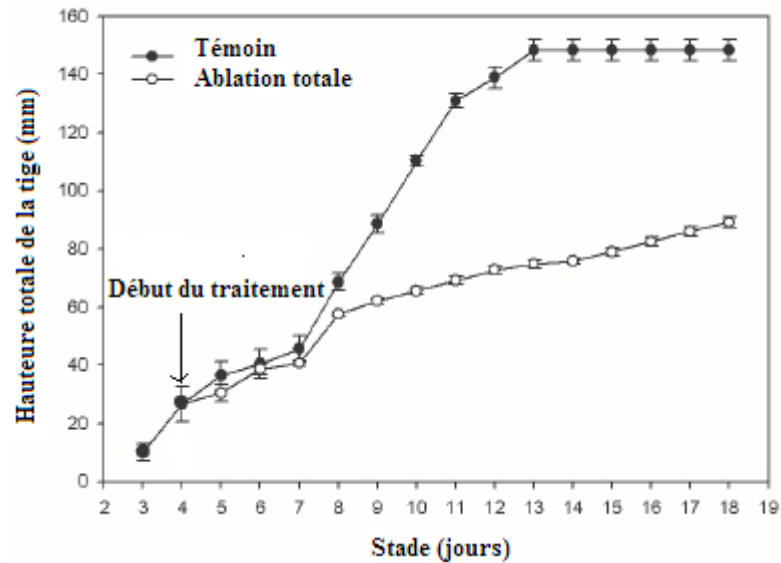


Figure 39: Effet de l’ablation totale des feuilles de 5mm sur la hauteur totale de la tige au cours de la deuxième vague de croissance. Moyenne \pm erreur standard, n = 20 (Lehir, 2005).

La réalisation de coupes transversales d’apex de plants défoliés et la comparaison avec des coupes transversales d’apex de plants témoins au même stade a permis de montrer que l’ablation des jeunes feuilles de 5 mm a également des conséquences sur l’expression de l’hétéroblastie. La Figure 40 reprend la Figure 27 pour les plants témoins comme base de comparaison pour l’organogenèse et la différenciation foliaire des plants ayant subi les ablations. De la même manière que pour les plants témoins, les mesures de la surface des différents primordia ont été réalisées afin de déterminer leur devenir. Ainsi, seulement des feuilles assimilatrices sont produites par les méristèmes des plants traités (Fig. 40F à I), alors que les plants témoins expriment bien un développement hétéroblastique complet (Fig. 40A à E).

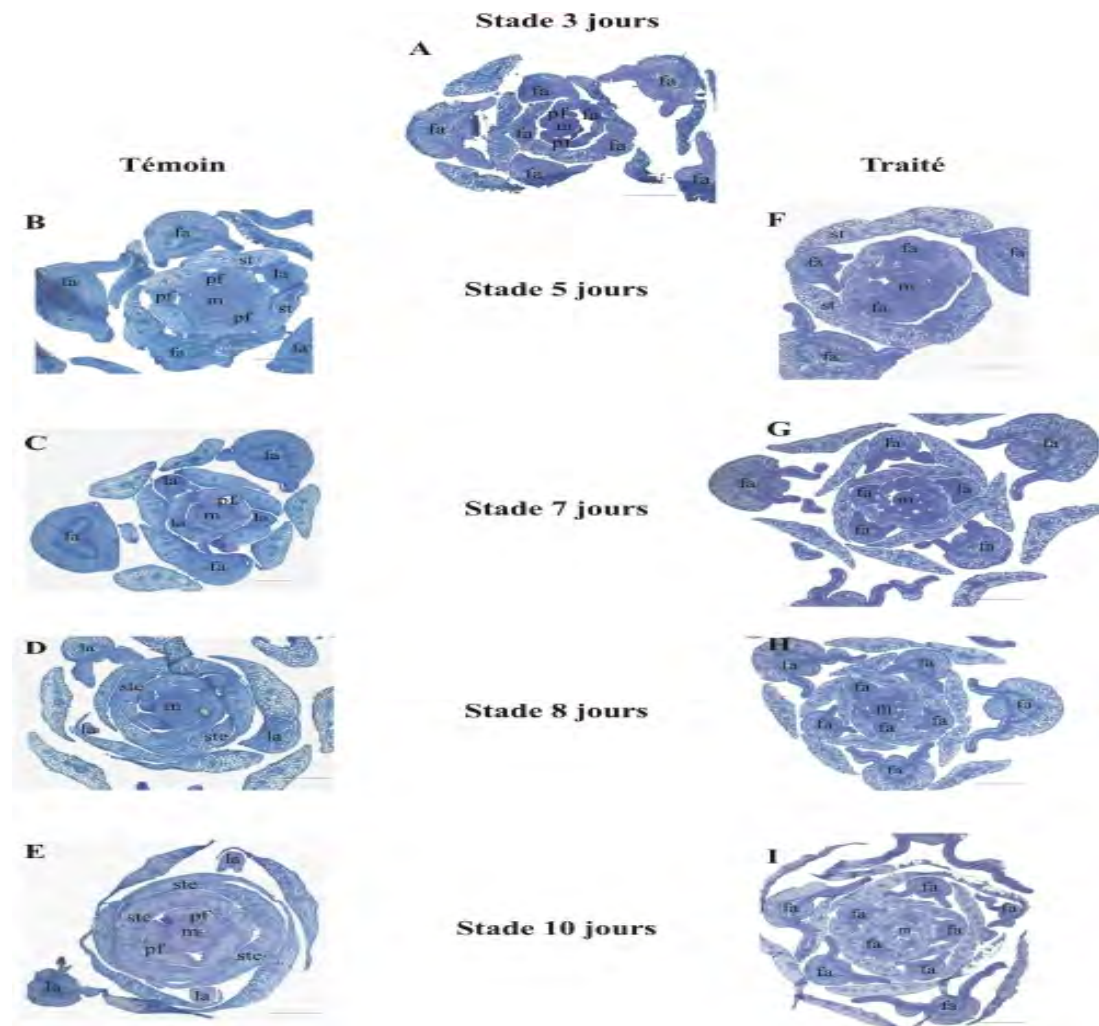


Figure 40 : Effet de l’ablation systématique des feuilles assimilatrices de 5 mm sur la composition de l’apex au cours de la deuxième vague de croissance. (A-E) Apex de plants témoins et (F-I) de plants traités. fa : feuille assimilatrice ; la : feuille à limbe avorté ; pf : primordium foliaire ; m : méristème ; st : stipule ; ste : stipule écailleuse (Lehir, 2005).

3. Influence de la lumière et de l’obscurité sur la croissance rythmique des chênes

Les lots de semences de différents chênes (chêne afarès, chêne zeen, chêne liège et chêne pédonculé) sont mis à germer. Une sélection est en suite opérée de façon à avoir des plants homogènes. Sont repiquées et mises en expérience toutes les germinations dont la radicule a la même longueur (7 à 8 cm).

Les jeunes semis sont cultivés sur un substrat desable grossier à base de quartz et de tourbe brune neutre, mélangés en proportions égales. Elles reçoivent régulièrement, 2 fois par semaine, une solution nutritive (solution INRA-Morizet, Tab. 6). L’humidité relative des chambres est

maintenue à 80 % et la température à 25°C ($\pm 1^\circ\text{C}$). Les réserves cotylédonaire des plants sont épuisées au début du développement de la seconde vague de croissance.

Notre étude résume les travaux mettant en jeu l'alternance lumière/obscurité. Plus précisément, le problème est de savoir comment la modulation de l'intensité lumineuse agit sur la croissance rythmique du chêne. L'étude apporte de nouvelles précisions sur les expressions du rythme de croissance. Elle renforce l'hypothèse que le déterminisme du rythme est le résultat de corrélations à longue et à courte distances, provenant du fonctionnement de différents organes ou territoires cellulaires plus ou moins éloignés les uns des autres.

3.1. Culture à l'obscurité à 25°C ($\pm 1^\circ\text{C}$) puis transfert à la lumière

La croissance est suivie à l'obscurité pendant six semaines pour le chêne zeen et afarès (Laifaoui, 1995), pendant trois semaines pour le chêne liège (Nibouche, 1998) et pendant 4 semaines pour le chêne pédonculé (Alatou, 1990). Les paramètres temporels et spatiaux sont pris en compte. Les plants sont ensuite transférés à la lumière où ils poursuivent leur croissance.

Les résultats obtenus montrent que les jeunes semis de différents chênes cultivés à température constante de 25°C, à l'obscurité présentent tous une croissance continue (Fig. 41) caractérisée par un étiolement important de l'axe caulinaire (300 à 700 mm en trois semaines pour le Chêne pédonculé, entre 300 et 500 mm en sept semaines pour le chêne zeen).

La population observée est hétérogène. Deux groupes de plants sont à distinguer pour les différentes espèces :

- Le premier groupe des semis du chêne pédonculé (constitue 37 %) se caractérise par une croissance continue où la limite entre le 1^{er} et le 2^{ème} étage et seulement marquée par un entre-nœud court et une feuille plus réduite que les autres mais entière (Fig. 42a) (Alatou, 1990). Le plastochrone apparent suit une courbe ascendante du 2^{ème} au 10^{ème} jour de culture (Fig. 43a). La période de repos normalement observée entre les 2 premières vagues de croissance chez les plants cultivés à la lumière est abolie. La vitesse d'allongement n'est jamais nulle pendant tout le temps de la culture. Il n'y a pas de formation d'écailles caractérisant l'hétéroblastie, comme cela est le cas à la lumière (Fig. 43a).

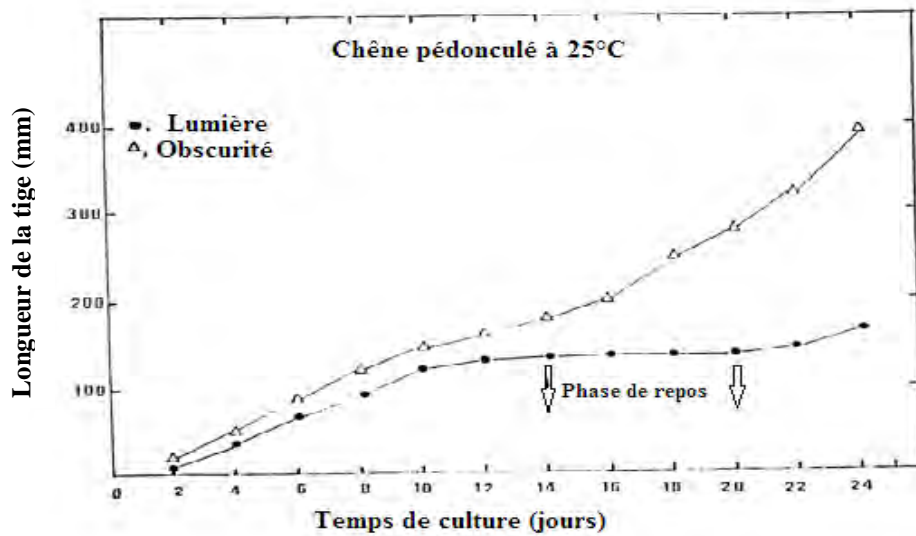


Figure 41: Croissance en longueur de l'axe caulinaire de jeunes plants de chêne pédonculé cultivé à 25°C. En conditions lumineuses (J.L. de 16 h) le chêne présente une phase d'allongement de 14 jours suivie d'une période de repos de 8 jours ; à l'obscurité, la tige est fortement étiolée, son allongement reste continu (Alatou, 1990).

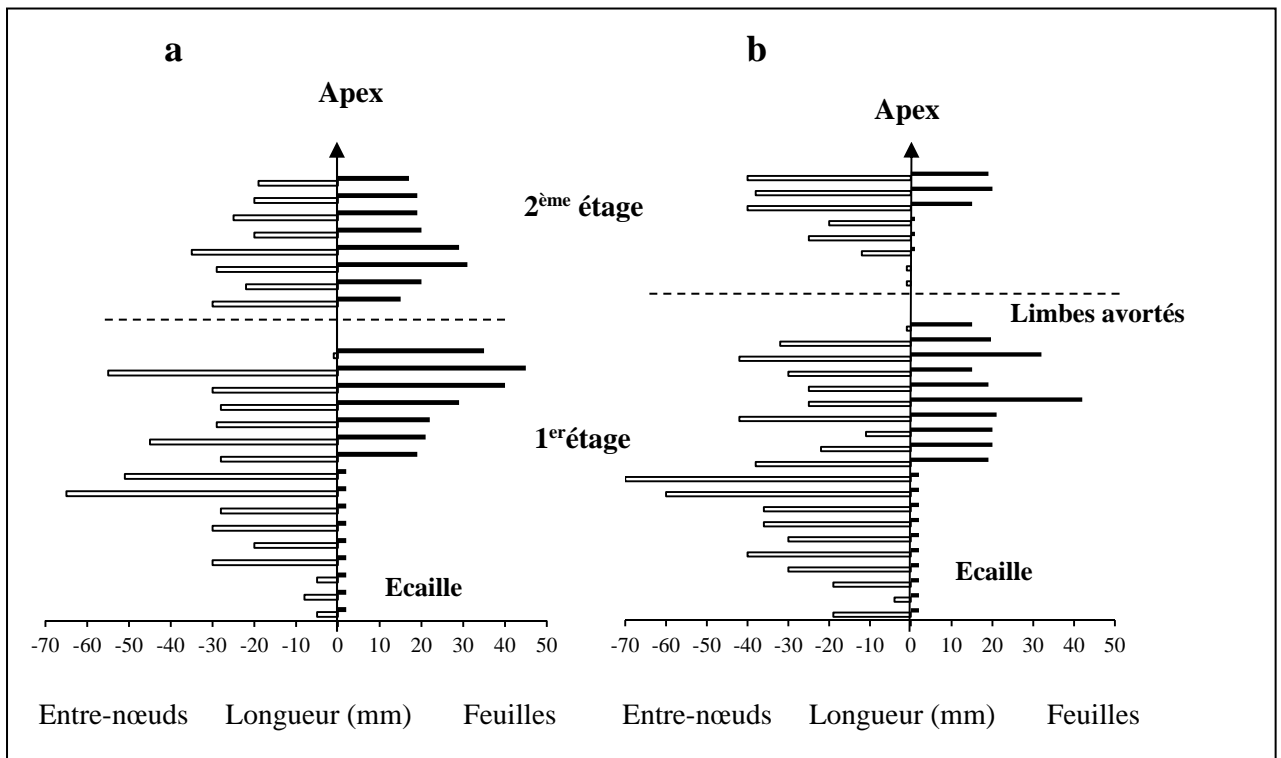


Figure 42: Morphogénèse de jeunes plants de chêne pédonculé cultivés à 25°C obscurité.
 a- le passage du 1^{er} étage au second se fait par un limbe assimilateur (l'hétéroblastie est supprimée)
 b- le passage du 1^{er} étage au second se fait par des limbes avortés et des écailles (l'hétéroblastie est conservée, elle est identique à celle observée à la lumière).

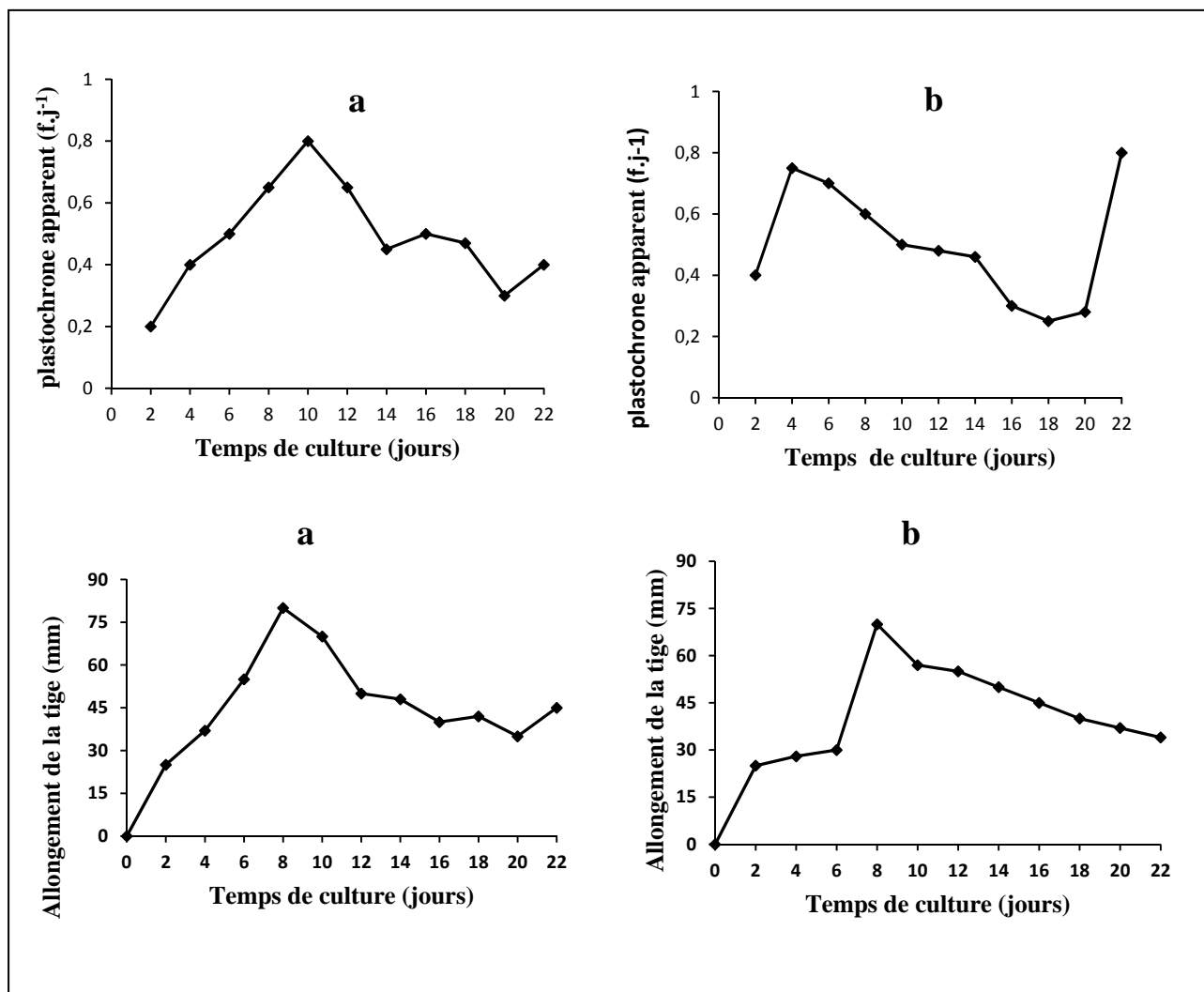


Figure 43: Evolution du plastochrone apparent(en feuilles par jour) et allongement de la tige (estimé tous les deux jours) chez des semis de chêne pédonculé cultivés à 25°C obscurité au cours de la 1^{ère} vague de croissance.

- a- Plants ne présentant pas d'hétéroblastie à la fin de la 1^{ère} vague de croissance.
- b- Plants présentant une hétéroblastie à la fin de la 1^{ère} vague de croissance.

Le premier groupe des semis du chêne zeen qui constitue 92 % se caractérise toujours par une croissance continue avec abolition de l'hétéroblastie, c'est-à-dire suppression des limbes avortés du 1^{er} étage et des écailles du second (Fig. 44) (Laifaoui, 1995). Le plastochrone apparent suit comme chez le chêne pédonculé, une courbe ascendante jusqu'au 10^{ème} jour (3 feuilles tous les 2 jours), il s'abaisse ensuite pour atteindre 1 feuille tous les deux jours au 16^{ème} jour, il se stabilise au 22^{ème} jour, s'annule au 24^{ème} jour et augmente de nouveau avec des fluctuations. L'allongement caulinaire est variable et semble marquer une rythmicité tous les 8 jours, il est maximal au 10^{ème} jour et devient nul au 16^{ème} jour, pour reprendre au 18^{ème} jour.

Dans ce cas l'allongement caulinaire est privilégié par rapport à l'organogénèse, la tige peut s'allonger pendant 10 jours sans qu'aucune feuille ne soit formée.

- Le deuxième groupe des semis du chêne pédonculé se distingue du précédent par davantage d'entre-nœuds et la présence de feuilles réduites à des écailles (Fig. 43b). En fait, il correspond à des plantes où la première vague de croissance possède 4 ou 5 entre-nœuds de plus, autrement dit son développement s'est prolongé. Comme précédemment le repos est supprimé. La courbe d'évolution du plastochrone apparent est différente de celle du premier groupe (Fig. 44b), en particulier son maximum se situe plus tôt, au 4^{ème} jour où il est, comme précédemment, de 0.8 feuilles par jour. Il décroît beaucoup plus lentement que pour le groupe précédent, 0.6, 0.5, 0.2 feuilles par jour respectivement au 14^{ème}, 18^{ème} et 20^{ème} jour de culture. L'allongement de l'axe caulinaire est dans l'ensemble plus important, son maximum se maintenant plus longtemps (Fig. 44b). Le second groupe du chêne zeen représente 8 % de l'effectif total, il se caractérise lui aussi par une hétéroblastie plus marquée (formation d'écailles et une abolition des limbes avortés). Le plastochrone apparent suit une courbe ascendante jusqu'à ce qu'il s'annule.

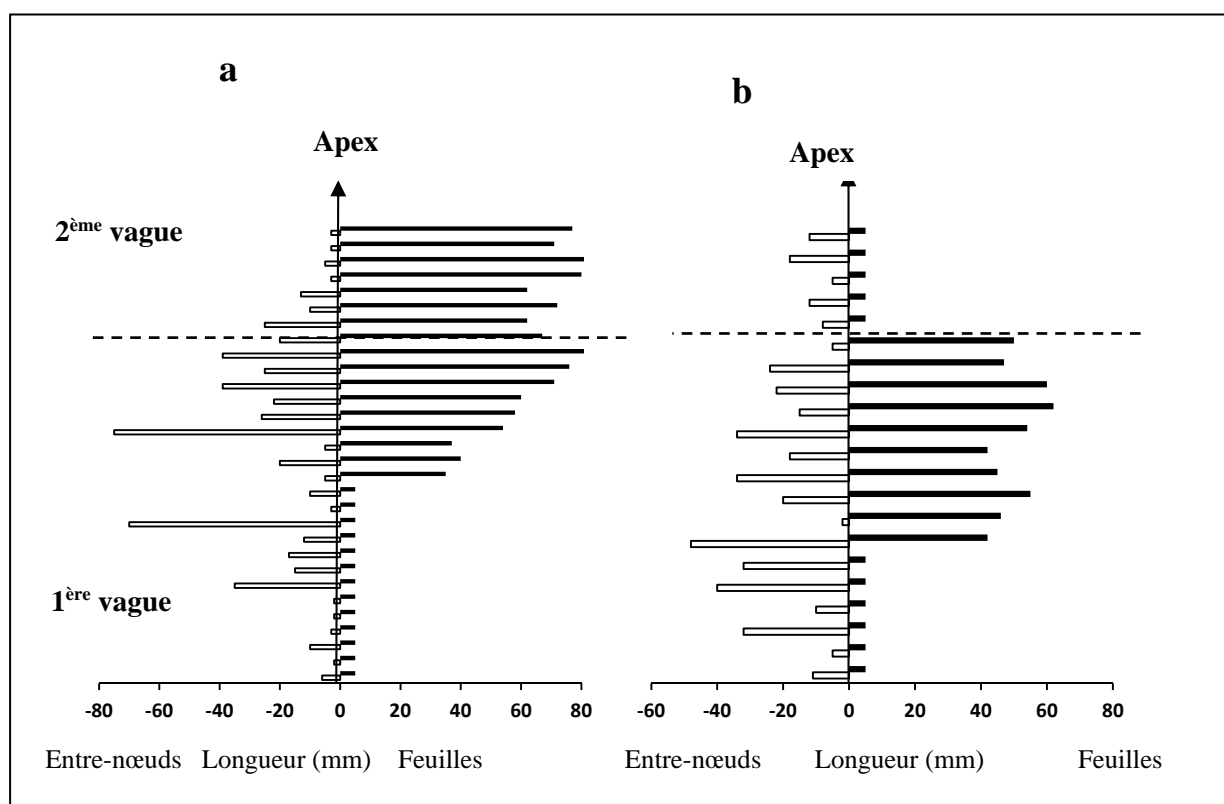


Figure 44: Morphogénèse d'un plant de chêne zeen (*Quercus mirbeckii* Durieu) cultivé à 25°C ±2°C à l'obscurité ; a: 1^{er} groupe ; b: 2^{ème} groupe (Laifaoui, 1995).

3.2. Culture à la lumière à 25°C ($\pm 1^\circ\text{C}$)

Les semis de chêne rouge cultivés en conditions contrôlées dès la germination présentent une élongation rythmique. La croissance de la tige s'effectue par vague dont la durée est d'environ 30 jours : 15 jours d'allongement sont suivis de 15 jours de repos (Collin *et al.*, 1996).

En lumière continue, deux à 4 vagues sont observées alors que sous un éclairage journalier de 14 heures, un à deux étages seulement sont formés. Après cela, la tige cesse de croître pendant une durée qui varie de 3 à 11 mois selon les individus. Quelles que soient les conditions d'éclairage, les feuilles restent petites tant que la tige croît. Lorsque l'allongement de la tige cesse, l'étalement des limbes s'effectue rapidement et de manière synchrone (Collin *et al.*, 1996).

3.3. Transfert successif des semis

3.3.1. Transfert à l'obscurité des chênes cultivés à 25°C J.L et retour dans les conditions initiales

Les jeunes semis des différents chênes sont cultivés à la lumière à 25°C ($\pm 1^\circ\text{C}$) en jour long de 16 heures puis transférés à l'obscurité à des stades morphologiques précis :

Pour le chêne liège, les plants sont transférés aux stades : repos apparent et bourgeon gonflé (Nibouche, 1998).

Pour le chêne zeen et afarès, les transferts sont effectués aux stades :

- repos apparent (20^{ème} jour de la 1^{ère} vague de croissance).
- bourgeon épanoui (6^{ème} jour de la deuxième vague de croissance).
- feuilles épïnastiques (8^{ème} jour de la seconde vague de croissance).

Pour le chêne pédonculé, les transferts à l'obscurité sont effectués aux stades morphologiques de 1j, 6j, 8j, 14j et 18j de la seconde vague de croissance. Les semis sont laissés à l'obscurité durant toute une vague de croissance et transférées dès le début de la troisième vague dans les conditions lumineuses initiales. Pour les stades 1j, 6j et 8j, les semis sont replacés à la lumière dès que l'allongement caulinaire s'annule, alors que pour les stades 14j et 18j, le retour à la lumière s'effectue dès que le bourgeon gonfle, les plantes subissent un deuxième traitement à l'obscurité identique au premier durant leur 3^{ème} vague de croissance (Alatou, 1990).

Les résultats obtenus pour les transferts des chênes montrent que le type de réponse est variable d'un stade morphologique à un autre.

a- Semis transférés à l'obscurité au 1^{er} jour de croissance du second flush

Selon Alatou (1990), les chênes pédonculés assurent normalement le développement de leur seconde vague de croissance. La composition foliaire n'est pas modifiée, alors que les durées des phases d'allongement et de repos sont affectées, notamment à la 3^{ème} vague de croissance où l'allongement est de $7.8 \text{ j} \pm 1.4$ soit une réduction de 37 % avec un temps de repos de $11.4 \text{ j} \pm 1.5$ soit une augmentation de 30 % (Tab. 15).

Les plants du chêne zeen et du chêne liège transférés à la fin de la 1^{ère} vague de croissance, marquent selon Laifaoui (1995) et Nibouche (1998), des phases de repos moins importantes ($12 \text{ jours} \pm 2.0$ pour le chêne zeen et 8 jours pour le chêne liège à l'obscurité) ; la 2^{ème} vague de croissance se forme avec une hétéroblastie marquée (5 paires d'écailles) et des limbes assimilateurs (6 à 7). La phase d'allongement à l'obscurité dure en moyenne 11 jours suivie d'une période de repos assez longue et très variable.

Lorsque le bourgeon gonfle, les plantes sont retransférées dans les conditions initiales. Une nouvelle période d'allongement identique aux témoins s'installe avec des périodes de repos très longues de l'ordre de $35 \text{ jours} \pm 7.0$. Le rythme de croissance est maintenu avec formation d'un mini-étage où les composantes spatiales ne sont pas affectées, une phase de dormance semble s'installer.

b- Semis transférés à l'obscurité au 6^{ème} jour de croissance du second flush

Les semis du chêne pédonculé achèvent sans modification notable leur seconde vague de croissance. Il est à noter un temps de repos de $6.2 \text{ j} \pm 1.7$ soit une diminution de 29% aux 2^{ème} et 3^{ème} flushs (Tab. 15). La période d'allongement devient plus courte à la 3^{ème} vague de croissance, elle est diminuée de 30 % par rapport à celle des témoins.

Contrairement au chêne pédonculé, les semis du chêne zeen transférés à l'obscurité au stade bourgeon épanoui, continuent leur allongement durant en moyenne 15 jours, puis s'installent des périodes de repos assez longues de l'ordre de 20 jours (Tab. 16), la formation d'écailles est maintenue (6 paires d'écaille), ainsi que le nombre d'ensembles foliaires à limbes assimilateurs.

Tableau 15: Composantes temporelles et spatiales chez des plants de chêne pédonculé au cours des transferts lumière-obscurité ; E : écaille, F : Limbes assimilateurs, A : allongement de la tige, R : repos (Alatou, 1990).

Stades morphologiques de transfert	1 ^{er} étage				2 ^{ème} étage				3 ^{ème} étage			
	E	F	Durées en jours		E	F	Durées en jours		E	F	Durées en jours	
			A	R			A	R			A	R
Témoin	8.3 ± 1.6	6.1 ± 0.9	12.1 ± 0.4	6.1 ± 0.4	3.1 ± 0.5	6.6 ± 1.0	10.3 ± 0.5	8.6 ± 0.5	3.3 ± 0.8	6.5 ± 2.0	12.5 ± 0.6	8.8 ± 0.7
Bourgeon gonflé (1j) n=12	8.0 ± 1.3	5.7 ± 0.7	11.2 ± 1.0	6.8 ± 0.9	3 ± 1.3	6.0 ± 1.3	9.0 ± 2.8	10.2 ± 2.1	3.3 ± 0.7	8 ± 2.2	7.8 ± 1.4	11.4 ± 1.5
Bourgeon épanoui (6j) n=11	8.7 ± 0.8	5.7 ± 0.8	12.1 ± 0.9	6.4 ± 0.6	3.3 ± 0.5	5.5 ± 0.5	11.9 ± 3.5	6.2 ± 1.7	3.3 ± 0.5	7.8 ± 1.8	8.7 ± 1.4	6.3 ± 0.3
Feuilles épinastiques (8j) n=10	7.8 ± 1.2	5.0 ± 0.8	11.9 ± 1.2	6.5 ± 0.7	2.8 ± 0.5	6.4 ± 1.3	12.1 ± 1.4	4.2 ± 1.6	2.4 ± 1.0	7.0 ± 1.8	12.8 ± 2.2	6.0 ± 0.9
Arrêt caulinaire (14j) n=12	7.4 ± 0.5	5.4 ± 0.3	12.6 ± 1.1	9.1 ± 0.8	3.2 ± 0.3	6.8 ± 0.9	9.4 ± 0.7	23.7 ± 4.0	3.8 ± 0.3	9.2 ± 1.8	8.0 ± 1.0	17.7 ± 3.4
Repos apparent (18j) n=14	7.4 ± 0.5	5.4 ± 0.3	13.2 ± 1.0	9.1 ± 0.8	3.2 ± 0.3	6.8 ± 0.9	9.7 ± 0.5	29.3 ± 3.4	4.2 ± 0.5	8.0 ± 1.6	7.4 ± 1.6	20.7 ± 2.5

Le retour à la lumière de ces semis se caractérise par des périodes d'allongement assez brèves (4 jours) et des périodes de repos de 18 jours en moyenne.

Dans tous les cas, le rythme de croissance du chêne zeen est maintenu avec formation d'un mini-étage caractérisé par une rosette de feuilles au niveau du bourgeon apical et une réduction de l'allongement caulinaire.

c- Semis transférés à l'obscurité au 8^{ème} jour de croissance du second flush

Les semis du chêne pédonculé achèvent sans changement apparent leur 2^{ème} vague de croissance débutée à la lumière. Les entre-nœuds sont un peu plus longs à la suite de l'étiollement consécutif à l'obscurité. Par contre, il n'y a aucune modification de la composition foliaire (Tab. 15). Le changement notable concerne la phase de repos qui est raccourcie de moitié environ, elle est de 4 jours en moyenne (Tab. 15). Après retour à la lumière où s'effectue la 3^{ème} vague de croissance, la durée de la phase de repos est diminuée de 37 %, soit 6 jours au lieu de 8 chez les témoins. L'organogenèse n'est pas affectée par ce second transfert. Il n'ya aucune modification de la composition foliaire.

Selon Laifaoui (1995), le transfert des semis du chêne zeen et du chêne afarès à l'obscurité au stade feuilles épinastriques, se caractérise par des périodes d'allongement variables de 8 à 15 jours suivies d'une période de repos de l'ordre de 20 jours. L'hétéroblastie est atténuée à l'obscurité (2 à 3 paires d'écailles), le nombre d'ensembles foliaires à limbes assimilateurs est réduit. Le retour à la lumière montre que la phase d'allongement caulinaire est identique aux témoins, et que les phases de repos sont très longues.

d- Semis transférés au stade arrêt de l'allongement caulinaire, au 12^{ème} jour du second flush

Les semis du chêne pédonculé entament directement le début de leur phase de repos à l'obscurité. Cette période de repos est fortement augmentée et atteint respectivement 23.7 j \pm 4 à la 2^{ème} vague de croissance et 17.7 j \pm 3.4 à la 3^{ème} (Tab. 15), la composition foliaire n'est pas modifiée par le traitement et une augmentation du nombre de limbes assimilateurs est observée durant la 3^{ème} vague de croissance.

e- Semis transférés à l’obscurité pendant la phase de repos apparent au 18^{ème} jour de croissance du second flush

La phase de repos de la 2^{ème} vague est considérablement prolongée chez le chêne pédonculé, elle est de 8 jours pour les plantes restées à la lumière et passe à 29 jours pour les plantes traitées (Tab. 16) (Barbola *et al.*, 1990). Après retour à la lumière, à la fin de ce repos, la 3^{ème} vague de croissance n’est pas modifiée par rapport à celle des témoins où, croissance en longueur, différenciation foliaire sont comparables. En revanche, la période de repos qui lasuit est augmentée de 13 jours. Comme dans le cas précédent une rémanence est consécutive au traitement. Ces mêmes phénomènes sont également observés par Nibouche (1998) chez les semis du chêne liège cultivés à la lumière puis transférés à l’obscurité pendant la phase de repos séparant la première de la deuxième vague de croissance, où la phase de repos est prolongée.

Tableau 16: Durées des phases d’allongement et de repos des deuxième et troisièmes vagues de croissance de plants de chêne pédonculé transférés à l’obscurité puis remis dans les conditions témoins (25°C 1°C, JL) lorsqu’ils sont au stade feuilles épinastiques (stade 1 : 8^{ème} jour de croissance de la 2^{ème} vague) et au stade mi-repos apparent (stade 2 : 18^{ème} jour de croissance de la 2^{ème} vague), n représente le nombre d’individus observés pour chaque traitement (Barnola *et al.*, 1993).

		Vague 2		Vague 3	
		Allongement	Repos	Allongement	Repos
Témoin cultivé à 25°C JL		10.3±0.5	8.6±05	12.5±0.6	8.8±0.7
Stades morphologiques de transfert à	Stade 1 :8^{ème} j de la V2 (feuilles épinastiques) n=11	12.1±1.4	4.2±1.6	12.8±2.2	6.0±0.9
	Stade 2 :18^{ème} j de la V2 (mi-repos apparent) n=14	9.7±0.5	29.3±3.4	7.4±1.6	20.7±2.5

3.3.2. Transfert à la lumière des chênes cultivés à l’obscurité

Le transfert à la lumière des semis du chêne liège à la fin de la première vague de croissance, conduit selon Nibouche (1998) à la formation d’un mini-étage en forme de rosette de feuilles où les entre-nœuds sont réduits et les limbes assimilateurs sont étalés, l’hétéroblastie est dans ce cas

présente (Fig. 45) ; ce même phénomène est également observé chez les chênes zeen et afarès (Laifaoui, 1995).

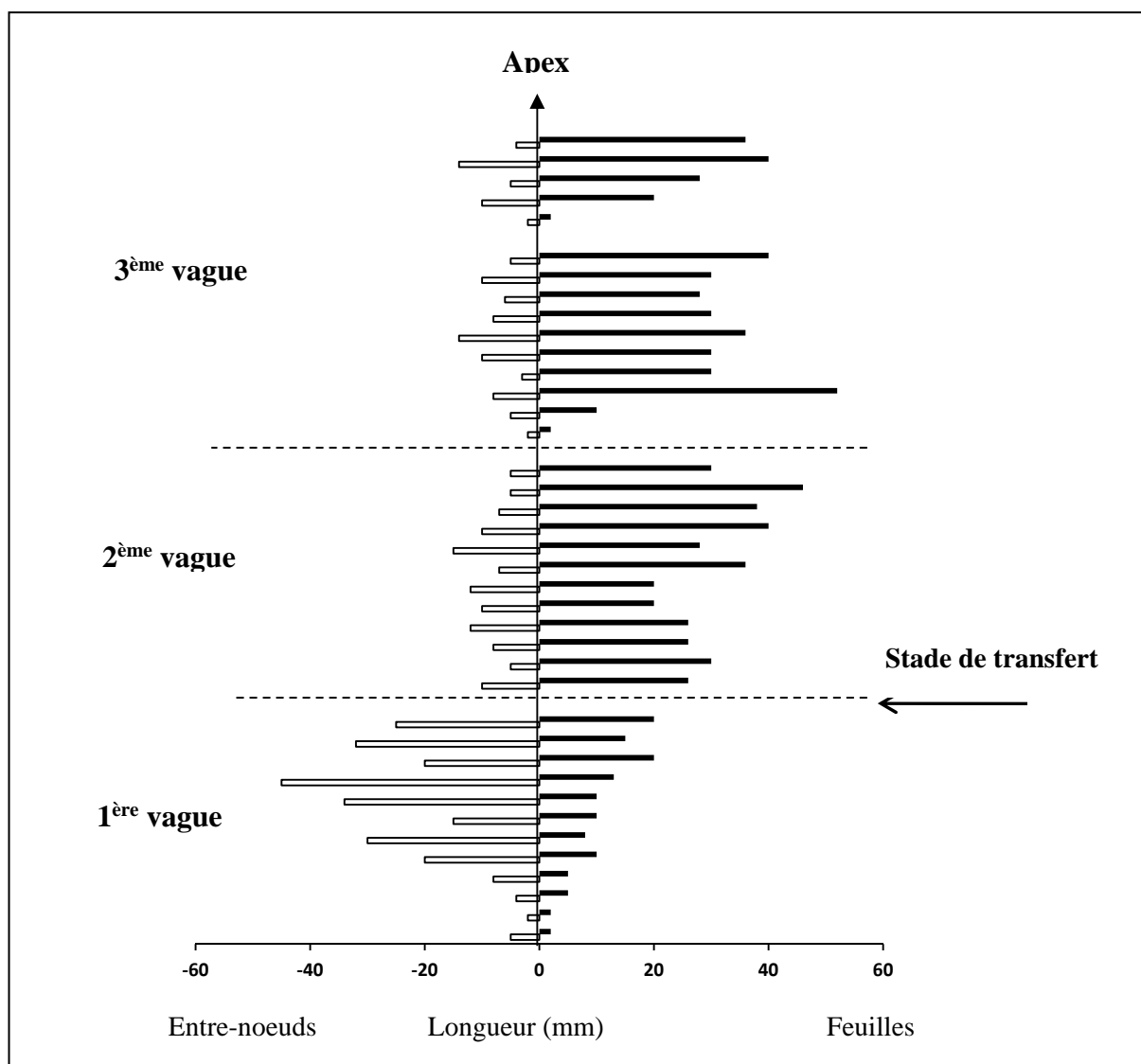


Figure 45: Rythme de croissance d'un plant de chêne liège subissant un transfert direct obscurité- lumière (Nibouche, 1998).

Alatou (1990) à procédé également au transfert des plants du chêne pédonculé dès le début de la 2^{ème} vague de croissance à l'obscurité à des intensités lumineuses décroissantes: $80 \mu \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, intensité lumineuse sous laquelle sont cultivés les témoins, $5 \mu \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ et $2 \mu \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Le jour du transfert est déterminé à partir des composantes temporelles ou spatiales. La croissance est suivie jusqu'à la fin de la 3^{ème} vague de croissance. (10 à 15 plants sont utilisés pour chaque traitement).

a. Transfert à $80 \mu \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$

Les plants terminent leur allongement en 3-4 jours, ce qui conduit à la formation d'un 2^{ème} étage réduit mais où les limbes assimilateurs qui lui sont associés grandissent normalement. La durée d'allongement de l'axe caulinaire et les caractéristiques foliaires de la 3^{ème} vague de croissance sont proches de celles des témoins cultivés sous la même intensité. Les périodes de repos de la deuxième et 3^{ème} vague de croissance sont allongées, respectivement de 3 et 9 jours (Tab. 17)

b. Transfert à $5 \mu \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$

Les plants arrêtent leur allongement au bout de 5 jours. La période d'allongement de la 3^{ème} vague de croissance est raccourcie, elle est de $6.6 \text{ j} \pm 1.5$. Les temps de repos pour les 2^{ème} et 3^{ème} vagues sont considérablement allongés, $46.4 \text{ j} \pm 12.3$ et $36.5 \text{ j} \pm 5.5$. Du point de vue différenciation foliaire nous notons une augmentation du nombre d'écailles pour la 3^{ème} vague de croissance concomitante d'une réduction du nombre de limbes assimilateurs (Tab. 17).

c. Transfert à $2 \mu \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$

L'allongement de l'axe caulinaire est suspendu au bout de 6 jours. Comme précédemment les périodes de repos de la 2^{ème} et 3^{ème} vague de croissance sont prolongées de 13-14 jours et de 9 jours (Tab. 17). Le temps d'allongement de la 3^{ème} vague de croissance est comme à $5 \mu \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de 6 jours, ce qui conduit à un étage de longueur réduite. De même pour cette dernière, le nombre d'écailles est augmenté, situation allant de pair avec une diminution du nombre de limbes assimilateurs (Tab. 17).

En résumé, il faut retenir, en premier lieu, que les transferts à la lumière permettent dans tous les cas, pour tous les plants, le rétablissement de la croissance rythmique. Elle se manifeste même sous une intensité lumineuse très faible. En second lieu, il faut retenir que l'expression temporelle du rythme est plus affectée par ces traitements que l'expression spatiale. Enfin, au niveau de l'axe principal, le nombre de feuilles assimilatrices et leur taille augmentent dès la deuxième vague de croissance. De même, la durée de la phase d'allongement est augmentée, ce qui contribue à une élévation de la durée totale de la vague de croissance.

Tableau 17 : Composantes temporelles et spatiales chez des plants de Chêne pédonculé cultivés à l'obscurité à 25°C et transférés à la lumière au début de la 2^{ème} vague de croissance ; V : vague de croissance (Alatou, 1990).

Intensité lumineuse ($\mu \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Composantes temporelles (jours)			Composantes spatiales					
	V2 Repos	V3		Nombre de paires d'écailles			Nombre de limbes assimilateurs		
		Allongement	Repos	V1	V2	V3	V1	V2	V3
Témoins cultivé à 25°C JL (80) (n=20)	8.6 ± 0.5	12.5 ± 0.6	8.8 ± 0.7	8.3 ± 1.6	3.1 ± 0.5	3.3 ± 0.8	6.1 ± 0.9	6.6 ± 1.0	6.5 ± 1.9
80 $\mu \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (n=12)	11.4 ± 2.5	11.4 ± 1.2	18.0 ± 3.2	8.7 ± 1.5	2.0 ± 0.4	3.3 ± 0.4	8.0 ± 0.8	6.7 ± 1.3	6.2 ± 1.0
5 $\mu \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (n=11)	46.4 ± 12.3	6.6 ± 1.5	36.5 ± 5.5	7.8 ± 1.1	-	8.0 ± 1.2	14.8 ± 2.2	-	4.0 ± 1.2
2 $\mu \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (n=14)	22.3 ± 9.5	6.0 ± 0.6	17.5 ± 1.2	8.5 ± 1.2	-	4.7 ± 0.4	15.0 ± 1.1	-	3.6 ± 0.4

3.4. Culture sous forte intensité lumineuse

Une intensité de $420 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ est procurée par un éclairage blanc obtenu à partir de 6 lampes à iodure métallique. La durée d'éclairage est de 16 h (Barnola *et al.*, 1993).

La croissance rythmique endogène n'est pas modifiée par rapport à celle obtenue sous une plus faible intensité lumineuse à $80 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Le changement notable touche la morphogénèse du plant car il se manifeste une atténuation de la dominance apicale. En effet, pour 70 % des plants, le développement du bourgeon apical s'accompagne de celui des bourgeons axillaires les plus proches de lui. Si la croissance des ramifications est freinée par le développement de l'axe principal, elle reste rythmique. Une première vague de croissance est synchrone de celle de l'axe principal, la suivante est plus tardive du fait de l'allongement du temps de repos. Les ramifications ont un développement limité par rapport à celui de la pousse principale et l'acrotonie, bien qu'amoindrie, est conservée. Au niveau des ramifications, le nombre de feuilles à limbe assimilateur et la longueur de la tige sont significativement plus faibles que ceux de la tige principale.

Conclusion :

Les transferts des plantes de chêne, de la lumière à l'obscurité, à des stades morphologiques précis affectent beaucoup plus les composantes temporelles (les durées d'allongement et de repos), alors que la composition foliaire des étages édifiés ne subit pas de modification significative. La durée du repos est réduite lorsque le transfert a lieu, durant la première semaine de croissance (1 à 8 jours), elle est fortement prolongée lorsque le transfert est réalisé avec des plantes au repos (12 à 18 jours). L'obscurité a tendance dans ce cas à prolonger le repos, lorsque l'activité méristématique fonctionne à vitesse basse, c'est-à-dire durant la phase de repos à la lumière ; période durant laquelle les écailles de l'étage $n+1$ se forment.

L'obscurité semble maintenir la vitesse d'organogénèse à des seuils élevés ou bas selon l'état physiologique du bourgeon au moment du transfert.

Le transfert des chênes pédonculés au début de leur seconde vague de croissance à l'obscurité, à différentes intensités lumineuses conduit dans tous les cas à une croissance rythmique bien typée mais les transferts réalisés modifient, les temps d'allongement, de repos et la différenciation foliaire. Il faut rappeler que chez les témoins cultivés à 25°C J.L., les temps de

repos des 2^{ème} et 3^{ème} vague de croissance sont de $8.6 \text{ j} \pm 0.5$ et de $8.8 \text{ j} \pm 0.7$, alors que les temps d'allongement sont respectivement de $10.5 \text{ j} \pm 0.5$ et de $12.5 \text{ j} \pm 0.6$ (Alatou, 1990).

Le transfert à la lumière des plants du chêne zeen et afarès aboutit selon Laifaoui (1995) à la formation d'un mini-étage avec un allongement caulinaire très court. Les plantes forment une rosette de feuilles dont l'allongement des entre-nœuds ne dépasse pas quelques mm. Après un séjour de 60 jours, une grande partie des plantes cesse de s'allonger, un état de dormance semble alors s'installer. Ce même phénomène est aussi observé chez le chêne liège (Nibouche, 1998).

Discussion générale

La littérature concernant les rythmes de croissance chez les végétaux est très abondante. Le nombre des exemples et leur variété sont absolument étonnants. Variété concernant la nature du phénomène, la taxonomie du végétal étudié, la période du rythme, la possibilité ou non de couplage avec des facteurs externes, le rôle possible de ceux-ci tant qu'agent causal, facteur limitant ou simple modificateur, la nature intime de son déterminisme (exogène ou endogène), enfin la nature des mécanismes en jeu.

Certains rythmes peuvent être considérés comme « invisibles » du fait qu'ils échappent à l'observation directe. On ne les perçoit que par leurs conséquences. C'est le cas des variations rythmiques de latence à l'allongement des écailles charnues de bulbes. Elle ne se manifeste qu'après le bouturage de celles-ci (Jaffe and Isenberg, 1968). C'est le cas des variations rythmiques du pouvoir germinatif de certaines graines (Koriba, 1958).

D'autres rythmes peuvent être considérés comme « visibles », en ce sens qu'ils sont accessibles à l'observation directe, soit à l'œil nu, soit sous optique grossissante, soit par le biais de divers instruments de mesures : allongements rythmiques de racines (Mardanov *et al.*, 1971), de tiges et de feuilles (Kirshin, 1967).

Nos résultats se focalisent sur les facteurs qui interviennent sur la longévité et la germination des glands (la teneur en eau et les conditions de stockage) et les caractéristiques spatio-temporelles de la croissance rythmique chez certains chênes. A ces caractéristiques seront confrontées les hypothèses actuelles explicatives de la croissance rythmique.

La teneur en eau exprimée en pourcentage du poids frais (ou en % du poids sec) est sans doute l'un des principaux paramètres qui affectent la longévité des semences (Willan, 1992 in Babou, 2001). Une faible teneur en eau favorise une longue durée de conservation des semences. Selon Willan (1992) in Babou (2001) une teneur en eau de 4 à 8 % du poids frais est favorable à un entreposage des semences d'*Azalia africana* Sm. sans précautions particulières. Ces conditions s'opposent à celles des glands qui appartiennent à la catégorie des semences récalcitrantes (semences qui ne résistent pas à une déshydratation même modérée et qui ne supportent, ni une atmosphère confinée, ni des températures fortement négatives).

Par ailleurs, la teneur en eau élevée permet le développement de champignon, en particulier *Ciboria batschiana*, responsable de la pourriture noire (Muller, 1990). Les téguments relativement durs et imperméables des glands de chênes pourraient les protéger contre l'humidité ambiante qui occasionne parfois de fortes variations de la teneur en eau. Ces téguments induisent également une légère et différentielle dormance des graines,

Mazliak en 1982 (in Nibouche, 1998) estime que la teneur en eau du gland pour une bonne germination doit être maintenue à 35 % ou à 36 %. Pour Muller (1990), la teneur en eau permettant le maintien de la viabilité des glands de chênes est de 40 à 48 %.

Les glands avec cupules et sans cupules suivent la même cinétique de dessèchement avec des valeurs plus basses pour les secondes (Gherbi, 2005). Dans ces conditions, la conservation des semences n'est valable que durant 3 à 4 semaines, il est évident que la cupule joue un rôle très important dans le maintien d'une teneur en eau suffisante pour le gland. Il faut savoir que dans les conditions naturelles, la cupule se détache de l'amande après une dessiccation poussée. La cupule assure donc une protection hydrique pour le gland durant un certain temps.

Le seuil critique de déshydratation des glands est un facteur primordial de la germination lorsque ceux-ci sont mis en contact avec le substrat humide.

Les glands conservés à froid présentant une teneur en eau voisine de 45 % germent sans problème, tandis que ceux possédant une teneur en eau inférieure à celle-ci ne germent pas, malgré l'augmentation de leur teneur en eau. La conservation au froid (+4°C) permet de maintenir une certaine quantité d'eau au niveau des semences d'une part et de lever les inhibitions tégumentaires d'autre part (Levert, 1982 in Nibouche, 1998)

La phase d'imbibition des glands est un préalable à toute germination. La similitude des courbes d'imbibition et de germination montre l'existence d'une étroite corrélation entre la reprise d'eau par les glands et leur germination.

Tout traitement qui favorise l'imbibition de l'embryon accroît le pourcentage de germination (capacité germinative). En particulier, tous les traitements physiques (T₂, T₄ et T₅) qui mettent directement les cotylédons en contact avec le substrat humide, conduisent à une capacité germinative de 80 % chez le chêne liège et d'avantage chez le chêne zeen (Alatou, 1984). Pour les glands intacts n'ayant subi aucun traitement, l'imbibition et la germination sont fortement ralenties par les enveloppes séminales, péricarpe et tégument. Par contre, leur importance relative est variable selon l'espèce.

La suppression du péricarpe améliore l'imbibition du gland chez le chêne zeen, alors qu'il n'y a pratiquement aucune amélioration sensible chez le chêne liège. La comparaison entre les

traitements 4 et 1 montre que l'effet de l'ablation est nettement plus important chez le chêne zeen (59 %) que chez le liège (17,5 %) (Alatou, 1984).

L'ablation totale des enveloppes permet une meilleure réhydratation chez les glands de chêne. Ceci prouve le freinage exercé par ces enveloppes sur la reprise d'eau par l'embryon.

Le freinage exercé par les enveloppes sur la réhydratation des glands différencie très nettement les différentes espèces. En effet, le péricarpe et le tégument sont moins perméables à l'eau dans le cas du gland de chêne zeen. Ceci peut être un inconvénient pour la germination en milieu naturel, mais par contre, ce caractère se révèle utile dans la conservation du pouvoir germinatif et la capacité d'émergence des plantules des semences en immersion prolongée. La meilleure capacité germinative du chêne zeen en immersion totale indique une bonne adaptation de cette espèce aux zones humides.

L'étude de la croissance en conditions contrôlées des différents chênes étudiés, montrent que, dans tous les cas, elle est rythmique. La rythmicité, de nature endogène, se manifeste à la fois dans l'espace et dans le temps.

Il apparaît des résultats obtenus également, que les facteurs contrôlant l'allongement des entre-nœuds, le repos et l'hétéroblastie sont très importants dans les mécanismes de croissance rythmiques. La question posée, qui semble bien être au centre du problème, est la suivante : qu'est-ce qui détermine un entre-nœud à s'allonger dès son initiation, ou à contrario, qu'est-ce qui l'inhibe ?

Les modifications expérimentales provoquées par les cultures à des températures différentes, sont intéressantes à considérer. Mais à première vue, elles ne permettent pas de répondre nettement à la question précédente comme nous le supposions au départ de notre étude.

Le froid a une influence sur les périodes de repos. Ainsi la période d'application du stress a une influence sur la durée de repos, Parmentier (1993) remarque que si ces stress sont appliqués au début de la vague de croissance, le 5^{ème} - 6^{ème} jours de la vague, les repos sont égaux au témoin dans le cas d'un passage à 5°C pendant 8 jours. En ce qui concerne l'allongement de la tige, il est en relation avec l'émission des feuilles qui est plus active quand l'allongement de la tige est plus intense et qui diminue lorsque la croissance caulinaire ralentit (Maillard, 1987 ; Viemont, 1984 in Alatou, 1990).

Les résultats obtenus par Rached-Kanouni (2013) sur les semis de chêne liège transférés à 5°C, indiquent que le passage d'un étage à l'autre reste marqué par une feuille de petite dimension associée à un entre-nœud plus court, et par un nombre d'écailles égal à 2 en moyenne.

A 12°C :

- Le chêne zéen présente selon Alatou (1990) une troisième vague de croissance très hétérogène alors que la croissance est homogène pour le deuxième flush. Une grande partie du troisième étage est vraisemblablement formé lors du développement du deuxième flush. Pour les troisièmes vagues observées, la croissance rythmique est conservée mais le nombre d'écailles y est inférieur à ce qu'il est à 25°C. 80 % des plants ont des entre-nœuds de longueur réduite. Parmi elles, les 10 % de plants qui présentent au niveau du troisième flush une croissance prolongée, le plus d'entre-nœuds, sont celles qui ont des feuilles dont la taille s'abaisse progressivement, de 80 à 15 mm. Les autres 70 % des plantes qui interrompent plus tôt leur croissance ont des feuilles dont les longueurs sont nettement plus importantes. A cause de ce comportement nous serions tentés de dire que la longueur de l'étage, via le nombre d'entre-nœuds associés à des feuilles assimilatrices, est en rapport avec la taille des feuilles mises en place. Ce point renforce l'idée que plus le puits représenté par les feuilles en développement est fort plus la croissance rythmique est nette.
- Le chêne liège, montre une croissance rythmique qui est mieux marquée qu'à toute autre température de culture. De plus, alors qu'un fléchissement dans la croissance en longueur est notée, aussi bien pour les chênes zéen et pédonculé à la 3^{ème} vague de croissance, il n'y a rien de tel pour le chêne liège.

A 12°C jour long, si la réduction de la croissance en longueur est attendue, il faut souligner la forte perturbation occasionnée par cette température de culture chez le chêne zéen, espèce montagnarde dans les pays méditerranéens. Elle touche une composante essentielle du rythme : l'hétéroblastie. Les individus présentant le moins d'écailles sont ceux qui ont la surface foliaire la plus élevée.

L'acclimatation au froid est un processus complexe impliquant des changements physiologiques et métaboliques sous contrôle génétique. Les plantes qui restent actives pendant l'hiver doivent maintenir leur métabolisme primaire essentiel pour conserver une croissance

minimale. Elles doivent lutter contre le froid qui diminue la vitesse des réactions enzymatiques, ce qui a des conséquences sur la plupart des processus biologiques (Stitt et Hurry, 2002 in Rached-Kanouni, 2013). Des composées peuvent jouer le rôle d'osmoprotecteurs. Ce sont des protéines solubles, la proline, la glycine bêtaïne, le sorbitol ou des polyamides mais aussi des sucres solubles. Ces constituants sont hautement solubles et non toxiques pour l'organisme. Les osmoprotecteurs servent à augmenter la pression osmotique dans le cytoplasme et peuvent aussi stabiliser les protéines et les membranes quand les températures sont défavorables (Breton *et al.*, 2000 in Rached-Kanouni, 2013).

Aux températures élevées il faut noter :

- **A 33°C :**
 - Une inhibition généralisée de la croissance du chêne zéen. Les entre-nœuds sont courts et associées à des feuilles très peu nombreuses et réduites.
 - A l'inverse, une stimulation d'ensembles de la croissance du chêne liège qui apparaît continue : les entre-nœuds sont longs, deux fois plus qu'à 25°C. ils sont associés à des feuilles de grande taille. Le plastochrone apparent, irrégulier, est tout à fait en phase avec les variations de l'allongement caulinaire. Ces dernières correspondent à des maximums et minimums qui pourraient s'interpréter comme l'inscription d'un rythme avec absence d'hétéroblastie. Le fait ici, que les feuilles atteignent une taille supérieure à celles observées à 25°C et 12°C et que la rythmicité ne soit pas accusée montre que les relations grandissement foliaire/ croissance en longueur ne sont pas forcément opposées. L'une ne se faisant pas au dépend de l'autre dans cette condition pour le chêne liège.

L'analyse comparée de la croissance du chêne liège et du chêne zéen est en accord avec les résultats obtenus dans le domaine écophysologique, à savoir une meilleure efficacité photosynthétique et une plus grande tolérance aux températures fraîches et chaudes chez le chêne liège (Vignes *et al.*, 1985 in Alatou, 1990).

- **A 35°C :**
 - La croissance du chêne pédonculé est très perturbée. Plus précisément, une température de 35°C perturbe fortement l'expression des composantes de la croissance rythmique. Ainsi, pour 40 % des plants, l'allongement de la tige est continu et l'hétéroblastie est atténuée. Pour les 60 % restant, la période d'allongement

reste normale mais suivie d'une phase de repos plus courte et l'hétéroblastie se trouve également modifiée (Parmentier, 1993). Alors qu'à 33°C elle est similaire à celle obtenue à 25°C. L'amointrissement des marqueurs de la croissance rythmique est obtenu pour de nombreux individus à cette température proche d'une température létale pour l'espèce. Il y'a absence de repos ou repos très bref, et diminution du nombre d'écailles. Les feuilles, dans ces conditions, sont normalement développées.

- La croissance de chêne liège est plus importante à 35°C qu'à 25°C (Rached-Kanouni *et al.*, 2013). Ce résultat est en parfait accord avec ceux rencontrés chez le frêne (Lavarenne *et al.*, 1975 in Alatou, 1990), le chêne rouge (Farmer, 1975 in Lehir, 2005), et le chêne pédonculé (Alatou, 1990), la phase de repos entre deux vagues de croissance est d'autant plus courte que la température est élevée.

A travers les résultats obtenus, on constate qu'il y a un lien entre la longueur de la feuille et celle de l'entre-nœud observé pour les semis transférés à différentes températures. Selon Maillard *et al.* (1987), cette relation entre la longueur de la feuille et l'entre-nœud dans le cas de *Terminalia superba* n'est pas générale; chez le Mandarinier commun, la longueur des feuilles varie d'une façon aléatoire. Les feuilles exercent une influence stimulatrice sur la croissance des entre-nœuds; ainsi, Maillard *et al.* (1987) pense que les feuilles exercent très tôt un rôle régulateur sur les divisions cellulaires et donc sur la croissance à venir des entre-nœuds.

La base fondamentale du rythme semble être la composante la plus stable du rythme. Les très jeunes feuilles en croissance ont vraisemblablement un rôle majeur dans le déterminisme de la croissance rythmique, il nous semble que les besoins en protéines nécessaire à leur édification et à leur constitution pourraient se faire aux dépens de la croissance de l'entre-nœud associé, favorisant de ce fait leur accumulation près du méristème (Alatou, 1990).

L'étude des relations entre la morphogenèse d'une plante et la croissance des feuilles est un thème classique de la physiologie du développement, par ailleurs toujours exploré. Les travaux de Dostal ont ouvert la voie dans ce domaine à de nombreuses recherches (Dostal, 1967; Sebanek, 1985 in Alatou, 1990).

La transformation brutale d'une feuille à limbe entier en une feuille à limbe avorté, première pièce écailleuse recouvrant le bourgeon, est un évènement majeur du rythme du chêne. La recherche de ces causes est primordiale pour la compréhension de la croissance rythmique.

Notre souci, exposé précédemment, de savoir si le raccourcissement des entre-nœuds qui terminent l'étage et la réduction quasi-totale du limbe lors de la différenciation foliaire, sont corrélés ou indépendants, est encore sous-jacent dans notre réflexion sur l'hétéroblastie.

Considérer la feuille, son nœud, et l'entre-nœud sous ou sus-jacent comme une unité indissociable (Zobel, 1989 in Alatou, 1990) rend la corrélation tout à fait plausible. Nous devons alors expliquer pourquoi la première partie de l'étage est faite de premiers entre-nœuds longs associés à des écailles foliacées (stipules caduques) alors que la partie terminale est constituée d'entre-nœuds courts associés à des feuilles à limbes entier, puis d'entre-nœuds nuls associés à des feuilles à limbes avorté.

L'hétéroblastie est un caractère de la différenciation foliaire qui a fait l'objet de description qui sont devenues classiques (Wordlow, 1968 in Alatou, 1990). Parmi les chercheurs qui ont abordé le problème de la formation des écailles il faut citer en tout premier lieu Dostal cité par Alatou (1990). Dostal montre que l'ablation régulière des écailles au début de la formation du bourgeon terminal chez le Maronnier entraîne la différenciation d'ébauches foliaires à limbe entier que suivent à nouveau des formations écailleuses. Il émet également l'hypothèse que, via les régulateurs de croissance, la proximité de jeunes feuilles près du bourgeon est inhibitrice de la différenciation foliaire et entraîne la formation d'écailles. Ainsi, l'utilisation de l'AIA et d'une anti auxine à forte dose, l'acide triodobenzoïque, permet de moduler la différenciation foliaire soit vers l'écaille, soit vers le limbe.

D'autres travaux précédents ont montré également que l'apport exogène d'AIA chez les espèces à croissance rythmique, n'induisait pas d'effet sur l'expression spatio-temporelle du rythme de croissance (Abo-Hamed *et al.*, 1981 ; Champagnat *et al.*, 1986b). A l'inverse, les résultats d'une étude plus récente (Lehir, 2005) montrent que l'apport d'AIA à 4 mM, au moment de la surrection et la différenciation des stipules écailleuses, provoque notamment une diminution de la phase de croissance de la deuxième vague de croissance (Fig. 29A). Ces résultats pourraient suggérer que l'apport d'AIA provoque donc une reformation anticipée du bourgeon. Ces résultats constituent donc un argument supplémentaire pour suggérer une implication de l'AIA dans le développement hétéroblastique.

Concernant l'effet des gibbérellines, en accord avec les travaux précédents sur le chêne pédonculé (Parmentier, 1993) et le cacaoyer (Abo-Hamed *et al.*, 1981), des résultats plus récents montrent que l'apport exogène de GA₃ n'intervient pas sur le développement hétéroblastique

(Lehir, 2005 ; Rached-Kanouni *et al.*, 2013). En revanche, ces résultats sont différents de ceux des études précédentes quant aux effets de l'apport de GA₃ sur la modulation de la croissance de la tige. Ainsi, Abo-Hamed *et al.* (1981) ; Champagnat *et al.* (1986b), Parmentier (1993) ; Benmansour (1999), montrent que l'apport de GA₃ induit une modification sur la vague de traitement (n) et la vague suivante (n+1).

L'effet de l'AG₃ se traduit sur l'expression temporelle du rythme par une diminution de la phase de repos apparent. Dans ce cas, les phases d'allongement et le nombre d'ensembles foliaires à limbe assimilateur sont fortement augmentés lorsque l'apport est réalisé sur des plantes aux stades précoces de leur débourrement (stade bourgeon gonflé et stade bourgeon épanoui). L'augmentation de la durée d'allongement s'accompagne d'une augmentation de nombre des feuilles à limbe assimilateur. Ces limbes assimilateurs restent de taille réduite et séparés par des entre-nœuds courts sur la moitié inférieure de l'étage alors que les suivants (feuilles et entre-nœuds) sont morphologiquement identiques au témoin. Au stade repos apparent, les modifications observées portent sur le nombre des ensembles foliaires écailleux. Donc une augmentation du nombre d'écailles est observée (Benmansour, 1999). Une étude plus récente sur le chêne pédonculé (Lehir, 2005) montre que l'apport de la GA₃ induit une augmentation de la durée de la phase de repos de la deuxième vague de croissance (Fig. 29B). Cette contradiction dans les résultats n'est en fait qu'apparente. En effet, si la gibbérelline A₃ est apportée au début de la vague de croissance, alors que le méristème ne contient que des feuilles assimilatrices alors il y aura une augmentation de la production de feuilles assimilatrices et prolongement de la phase de croissance (Champagnat *et al.*, 1986b ; Parmentier, 1993 ; Rached-Kanouni *et al.*, 2013). Si l'apport de GA₃ a lieu alors que le méristème initie et différencie des feuilles à limbe avorté et des écailles alors il y aura une augmentation de la phase de repos. Ces résultats montrent donc que selon le contexte physiologique du bourgeon ou de l'apex, la gibbérelline A₃ induit des effets différents mais elle contribue dans tous les cas à modifier la composante temporelle du rythme sans intervenir sur le rythme de différenciation des pièces foliaires.

Concernant l'effet de la cytokinine, il a été montré qu'une accumulation de cytokinines conduit à la formation de stipules écailleuses chez le tabac, (Guivarc'h *et al.*, 2002 in Lehir, 2005). Chez le chêne, les travaux de Champagnat *et al.* (1986b) et Parmentier (1993) montrent que la 6-BAP est le seul régulateur de croissance qui s'oppose efficacement au développement hétéroblastique. Ainsi, l'apport de cette cytokinine conduit à supprimer la différenciation des

stipules écailleuses. Une étude plus récente montre que l'apport de cytokinines sous forme 6-BAP reste sans effet sur l'expression du rythme spatiale et temporelle de la croissance (Fig. 29C, 30C et 33C) (Lehir, 2005). Si on pose l'hypothèse que la 6-BAP intervient dans la différenciation des stipules écailleuses, alors l'absence d'effet que l'étude précédente a montrée est explicable puisque l'apport est réalisé au stade 7 jours, c'est-à-dire au moment où la surrection et la différenciation des stipules écailleuses sont déjà en cours. Ces résultats permettent donc également de suggérer que la 6-BAP n'interviendrait que sur la différenciation des stipules écailleuses puisqu'elle est sans effet lorsque cette différenciation est déjà en cours. Les résultats obtenus par Rached-Kanouni *et al.* (2013) sur le chêne liège ont montrés que l'apport de la cytokinine (kinétine) à la dose 100 mg.l^{-1} , induit une grande hétérogénéité. Au niveau de l'expression temporelle du rythme, une réduction de 80 % dans les durées de repos apparent et une prolongation des durées de repos apparent assimilées à un état de dormance sont observées. Au niveau de l'expression spatiale, les modifications ne concernent pas la vague de traitement, mais les étages suivants par : soit une augmentation du nombre d'ensembles foliaires écailleux, situation accompagnée par la formation d'un mini-étage, soit par la suppression de l'hétéroblastie, car le passage d'une vague de croissance à l'autre se fait sans écailles, si le traitement est appliqué au premier jour de la vague de croissance.

Les cytokinines semblent donc être notamment impliquées dans la prolifération. Or dans sa définition même, la dormance est caractérisée par une suspension temporaire de l'activité du méristème (Lang, 1987). Ainsi, une implication des Cytokinines dans le déterminisme de la dormance serait fortement envisageable. Chez les espèces à croissance rythmique, comme le cacaoyer ou le chêne, l'apport de cytokinines sous forme de zéatine (Z) ou de 6-BAP induit une augmentation de la durée de la phase de croissance (Abo Hamed *et al.*, 1981 ; Parmentier, 1993).

A l'issue de l'apport exogène de ces différents régulateurs de croissance, il ressort que selon le mode d'application (pulvérisation foliaire : Abo-Hamed *et al.*, 1981 ; injection à la base du bourgeon : Parmentier, 1993; ou incorporation des hormones à de la lanoline et dépôt sur un pétiole), le moment de l'application et la concentration appliquée, des différences quant aux effets des régulateurs de croissance sont observées. Dans tous les cas, le principal problème est la difficulté à contrôler la quantité réelle de régulateurs de croissance qui pénètre dans la plante, pour cela il faudrait peut être utiliser des hormones marquées au tritium (^3H) ou au carbone 14 (^{14}C). Le suivi de leur pénétration ainsi que de leur métabolisation pourrait ensuite être réalisé. Cependant, dans le cadre de l'étude de la croissance rythmique, il ne fait pas de doute que les

résultats apportés par l'apport exogène de régulateurs de croissance sont d'un grand intérêt car ils pourraient permettre d'établir de nouvelles hypothèses quand aux mécanismes contrôlant la croissance rythmique.

L'étude des conséquences de l'ablation des feuilles ont abouti, chez les ligneux, à des résultats très importants. Ainsi, Fulford (1965) cité par Alatou (1990), met aussi en évidence que l'ablation des écailles permet chez le pommier d'agir sur la différenciation foliaire. Il montre que si le méristème apical passe par des phases stables d'activité, phase de formation des feuilles et phase de formation des écailles, le passage d'une phase à l'autre est relativement « abrupt ». Il pense que le taux de production de primordiums est contrôlé par les très jeunes feuilles dans le bourgeon qui elles-mêmes peuvent être sous la dépendance du feuillage. Neville (1969) cité par Alatou (1990) avec le *Gleditsia triacanthos* met de même nettement en évidence le rôle inhibiteur qu'exercent sur le méristème les très jeunes feuilles localisées près de l'apex.

Alatou (1990) a montré également que la suppression d'une partie du premier feuillage de l'étage n chez le chêne pédonculé, les feuilles assimilatrices ayant leurs tailles définitives, n'entraîne aucune perturbation dans les caractéristiques marquantes de la croissance rythmique. Par contre l'étage $n+1$ est réduit en longueur totale mais pas en surface foliaire. Il s'agit d'un mini-étage dont la succession entre-nœuds longs/ entre-nœuds courts est respectée. Cette expérience montre en somme que le développement optimum d'un flush est sous la dépendance du flush qui le précède, en particulier de ses capacités photosynthétiques, résultat tout à fait en accord avec ceux de Hanson *et al.* (1988b) in Alatou (1990).

L'ablation de très jeunes feuilles, de moins de 10mm, reste le moyen jusqu'à présent le plus efficace pour supprimer l'hétéroblastie chez le chêne (Payan, 1982). Dans ce même but elle a été utilisée chez le Manguier (Parisot, 1985 in Sabatier, 1999), le Chataigner (Si Mohamed, 1983 in Alatou 1990), le *Gnetum africanum* (Mialoundama, 1985), le *Terminalia superba* (Millard, 1987 in Alatou, 1990). Dans tous les cas elle s'accompagne d'une forte réduction de la croissance des entre-nœuds. La conclusion est claire pour ces chercheurs, la feuille participe à l'édification de l'entre-nœud via les cytokinines (Millard, 1987 in Alatou, 1990). Parisot (1985) in Sabatier (1999) note même une action additive des feuilles sur la croissance des entre-nœuds sous-jacents.

La conservation d'une feuille chez le chêne a une incidence sur la longueur de l'entre-nœud sous-jacent. La capacité d'allongement est rétablie partiellement, l'étude de cette

restauration est à faire, vraisemblablement elle doit jouer sur le nombre et la taille des cellules. Il faut remarquer que l'ablation des jeunes feuilles au fur et à mesure qu'elles apparaissent, mettent en évidence des variations de vitesse du plastochrone qui n'entraînent pas la formation d'écaïlle. Ce n'est donc pas une vitesse plus rapide du plastochrone qui est en cause dans l'hétéroblastie mais l'accumulation d'ébauches en différenciation. Des études détaillées de Payan (1982) ont été faites pour déterminer l'intervalle de temps nécessaire au rétablissement du rythme. Il correspond à un passage tous les 6 jours, à ce moment les ébauches foliaires atteignent des tailles comprises entre 5 et 60 mm. La période du rythme n'est plus alors de 21 jours comme chez les témoins mais de 12 jours. Il faut remarquer que pour un primordium avec une longueur de 10mm, les feuilles mettent en place toutes les cellules les constituant (Esau, 1966 in Alatou, 1990). Elles augmentent considérablement leur épaisseur par mérése et mettent en place tous leurs constituants cellulaires, ce qui représente un investissement en protéines très important.

L'ablation foliaire réalisée à un stade précoce a permis démontrer également que les très jeunes feuilles, encore incluses dans le bourgeon, commandent l'intensité de l'organogenèse apicale (*Gleditsia triacanthos*, Neville, 1968 in Barnola *et al.*, 1990). Depuis ces recherches, l'ablation des ébauches foliaires émergeant du bourgeon apical en fonctionnement a permis d'obtenir une croissance continue non seulement chez le chêne pédonculé, mais chez tous les arbres dont la croissance rythmique a été étudiée (cacaoyer, Vogel, 1975; pommier, Zanette, 1981 in Sabatier 1999; châtaignier, Si-Mohamed, 1983 in Rached-Kanouni *et al.*, 2012; Terminalia, Maillard, 1987 in Alatou, 1990).

Les jeunes feuilles en croissance représentent un élément fondamental de la croissance rythmique du chêne pédonculé. Ce résultat confirme les conclusions concernant la croissance rythmique de cette espèce faites par Champagnat *et al.* (1986). Il est même permis de penser qu'il y a une valeur générale. L'utilisation de la ^{14}C -DMO par Alatou (1990) apporte des précisions nouvelles : par rapport à son incorporation intracellulaire, le bourgeon terminal est toujours l'organe dominant chez les plants dont on a supprimé toutes les jeunes feuilles. On peut donc envisager qu'il constitue le territoire qui draine à lui les nutriments. En fait, il ne subit qu'une concurrence affaiblie de la part des tissus de l'axe, sous-jacents, contrairement à ce qui a lieu chez les plantes intactes. Situation qui s'avère favorable à une organogenèse constante de la part du bourgeon terminal. Dans le cas de plants régulièrement et très tôt effeuillés, le puits « jeunes feuilles » est supprimé et le puits « méristème terminal » devient prépondérant. La croissance peut alors être continue.

Les feuilles ayant atteint leur taille définitive participent à l'élongation du jeune plant. La croissance en longueur de l'étage $n + 1$ est, pour une grande part, dépendante de l'intégrité foliaire de l'étage n .

La forte diminution de l'allongement est à mettre au compte du déficit en composés, vraisemblablement glucidiques et lipidiques, nécessaires au grandissement cellulaire et non pas à une diminution du nombre de cellules formées au niveau d'un entre-nœud. En effet, lorsque l'étage n est feuillé, les entre-nœuds qui constituent l'étage $n + 1$ sont déjà initiés avec toutes leurs caractéristiques cellulaires (Champagnat *et al.*, 1986).

En fait, les feuilles d'un étage contribuent surtout à l'élongation des premiers entre-nœuds de l'étage suivant, qui sont associés à des stipules et à la première feuille à limbe assimilateur. Ce sont pour ces territoires que les pourcentages de réduction de croissance obtenus sont les plus forts. Mais la croissance de l'entre-nœud de l'étage en formation dépend aussi de la feuille sus-jacente à cet entre-nœud. Dickson (1989) in Barnola *et al.* (1990) a aussi montré que les assimilats synthétisés par les feuilles de la 2^{ème} vague de croissance, sont utilisés à l'édification de la 3^{ème}. Ce résultat rejoint donc celui que nous avons obtenu par ablation des feuilles du 2^{ème} étage.

Laisser une feuille de l'étage n , dont la surface double, permet d'obtenir un allongement de l'entre-nœud sous-jacent. Les relations feuilles-croissance intermodale sont reconnues depuis longtemps chez de nombreuses plantes herbacées et ligneuses (Barnola *et al.*, 1990 ; Millet *et al.*, 1982 in Alatou, 1990).

Ce résultat n'est donc pas nouveau, mais il devait être signalé dans une réflexion sur les facteurs intervenant dans l'élongation. En fait, il reste encore à comprendre pourquoi les derniers entre-nœuds formés restent très courts alors qu'ils sont associés à des feuilles à limbe entier.

Il ressort des résultats précédents également que l'ablation unique de la première feuille assimilatrice réalisée par Lehir (2005) n'a pas d'effet sur les caractéristiques spatio-temporelles du rythme de croissance (Fig.39), alors que l'ablation systématique des feuilles dès qu'elles atteignent 10 mm prolonge la croissance de la tige au-delà de l'entrée en phase de repos (Figure 39) et induit la production unique de feuilles assimilatrices. Cette expérience d'ablation unique de la première feuille de 10 mm vient compléter les travaux d'ablations partielles réalisés chez le chêne (Payan, 1982 ; Barnola *et al.*, 1990, Alatou, 1990), et confirme que c'est l'action cumulée des feuilles assimilatrices qui conditionne l'arrêt d'allongement de la tige et le changement de morphologie foliaire des feuilles assimilatrices en feuilles à limbe avorté et en écailles.

De plus, les résultats précédents montrent que les conséquences de l'ablation des feuilles assimilatrices de 5 mm sont multiples. Elle provoque une croissance faible mais continue de la tige (Fig. 39), le maintien d'une forte activité organogénétique du méristème (Tab. 14) et conduit à la production unique de feuilles assimilatrices, c'est à dire que le développement hétéroblastique est aboli (Fig. 40). Ainsi, l'effet inhibiteur des feuilles assimilatrices est observable dès qu'elles atteignent la taille de 5 mm. Cette taille est importante puisque les jeunes feuilles assimilatrices l'atteignent au stade 4 jours. Or nous avons précédemment montré qu'à ce stade la différenciation des feuilles à limbe avorté n'a pas encore débuté. Le déroulement du développement hétéroblastique par la suppression des jeunes feuilles assimilatrices de 5 mm constitue donc un point central. En effet, il montre, en accord avec les résultats précédents (Payan, 1982, Alatou, 1990), que le pouvoir inhibiteur des jeunes feuilles est très fort même au tout début de la vague de croissance, appuyant donc l'existence de fortes corrélations entre les feuilles assimilatrices et l'apex. Mais surtout, il met en avant la relation étroite entre ces corrélations et la différenciation des feuilles à limbe avorté.

La croissance des entre-nœuds est influencée chez certaines espèces de façon importante par la lumière. L'effet du phytochrome est net chez le *Terminalia superba* qui, en fait, se révèle être un arbre sensible à la qualité et à la quantité d'éclairement (Maillard, 1987 in Alatou, 1990). Roussel (1957, 1972 ; cité par Alatou, 1990) avait d'ailleurs attiré l'attention sur l'action de la lumière sur le développement de jeunes plantules de chêne.

Un certain nombre de résultats précédents ont, en fait, été mis en évidence chez le chêne pédonculé par Payan (1982). Les résultats obtenus par Alatou (1990), Dergaoui (1994), Laifaoui (1995), et Nibouche (1998) le confirment. Il faut cependant dire que si à l'augmentation et à la diminution de la vitesse de l'allongement caulinaire correspond aussi une vitesse accrue ralentie du plastochrone, il s'agit peut être des conséquences ayant pour origine les mêmes causes, davantage qu'une relation entre les deux phénomènes. Les expériences de marquage réalisées par Alatou (1990) par la (¹⁴C) DMO sont favorables à l'hypothèse selon laquelle les feuilles pourraient être relativement tôt un puits, à partir du 6^{ème} jour, et contribueraient donc à limiter efficacement l'allongement caulinaire. De même, les résultats obtenus par d'autres chercheurs montrent qu'à une vitesse d'allongement maximale de la tige correspond un allongement terminé des premiers entre-nœuds et vitesse d'allongement maximale de l'entre-nœud le plus long surmonté par le premier limbe assimilateur, cette correspondance ne nous oriente pas vers les causes de la diminution de la croissance caulinaire, à fortiori, de son arrêt. Par contre, il est très

important de savoir que les entre-nœuds sont courts consécutivement à un déficit du nombre de cellules et non pas à un défaut d'allongement des cellules existantes (Barnola *et al.*, 1990).

Les cultures, dès la germination, à l'obscurité, permettent d'obtenir une croissance où le repos est aboli et l'hétéroblastie atténuée, voir annulée.

A l'obscurité, le bourgeon terminal des plants apparaît toujours, pendant un temps très long douze jours pour cinq jours à la lumière (Alatou, 1990). Il est à remarquer que le passage à une intensité lumineuse même très faible de $2 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ entraîne pour tous les plants un rétablissement de la croissance rythmique. Le repos devient donc très court ou disparaît à l'obscurité. Chez le *Gnetum africanum* (Mialoundama, 1985) il est particulièrement long, six à huit semaines en conditions contrôlées, et de onze semaines en conditions de culture sous abri sous une photopériode de douze heures. Chez, le Manguier (Parisot, 1985 in Alatou, 1990), ces aspects ne sont pas sans évoquer ceux du chêne pédonculé, plus court voire nul à température élevée, plus long à température moyenne (18°C). De même chez cet arbre l'organogenèse reste continue. Par contre chez le *Gnetum africanum* et le *Terminalia superba* (Millard, 1987 in Alatou, 1990) le repos bien que de durées très différentes est marqué par l'absence d'organogenèse.

La croissance est donc un révélateur de ce phénomène et il serait tout à fait justifié d'analyser ses effets sur la croissance tant sur le plant de sa qualité que de son intensité. (Alatou, 1990).

A forte intensité lumineuse ($200 \mu\text{E.m}^{-2}\text{s}^{-1}$), la croissance rythmique est toujours présente à 25°C , jour long, sans changement notable de morphologie dans la succession entre-nœuds longs / entre-nœuds courts et dans l'hétéroblastie. Par contre, un développement des axillaires proches du bourgeon terminal s'opère au moment de l'édification du deuxième ou troisième (Vallon, 1989 in Alatou, 1990). Les résultats obtenus par Barnola *et al.* (1993) ont montré également qu'à forte intensité lumineuse ($420 \mu\text{E.m}^{-2}\text{s}^{-1}$), la croissance rythmique endogène n'est pas modifiée par rapport à celle obtenue sous une plus faible intensité lumineuse à $80 \mu\text{E.m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Le changement notable touche la morphogenèse du plant qui se manifeste par une atténuation de la dominance apicale.

Chez le chêne liège, la cinétique de croissance diffère de celle des chênes pédonculés et zeen. Il faut souligner une capacité régulière d'allongement des entre-nœuds, même faible, associée à une organogenèse tout aussi régulière a pour effet d'orienter le développement vers une croissance prolongée voire continue (Alatou, 1990).

Conclusion générale

Conclusion générale

Le but principal du travail présenté dans ce mémoire est d'étudier la biologie des chênes Algériens. A travers les résultats obtenus, on peut tirer les recommandations suivantes :

- La teneur en eau idéale pour la conservation des glands de chênes est d'environ 40 %. Pour des teneurs plus basses, les capacités germinatives sont affaiblies, voire nulles.
- La méthode de conservation la plus efficace pour les glands de chêne repose schématiquement sur le cryptique «élimination de l'agent de la pourriture noire (*Ciboria batschiana*) + température positive proche de 0 °C + hygrométrie élevée ».
- Le freinage exercé par les enveloppes sur la réhydratation des glands différencie très nettement les différentes espèces. L'ablation des enveloppes séminales permet également d'obtenir une cinétique de réhydratation de l'embryon plus active, une germination rapide et une capacité d'émergence des plantules plus forte et plus précoce.
- La décapitation du pivot favorise le développement des racines latérales en permettant une meilleure exploitation des horizons du sol, assurant une bonne nutrition minérale. Ceci a influencé la croissance en hauteur et en diamètre du système aérien qui devient plus favorisé par les traitements de décapitation. A l'inverse, l'ablation cotylédonaire qui réduit les réserves de la graine exerce un effet néfaste sur le développement et la survie des jeunes semis de chêne liège en donnant des plants de mauvaise qualité.
- La croissance et le développement des chênes obéissent à une rythmicité caractérisée par une répétition de vagues de croissance (flush des auteurs anglo-saxons) dont la durée varie de 1 à 5 semaines. Cette rythmicité se superpose à l'arythmicité annuelle dans les conditions naturelles et se manifeste également par une hétéroblastie accusée chez tous les chênes et plus prononcée chez le chêne zeen.
- Les changements des composantes spatio-temporelles du rythme des semis de chêne transférés aux différentes températures (12°C, 18°C, 33°C et 35°C) peuvent avoir des implications importantes dans la capacité de leur adaptation aux changements climatiques.
- L'étude histologique des bourgeons de chênes montre que :
 - Toutes les unités foliaires de l'étage n+1 sont préformées dans le bourgeon.
 - Une organogénèse continue : une partie des ensembles foliaires de la vague de croissance n est formée durant la phase de repos de la vague n-1 et l'autre durant la phase d'allongement de la vague n.

- Les assimilats synthétisés par les feuilles de la vague de croissance n , sont utilisés à l'édification de la vague $n+1$.
- Tous les primordium sont préformés avant le début de l'élongation de la pousse.
- La modification de l'expression de la croissance rythmique confirme l'implication des régulateurs de croissance dans le déterminisme du rythme de croissance. Ainsi, la gibbérelline A_3 modifierait uniquement la composante temporelle du rythme alors que l'apport d'AIA, de 6-BAP et de la kinétine agirait sur le développement hétéroblastique.
- De plus, les différents résultats obtenus ont montré que l'effeuillage abolit la rythmicité. Ainsi, les ablations foliaires constituent une technique fiable qui modifie efficacement l'expression spatio-temporelle de la croissance rythmique, leur utilisation met en avant le rôle central des très jeunes feuilles assimilatrices dans la mise en place du rythme. Leurs caractéristiques physiologiques depuis leur initiation jusqu'à la taille d'environ 10 mm est bien à rechercher. Il semble que les besoins en protéines nécessaires à leur édification et à leur constitution pourraient se faire aux dépens de la croissance de l'entre-nœud associé, favorisant de ce fait leur accumulation près du méristème.
- Les feuilles ayant atteint leur taille définitive participent à l'élongation du jeune plant. La croissance en longueur de l'étage $n+1$ est, pour une grande part, dépendante de l'intégrité foliaire de l'étage n .
- Les cultures à l'obscurité, permettent d'obtenir une croissance continue où le repos est aboli et l'hétéroblastie atténuée, voir annulée.
- Les transferts des semis de chêne, de la lumière à l'obscurité, à des stades morphologiques précis affectent beaucoup plus les composantes temporelles (les durées d'allongement et de repos), alors que la composition foliaire des étages édifiés ne subit pas de modification significative. L'obscurité semble maintenir la vitesse d'organogénèse à des seuils élevés ou bas selon l'état physiologique du bourgeon au moment du transfert.

Références bibliographiques

Références bibliographiques

Abo-Hamed, S., Collin, H.A., Hardwick, K., 1981: Biochemical and physiological aspects of leaf development in cocoa (*Theobroma cacao*). VI. Hormonal interaction between matures leaves and the shoot apex. *New Phytol*, 89, 191-200.

Alaoui-Sossé B., Parmentier C., Dizengremel P. et Barnola P., 1994: Rhythmic growth and carbon allocation in *Quercus robur*. Starch and sucrose. *Plant Physiol. Biochem*, 32, 331-339.

Alatou D., 1984: Facteurs physiologiques de la concurrence interspécifiques du chêne liège et du chêne zeen. *Thèse. Magister en Ecologie végétale*. Univ. Constantine. 123 p.

Alatou D., 1990: Recherches sur le déterminisme de la croissance rythmique du chêne pédonculé: *Quercus pedunculata* Ehrh., *Quercus mirbeckii* Durieu., *Quercus suber* L. Étude morphologique, biochimique et écophysiological. *Thèse Doct. État. Sci.*, Univ. Constantine, Algérie, 109 p.

Alatou D., 1992 : Croissance rythmique de deux espèces de chêne : chêne zeen et chêne liège. *2^{ème} séminaire national de la biologie végétale et environnement*. Annaba Oct. 1992.

Alatou D., 1994 : Croissance rythmique du chêne liège et du chêne zeen. *Première journée sur les végétaux ligneux- (Constantine 14 et 15 Novembre 1994)*.

Alatou D., Aissani R. et Bousba D., 1995 : Les composantes de la croissance de deux chênes méditerranéens. *Revue Science et Technologie*, Univ. Contantine (1995), 6 : 7-22.

Alatou D et Vignes D., 1983 : Le rôle des enveloppes séminales dans l'imbibition des glands de chêne liège et de chêne zéen. *Revue, Institut Sciences Biologiquee*, Univ. Constantine ; I, 37-55.

Alatou D., Barnola P., Lavarenne S. et Gendraud M., 1989 : Caractérisation de la croissance rythmique du Chêne pédonculé. *Plant Physiol. Biochem*, vol . 27, n° 2, 1989, pp . 275-280.

Alatou D., Younsi S., Chouiel M., Kanouni M. et Benderradji M.E., 2007 : Essai de la régénération assistée du chêne liège (*Quercus suber* L.) : par semis direct et par transplantation. *Annales de la recherche Forestière en Algérie*, 13 : 48-63.

Alouane H., 2007 : Morphogénèse comparée des chênes méditerranéens : le chêne liège (*Quercus suber* L), le chêne zeen (*Quercus mirbeckii* Durieu) et le chêne pédonculé (*Quercus pedunculata*). *Mém. Ing. Etat. Eco.Forest*. Univ. Constantine. 56 p.

Anonyme, 2008 : http://www.florealpes.com/fiche_quercuscoccifera.php

Arfa Azzedine M^{ed} Touffik., Benderradji M^{ed} El Habib et Alatou Djamel., 2009: Analyse des bilans des incendies de forêt et leur impact économique en Algérie entre 1985 et 2006. pp 45-51. *Rev.NEW MEDIT.vol. VIII-n° . 1/ 2009*.

Babou André Bationo., Sibiri Jean Ouedraogo et Sita Guinko., 2001 : Longévité des graines et contraintes à la survie des plantules d'*Afzelia africana* Sm. dans une savane boisée du Burkina Faso. *Ann. For. Sci.* 58 (2001) 69–75 69.© INRA, EDP Sciences. (I.N.E.R.A./D.P.F.), Ouagadougou 03, Burkina Faso.

Barbero. M et Loisel. R., 1980 : Le chêne vert en région méditerranéenne. *R .F.F . XXXII – 6. Ir* 531-543.

Barnola P., Alatou D., Lacoitne A et Lavarenne S., 1990: Etude biologique et biochimique du déterminisme de la croissance rythmique de Chêne pédonculé (*Quercus robur*L.). Effets de l'ablation des feuilles. *Ann. Sci. For.* 21:619-631.

Barnola P., Alatou D., Parmentier C et C Vallon., 1993: Approche du déterminisme du rythme de croissance endogène des jeunes chênes pédonculé par modulation de l'intensité lumineuse. *Ann. Sci. For.* 50, 257-272. Elsevier/INRA.

BDNFF, 2012 : *Quercus coccifera* L. *Tela Botanica. Base de Données Nomenclaturale de la Flore de France par Benoît Bock v4.02 Chêne kermès.*

Bekdouche F., 2010 : Evolution après feu de l'écosystème subéraie de Kabylie (Nord Algérien). *Thèse Doct. État. Sci. Agro*, Univ. Mouloud Mammeri. Tizi-Ouzou, Algérie, 138p.

Benmansour F., 1999 : Effets d'un traitement hormonal et d'une température fraîche sur la croissance du chêne liège (*Quercus suber* L.). *Mém. Ing. Etat. Eco. Forest.* Univ. Constantine. 63p.

Bennadja S., 1993 : Contribution à l'étude de l'influence de certaines techniques de semis et de plantation sur la reprise du chêne liège (*Quercus suber* L.) dans la région d'El-Kala Nord-Est Algérien. *Thèse. Magister. Biologie végétale.* Univ. Annaba, 87p.

Berrichi M., 2011: Détermination des aptitudes technologiques du bois de *Quercus rotundifolia* lamk. et possibilités de valorisation. *Thèse Doct. État. Sci. Foresterie*, Univ. Tlemcen Algérie, 149 p.

Bonfils P., Horisberger D., Ulber M. (Réd.) 2005: Promotion du chêne. Stratégie de conservation d'un patrimoine naturel et culturel en Suisse. Ed: pro-Quercus; *Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage* (OFEPF), Berne. 102p.

Boudy P., 1952 : Guide du forestier en Afrique du Nord, *Ed : librairie agricole, horticole, forestière et ménagères*, Paris, 505p.

Boudy P., 1955 : Economie forestière Nord Africaine, description forestière de l'Algérie et de la Tunisie, T. IV: 483 p. *Larose Edit., Paris.*

Bussotti Filippo et Grossoni Paolo., 1998 : Des problèmes dans la classification des chênes « Taxonomie en Europe et région méditerranéenne ». *Article Forêt méditerranéenne t. XIX*, n° 3, p 267-278.

Caraglio Y. et Barthélémy D., 1997 : Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires. In *Barthélémy, D., Bouchon, J., de Reffye, P. (Eds) Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*. Paris, France : INRA Editions, 11-87 p. (science Update).

Champagnat M., Baba J. et Delaunay M., 1974 : Corrélation entre le pivot et ses ramifications dans le système racinaire de jeunes chênes cultivés sous un brouillard nutritif, *Rev. Cyto. et Bio. Végé.*, 1974, 37, 407-418.

Champagnat P., Payan E., Champagnat M., Barnola P., Lavarenne S. et Bertholon C., 1986b : La croissance rythmique de jeunes Chênes pédonculés cultivés en conditions contrôlées et uniformes. *Naturalia monspeliensia n° hors série*, 303-337.

Chase M. W. et Reveal J. L., 2009 : A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III », *Bot. J. Linn. Soc. London*, vol. 161, p. 122-127.

Chouial Mebarek, Benamirouche Samir et Kerris Tayeb., 2012 : Contribution à la recherche d'une méthode de conservation des glands de chêne liège (*Quercus suber* L.). *INRF*. 2012. *Station régionale de recherche forestière de Jijel*.

Collin P., Badot, P.M. et Millet, B., 1996 : Croissance rythmique et développement du chêne rouge d'Amérique, *Quercus rubra* L, cultivé en conditions contrôlées. *Univ de Franche-Comté Annual Science Forester*, 53, 1059-1069. *Elsevier / INRA*.

Corbineau Françoise et Roman-Amat Bernard., 2001 : Le gland: une semence courante imparfaitement maîtrisée. *Rev. For. Fr. LIII - 1-200*. p 29-32.

Crabbé J. 1996 : A new conceptual approach to bud dormancy in woody plants. In: *G.A. Lang, "Plant Dormancy: Physiology, biochemistry and molecular biology"*. Corvallis, Oregon, USA, pp 83-113.

Crabbé J., 1993 : La croissance rythmique des arbres, base de leur organisation temporelle. *Compte Rendu du Séminaire du groupe d'Etude de l'Arbre: Le rythme de croissance, base de l'organisation temporelle de l'arbre*, Angers, 25-26 mars 1993, 1-11.

Cronquist A., 1981 : An Integrated System of Classification of Flowering Plants (1981). http://fr.wikipedia.org/wiki/Arthur_Cronquist

Dahmani-Megrerouche M, 2002: Typologie et dynamique des chênaies vertes en Algérie. *La forêt méditerranéenne. XXIII, n° 2, octobre*. 117-132.

Dergaoui M., 1994 : Régénération et croissance du chêne kermès (*Quercus coccifera* L.) dans le Parc National de Gouraya (Bejaia). *Mémoire. Ing. Etat. Ecologie et environnement*. Univ. Constantine, 72p.

Derory Jérémy., 2005 : Génomique et diversité du débourrement chez les chênes. *Thèse. Doct. Biologie Cellulaire et Moléculaire*. Univ. Bordeaux 1. 169 p.

Dobignard A. et Chatelain C., 2010 : Index synonymique et bibliographique de la flore d'Afrique du Nord. *vol.1 Monocotyledonae (2010), vol 2-3 in prep.*

Ferka Zazou N., 2006 : Impact de l'occupation spacio-temporelle des espaces sur la conservation de l'écosystème forestier. Cas de la commune de Tessala, Wilaya de Sidi Bel Abbes, Algerie. *Thèse. Magister en Foresterie.* Univ. Tlemcen 164 p.

Fosa, 2000 : L'étude prospective du secteur forestier en Afrique. Algérie. FAO, Rome, 60 p.

Gherbi N., 2005 : Stress thermique et tolérance du chêne liège (*Quercus suber* L.). *Mém. Ing. Etat. Ecologie et environnement.* Univ. Constantine, 63p.

Gimeno-Gilles Christine., 2009 : Étude cellulaire et moléculaire de la germination chez *Medicago truncatula*. *Thèse Doct. Sc agronomiques .Ecole doctorale d'Angers* Univ. Angers-France 344p.

Gorenflot R., 1996 : Biologie végétale. Plantes supérieures.1. Appareil végétatif. Paris, 248 p.

Gould, K. S., 1993 : Leaf heteroblasty in *Pseudopanax crassifolius*: functional significance of leaf morphology and anatomy. *Annals of Botany* 71: 61-70.

Haichour. R., 2009 : Stress thermique et limite écologique du Chêne vert en Algérie. *Thèse Magister. Biologie et Ecologie. Ecophysiologie et biotechnologie des végétaux.* Univ. Mentouri Constantine. 139p.

Hammouche Y., 1998 : Etude de la croissance radiale du chêne zéen (*Quercus canariensis* Willd) dans la forêt domaniale de Beni-ghobri (Tizi-ouzou). *Mém. Ing. agr.* Univ. Tizi Ouzou. 64p.

Jaffe M. J. et Isenberg M. R., 1968: Rhythmic growth in excised sprout-leaves of onion bulbs. *Phys. Plantarum* (Copenhagen), XXI, p. 470-476.

Jarrett R. M. et Edmunds L. N., 1970: Persisting circadian rhythm of cell division in a photosynthetic mutant of *Euglena*. *Science* (Washington), 167. I p. 1730-1733.

Juncker B., 1993 : Le chêne (*Quercus robur* L.) *in vitro* : Propagation, mode de croissance. *Thèse de doctorat.* Université de Nancy I, 206 p.

Kerstetter R. A. et Poethig R. S., 1998 : The specification of leaf identity during shoot development. *Annual Review of Cell and Developmental Biology.* 14: 373-398.

Kirshin I. K., 1967 : Nouvelles données sur le caractère rythmique de la croissance des plantes. *Dokl. Akad. Nauk. SSSR* (Moscou), 175, 2, p. 483-486.

Koriba K., 1958: On the periodicity of tree growth in the tropics. *Gard. Bull.* (Singapore), 17, p. 11-81.

Kremer Antoine ; Rémy-J. Petit et Alexis Ducouso., 2002 : Biologie évolutive et diversité génétique des Chênes sessile et pédonculé. *Rev. For. Fr.* LIV -2-200, 111-130.

Laifaoui R., 1995 : Rythme de croissance et action de la lumière sur les chênes afarès (*Quercus afares* Pomel.) et zéen (*Quercus mirbikii* Durieu). *Mém. Ing. Etat. Ecol. Univ. Constantine.* 68 p.

Lamond M., 1978 : Péricarpe et cinétique de germination des glands de chêne pédonculé. *Ann. Sci. forest.* 35 (3), 203-212.

Lang G.A. 1987 : Dormancy: a new universal terminology. *Hort Science* 22 (5): 817-820.

Lehir Rozen., 2005 : Développement hétéroblastique et croissance rythmique chez le chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) : Etude de l'implication du métabolisme glucidique et régulateurs de croissance. *Thèse Doct. Sc agronomiques. Ecole doctorale d'Angers.* Univ. Angers. 320 p.

Letreuch-Belarouci N. 1995 : Réflexion autour du développement forestier : les zones potentielles de productions. Les objectifs. *OPU.* Alger 69 p.

Manos P.S. et Stanford A.M., 2001 : The historical biogeography of Fagaceae : tracking the tertiary history of temperate and subtropical forests of the northern hemisphere. *Int. J. Plant Sci.*, vol. 162, n° 6 suppl., 2001, pp. S77-S93.

Mardanov A. A., Safaraliev P. M. et Abutalybov M. C., 1971: Microscopic study of the root growth rhythm. *Fiziol. Rasten. SSRR*, XVIII, 2, 111. p. 322-326.

Mercier S et Rainville A., 1996: Effet de la morphologie, du genotype et de la germination précoce des glands de chêne rouge sur la croissance des plants en récipient; *Mém de recherche forestière* n° 123. Quebec. 42p.

Merouani H., 1996 : Contribution à l'étude de la régénération naturelle du chêne liège (*Quercus suber* L.). Maturité et germination des glands. *Thèse. Magister. Ecophysiol.* Univ. Tizi Ouzou., 122p.

Merouani H., Bronco C., Helena M. et Pereira J. S., 2001 : Effects of acorn storage duration and parental tree on emergence and physiological status of Cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings. *Ann. For. Sci.* 58 (2001) 543-554. INRA, EDP sciences, 2001.

Messaoudène, 1992 : Relation climat- croissance radiale de *Quercus canariensis* Willd. et de *Quercus afarès* Pomel. dans les massifs forestiers de l'Akfadou et de Beni Ghobri- Algérie. *Ann. Forest.* Algérie. pp 3-27.

Messaoudene M., Tafer M., Loukkas A. et Marchal R., 2009 : Etude de quelques propriétés physiques du bois de chêne zéen (*Quercus canariensis* Willd) de la forêt des Aït Ghobri (Algérie). *Bois et Forêts des Tropiques, CIRAD de Montpellier*, pp39-50.

Messaoudene M., 1996 : Chêne zéen et chêne afares. *La forêt algérienne* (N°1 fév.-mars), *INRF, Bainem*, Alger, pp. 18-25.

Meziane D., 1988 : Contribution à l'étude écophysiological du chêne vert : germination, échanges gazeux et métabolisme glucidique. *Thèse Doc. 3^{ème} cycle. Sci. Eco. Univ. Paul Sabatier. Toulouse. 196p.*

M'hirit O. et Maghnoij M. 1994 : Stratégie de conservation des ressources forestières au Maroc. *Les ressources phytogénétiques et développement durable*, p.123-138. *Actes Editions, Rabat, Maroc.*

Mialoundama F., 1985 : Etude de la croissance rythmique chez le *Gnetum africanum* Welw. *Thèse Doct. Etat. Univ. Orléans : 156p.*

Mialoundama F., 1991 : Croissance rythmique des systèmes radiculaires et caulinaires chez le *Gnetum africanum* Welw. In : *L'arbre, deuxième colloque international, Montpellier 10-15 sept 1990, Naturalia Monspeliensia*, HS 319-325.

Michaud H., Toumi L., Lumaret R., LI, T., Romane X. et Di Giusto F. 1995 : Effect of geographic discontinuities of genetic variation in the holm oak (*Quercus ilex* L.). *Heridity*.74 : 590-606.

Maillard P., Jacques M., Miginiac E. et Jacques R., 1987a : Croissance de jeunes *Terminalia Superba* en conditions contrôlées. *Ann. Sci. For*, 44, 67-84.

Muller Claudine., 1990 : Problèmes posés par la conservation des glands. *Rev. For. Fr.*, 42 (2), 212-214.

NAFLO 2009-2013 : En collaboration avec www.afd.be: Outil d'aide à la gestion des écosystèmes forestiers et préforestiers du Maghreb.

Nibouche F., 1998 : Stress lumineux et rythme de croissance chez le chêne liège (*Quercus suber* L.). *Mém. Ing. Etat. Ecologie et environnement. Univ. Constantine*, 62p.

Parmentier C., 1993 : Étude physiologique et biochimique de la croissance rythmique endogène du chêne pédonculé. Recherche de son déterminisme. *Thèse doct. Univ Nancy*, 88 p.

Payan E., 1982 : Contribution à l'étude de la croissance rythmique chez de jeunes chênes pédonculés (*Quercus pedunculata* Ehrh). *Thèse de Doctorat. Université Clermont-II*, 102 p.

Preney.S., Bonvicini. M.P. et Conche. J., 1997 : La Récolte des glands de Chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) et de Chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.) à l'Office national des Forêts. *Bulletin technique de l'Office national des Forêts*, n° 33, pp. 21-32.

Quezel P., 1975 : Les chênes sclérophylles en région méditerranéenne. *CIHEAM- Options méditerranéennes - No 35* (24-29p). Université d'Aix-Marseille 111.

Quezel P. et Medail F., 2003 : Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen. *Ed. Scientifiques et médicales Elsevier SAS, Paris*, 571 p.

Rabhi K., 2011 : Ajustement de modèles hauteur – circonférence – âge pour le chêne zéen (*Quercus canariensis* Willd.) dans la forêt d'Akfadou (Tizi ouzou); effet de la densité et de la station. *Thèse de magister. Gestion et Conservation des Ecosystèmes. Univ. Tlemcen*.67p.

Rached-Kanouni M., Meribai S. et Alatou D., 2012 : Effets des Hautes Températures Sur le Chêne Liège. *EJSR. Vol 74 N° (3).* 370-380.

Rached-Kanouni Malika., Benmansour Fayçal et Alatou Djamel., 2013 : Effets d'une température fraîche et d'un apport exogène de régulateurs de croissance sur des semis de chêne liège. *European Scientific Journal. June 2013 édition vol.9, No.18.* 229-245

Romuald., 2007 : Dans le monde Où trouver le genre Quercus ? Publié le lundi 26 février 2007. http://r.menant.free.fr/article.php3 id_article=32&lang=en.

Sabatier Sylvie., 1999 : Variabilité morphologique et architecturale de deux espèces de noyers : *Juglans regia* L., *Juglans nigra* L. et de deux noyers hybrides interspécifiques. *Thèse Doct. Biologie des Systèmes Intégrés-Agronomie, Environnement.* Univ. Montpellier II. 143p.

Vogel M., 1975 : Recherche du déterminisme du rythme de croissance du cacaoyer. *Café Cacao Thé (paris), vol. XIX, no 4, oct.-déc.,* p. 265-290, *fig., tab., 178 réf.*

Younsi Salah Eddine., 2006 : Diagnostic des essais de reboisement et de régénération du chêne liège (*Quercus suber* L.) dans la région de Jijel. *Thèse. Mag. Ecologie végétale.* Univ. Constantine.104p.

Zine El Abdine A., 1987 : Application de l'analyse multidimensionnelle à l'étude taxonomique et phytoécologique du chêne zéen (*Quercus faginea* Lamk. s. I) et ses peuplements au Maroc. *Thèse de Doct. Ing., Univ. D'Aix-Marseille III, fac. De St Jérôme,* 127p.

Annexe

Annexe I : Caractères des différents Chênes Algériens

1. Chêne vert

Classification		
Nom commun : -Français : Chêne vert -Anglais : Holm oak, Evergreen oak (Anonyme, 2008)	Nom vernaculaire en Algérie : Bellout, Kerrouch, Abellout, Akerrouch, Tassafth (Anonyme, 2008)	Nom scientifique : <i>Quercus ilex</i> L.
Caractères botaniques		Caractères écologiques
<p>Hauteur de l'arbre : 8 à 10 m (jusqu'à 20 à 22 m au Maroc). Tronc : (5 à 20 m) court, tortueux de couleur sombre. Diamètre : 60 à 80 cm (3m au Maroc). Cime : ovale, arrondie, (élancée ou chandelle dans les peuplements serrés). Ecorce : Noirâtre, écailleuse, finement fissurée. Bourgeons : Petits, globuleux. Feuilles : Alternes, simples, persistantes, coriaces, garnis de dents épineuses dans la jeunesse puis entières. Petites (3 à 5 cm) de forme très variable, le plus souvent ovales lancéolées. Vert foncé dessus, tomentum blanc dessous. Flours : Espèce monoïque. Chatons, mâles nombreux, longs ; pendants à la base des pousses de l'année ; fleurs femelles minuscules, groupées par 2 ou 3, terminales. Fruits / Cônes : Groupés par 2-3, inclus de moitié dans une cupule à petites dents triangulaires appliquées. Maturation annuelle. Floraison : avril – mai Pollinisation : assurée par le vent (anémogame) et les insectes (entomogame). Dissémination des glands : Zoochorie Enracinement potentiel : Pivotant, profond pouvant atteindre 10 m. Longévité : 200 à 250 ans</p>		<p>Conditions climatiques : Essence extrêmement plastique. -Etage bioclimatique : En Sub-humide et humide : il présente son plein développement. En semi-aride : il représente le type xérophile. - Température : M : 42°C, m varie entre -15°C à - 20° - Pluviométrie : 384 mm à 1462 mm (mais il peut atteindre un minimum de 250 mm selon Barry <i>et al.</i> (1976) in Haichour (2009). Etagement altitudinal : En Afrique du Nord : Il n'apparaît pas au-dessous de 400 à 600 m (Boudy, 1955). En Algérie : il apparaît à partir de 400 m d'altitude et monte jusqu'à 1700 m (Maire, 1926 ; Quezel, 1976 in Dahmani Megrerouche, 2002) Etages de végétation : le montagnard (Maire, 1933 in Boudy,1955), le méso-méditerranéen, le supra méditerranéen (Ozenda, 1975 in Barbero et Loisel, 1980) et le thermoméditerranéen (NAFLO 2009-2013). Sol : Indifférent à la composition chimique du substrat (Berrichi, 2011).En Algérie, ses meilleures stations se trouvent toutefois sur les étages calcaires (sur grès, calcaires, marno-calcaire dolomies et schistes) (Boudy,1955) Tempérament : Essence robuste (considérée à la fois comme essence d'ombre et de lumière et le seul point faible : la lenteur de sa croissance).</p>

Régénération

Facile et assurée par semis naturels ou par rejets de souches et drageons.

Ennemies

- **Les incendies** : il résiste au feu et repousse de souche après incendie ou coupe.
- **Les insectes** : sensible à *Lymantria dispar* (Boudy, 1955), *Coroebus bifasciatus* et *Balaninus*
- **Champignons** : *Polypores*, *Oidium* (*Microsphaera quercina*) (Berrichi., 2011)

Aire de répartition

Le chêne vert est généralement scindé en deux sous espèces : *Q. ilex sensu stricto* répandu depuis les Alpes maritimes jusqu'en Turquie et *Q. ilex* sbsp. *rotundifolia* (Lam.) présent de la péninsule ibérique à l'Afrique du Nord (Michaud et al., 1995).
En Algérie, le chêne vert s'étend sur tout le Nord et couvre 700.000 ha, du littoral à l'Atlas saharien et de la frontière marocaine à la frontière tunisienne (Letreuch-Belarouci, 1995).

Qualités technologiques et usage du bois

-Bois : de couleur rougeâtre, très dense, extrêmement dur, lourd, compact, homogène et très dur, difficile à travailler
-Utilisation : c'est un excellent combustible, un charbon de première qualité, bois d'œuvre (rarement), manches d'outils, bois de charonnage, utilisé pour son écorce riche en tanin. En forêt méditerranéenne, il est très apprécié dans le cadre de la DFCI (Défense des Forêts Contre les Incendies), pour son ombre fraîche. Les glands servaient de nourriture aux porcs.



Arbre isolé



Feuilles








Gland



Tronc

2. Chêne liège

Classification		
Nom commun : -Français : Chêne liège -Anglais : Cork-Oak, Cork Tree -Aarabe : El Fernane	Nom vernaculaire en Algérie : Fernane, Fersi, Chouber, Iggui, Aferna, Azdel (Anonyme, 2008)	Nom scientifique : <i>Quercus suber</i>
Caractères botaniques		Caractères écologiques
<p>Hauteur de l'arbre : 10 à 15 m, parfois 20 m et plus.</p> <p>Tronc : court (4m) ;</p> <p>Circonférence : 5 à 10 m</p> <p>Cime : globuleuse et étalée (arbre isolé), élancée (peuplements serrés)</p> <p>Ecorce : naturelle (liège mâle) : crevassée</p> <p>Feuilles : Petites, persistantes, coriaces et de couleur verte foncée, de formes ovales légèrement dentées. luisantes sur la face supérieure, alors que la face inférieure est blanchâtre et tomenteuse.</p> <p>Fleurs : Arbre monoïque. -Les fleurs mâles, en grappes de 4 à 8 cm apparaissent sur les rameaux de l'année précédente. -Les fleurs femelles poussent isolées ou en groupes de trois maximum sur les rameaux de l'année en cours (Younsi, 2006).</p> <p>Fruits / Cônes : Le gland, est trapu et arrondi au sommet, sa longueur est comprise entre 2,5 et 3 cm, de couleur brune à maturité (automne). Les premiers glands apparaissent vers l'âge de 15 ans. A l'automne, les glands tombent sur le sol et au printemps suivant, les premières chaleurs activent le gland encore humide des dernières pluies d'hiver et la germination commence. La cupule est composée d'écaillés.</p> <p>La fructification : précoce et commence dès 15ans, elle n'est abondante et soutenue qu'à partir de 33 à 35 ans</p> <p>La pollinisation : anémogame et entomogame</p> <p>-La dissémination des semences (glands) : se fait par les animaux</p> <p>Enracinement : Pivotant mais peut devenir plus ou moins traçant sur les sols superficiels, il se développe fortement au détriment de la tige dans les premières années (Becker et al., 1982 in Merouani, 1996).</p> <p>Croissance: Il peut produire 5 à 7 cm d'épaisseur de liège en une dizaine d'années</p>		<p>Conditions climatiques :</p> <p>-Etage bioclimatique :</p> <ul style="list-style-type: none"> . humide à sub-humide à hivers doux . semi-aride chaud et tempéré <p>-Température :</p> <ul style="list-style-type: none"> . maximale: 43 / 49 °C . minimale: Il ne supporte pas du minimum de température inférieur à -9°C (Boudy, 1952) ; à partir de -5 °C les feuilles subissent des lésions irréversibles. . moyenne annuelle : 13 à 16 °C (Bekdouche, 2010) <p>- Pluviométrie : entre 400 et 1700 mm ; H% : 60% (Alatou, 1984)</p> <p>Etagement altitudinal :</p> <ul style="list-style-type: none"> - En Algérie : de 0 à 1500 m (Khelifi, 1987 in Bekdouche, 2010) -Au Maroc : il peut atteindre 2200m (le Haut Atlas) <p>Etages de végétation :</p> <ul style="list-style-type: none"> - mésoméditerranéen (0<m<3) - thermoméditerranéen(3<m<10) (Quezel,1979 in Bekdouche, 2010) <p>Exposition : à partir de 600 m, le chêne préfère les stations exposées au Sud. Sur les versants Nord, il est concurrencé par le chêne zeen, sur les versants Sud dès 1 000 à 1 200 m concurrencés par le chêne zeen, et le chêne afarès.</p> <p>Sol : Essence calcifuge et supporte mal les sols très argileux (Sauvage, 1961 in Gherbi, 2003).</p> <p>-Optimum : sols siliceux et acides (schistes, grès, gneiss, granite) (Alatou, 1984).</p> <p>Tempérament : Essence héliophile (de pleine lumière), robuste en étage</p>

(Boudy, 1952 in Dergaoui, 1994). Longévité : fixée à 150 ans en moyenne (Anonyme,1978 in Laifaoui, 1995)		humide (Boudy, 1955).		
Régénération				
Plus difficile en Algérie en raison du climat méditerranéen. Elle est assurée par semis naturels et par rejets de souches.				
Ennemies		Aire de répartition		
<p>Les incendies : résiste au feu, mais lorsqu'il est démasclé, il devient très sensible.</p> <p>Les insectes : <i>Lymantria dispar</i>,</p> <p>Les champignons : maladie de la plaque (altération physiologique du cambium et <i>l'Hypoxylon sertatum</i> (s'attaque au liber).</p>		<p>Espèce typiquement méditerranéenne dont l'aire est limitée au bassin occidental de la Méditerranée: Tunisie, Algérie, Maroc, Espagne, France, Italie et déborde aux côtes Atlantiques du Maroc et du Portugal (Quezel & Santa, (1962-1963) in Bekdouche, 2010).</p> <p>-Le patrimoine subéricole algérien est de 440 000 hectares dont 229 000 considérés productifs (Harfouche et al, 2003 in Rached-Kanouni et al., 2013). Il couvre de vastes espaces au Nord Est du pays depuis l'Oranie jusqu'en Kabylie.</p>		
Qualités technologiques et usage du bois				
<p>-Bois : lourd, compacte, difficile à travailler.</p> <p>-Utilisations : Le chêne liège doit sa noblesse à son écorce appelée communément liège qui offre un potentiel économique non négligeable dans diverses utilisations (agglomérés d'isolation, revêtement, décoration, bouchons et articles divers). Il est utilisé aussi pour son bois (excellent charbon de bois, bois de chauffage..), pour son écorce à tan (tannin utilisé pour la préparation des cuirs) et pour ses glands et feuilles qui servent au bétail</p>				
				
Arbre isolé	Feuilles	Liège	Tronc	Gland

3. Chêne zeen

Classification		
Nom commun : -Français : Chêne zeen -Arabe : Zen	Nom vernaculaire en Algérie : Zehn, Techt	Nom scientifique : espèce : <i>Quercus faginea</i> Lamk ; sous espèces : <i>Quercus faginea</i> subsp. <i>eu-faginea</i> (Maire) ; <i>Quercus faginea</i> subsp. <i>ilemciensis</i> (Maire et Weiller) ; <i>Quercus faginea</i> subsp. <i>canariensis</i> (Willd) (Anonyme, 2008).
Caractères botaniques		Caractères écologiques
<p>Hauteur : arbre de première grandeur (30 m) Circonférence : de 2 m à 1,30 m du sol, peut atteindre 6 m Cime : développée à couvert épais Ecorce : profondément fissurée de couleur brun foncé Feuilles : Caduques, obovales ou lancéolées et plus ou moins auriculées à la base. Le limbe forme 10 à 12 paires de lobes mucronées, régulières, arrondies ou obtues. A nervure principale saillante à la face inférieure, elles ont une longueur de 5 à 20cm et une largeur de 4 à 12cm, caduque début printemps (partiellement, certaines feuilles le sont en hiver). Fruits / Cônes : -Glands subsessiles à maturité annuelle inclus pour un tiers environ dans une cupule recouverte d'écailles lancéolées, planes, imbriquées et longues tout au plus de 5-6mm. Sa longueur varie de 20 à 40mm et son diamètre de 10 à 15mm (Rabhi, 2011). -Fructifie régulièrement chaque année dès l'âge de 15 ans. à partir de 30 ans sa fructification est abondante Flours : L'arbre est monoïque. Enracinement potentiel : Puissant Longévité : élevée et dépasse 200 ans Croissance : assez rapide Floraison : s'étend d'avril à mai. Pollinisation : anémogame et entomogame Dissémination des glands : par zoochorie</p>		<p>Conditions climatiques : -Etage bioclimatique : - variantes tempérée et fraîche du bioclimat humide (Stewart,1972 in Rabhi, 2011). - subhumide frais et l'humide chaud (Zine El Abidine, 1987) - Température : il supporte un froid allant jusqu'à -8°C ; la température moyenne lui convenant est de l'ordre de 15 °C. - Pluviométrie : 800-1000 mm (Boudy, 1955) Etagement altitudinal : -En Algérie : de 0 à 2000 m (les Babors). Les peuplements les plus importants dans la tranche 1000m à 1600m (Alatou,1984). Exposition : Nord Etages de végétation : le supra méditerranéen. (Quezel et Medail, 2003). Sol : Indifférent à la nature chimique du sol. Il préfère les grés numidiens (sols bruns lessivés, profonds, perméables et légèrement acide) (Rabhi, 2011). Tempérament : La seule essence sciaphile, moins robuste et plastique que le chêne vert (Boudy, 1955)</p>

Régénération

Plus facile est assurée par semis naturels et par rejets de souches.

Ennemies

Les incendies : peu vulnérable

Les insectes : coléoptères (bostryches et longicornes), le *Cerambyx heros*, *Lymantria dispar* et le *Tortrix viridana*

Maladies cryptogamiques : les polypores (*Fomes fomentarius*) (Hamouche, 1998).

Les champignons : Maladie de la plaque (altération physiologique du cambium) et *Hypoxylon sertatum* (s'attaque au liber).

Aire de répartition

L'aire mondiale du chêne zéen se limite à la rive sud-occidentale du bassin méditerranéen (territoire ibéro – maghrébin). Il est originaire du sud de l'Espagne et d'Afrique du nord dans les zones les moins arides de ces régions (bord de mer, altitude).

-En Algérie, il est commun dans les montagnes depuis l'Est jusqu'à la frontière tunisienne (Rabhi, 2011).



Extrêmement polymorphe, cette espèce possède une taxinomie très complexe, et apparait en Algérie avec deux sous- espèces distinctes:

- **Subsp. baetica (Webb) DC. = Q. mirbeckii Dur. = Q. canariensis Willd.:** Aire ibéro-maghrébine. Le “chêne de Murbeck” est présent sur tout le territoire de l'Algérie tellienne, mais il est surtout répandu dans les montagnes humides du nord-est algérien, en particulier dans l'Akfadou, aux Babors, à Guerrouch, au djebel Goufi, sur l'Edough et le djebel Ghorra près de la frontière tunisienne, où il forme des peuplements de grande étendue (zénaies), atteignant parfois plusieurs milliers d'hectares d'un seul tenant. De petits boisements existent aussi en îlots résiduels sur les pentes exposées au nord, de certains massifs montagneux relativement arrosés, à terrains siliceux, de l'Atlas tellien algéro-oranais (Mouzaïa, Benchicao, Ténès, Ouarsenis, Saida, etc.) (Anonyme, 2008).

- **Subsp. faginea Lam. Var. tlemcenensis Warion = subsp. tlemcenensis (D.C.) Greuter & Burdet:** subendémique algéro-marocaine. Le “chêne faginé de Tlemcen” se trouve dans la forêt de Hafir sur les monts de Tlemcen.

Nota:

Il existe aux Aurès une remarquable race écologique (écotype), var. *microphylla*. Cette race, xérophile, qui se contente de 400-500 mm/an de pluie, reste encore méconnue. Tout comme la subsp. *tlemcenensis*, cette variété aurésienne, à haute valeur biogénétique doit bénéficier d'un statut de protection.

Qualités technologiques et usage du bois

Le bois : très dur et très dense, de couleur claire, de droit fil, à grain assez fin et de durabilité naturelle moyenne. La résistance aux chocs est excellente (Messaoudene *et al.*, 2009).

Utilisation : la confection des poutres de ponts, bois de service (piquets de mines, perches...), parquet, manche d'outils, un bon bois de chauffage et un charbon de qualité (Rabhi, 2011).

-L'écorce renferme des quantités considérables de tanin qui sert à la fabrication de produits cosmétiques et surtout dans le tannage du cuir.



Arbre isolé



Feuilles







Gland



Tronc





4. Chêne kermès

Classification		
<p>Nom commun : Chêne kermès, Chêne des garrigues. Nom anglais : Kermes oak Nom arabe : Qirmiz</p>	<p>Nom vernaculaire en Algérie : Kerrouch el Kermès, Kechrit, Kharkhach, Bellout el halouf, Tabellout Guilef, Akenouch, Akechrit (Dobignard A. et Chatelain C., 2010)</p>	<p>Nom scientifique : <i>Quercus coccifera</i> L.</p>
Caractères botaniques		Caractères écologiques
<p>Hauteur : affecte le plus souvent la forme buissonnante. Il peut cependant, en bon sol, donner un petit arbre de 6 à 7 mètres de hauteur. (Boudy, 1955). Ecorce : grise, lisse, peu crevassée. Feuilles : Feuilles alternes, assez petites (de 1-4 cm de long), très coriaces, persistant 2 ou 3 ans, courtement pétiolées, ovales ou oblongues, dentées, épineuses, d'un vert clair, glabres et luisantes sur les 2 faces. Fleurs : Espèce monoïque -Les fleurs sont unisexuées : les fleurs mâles réunies en chatons courts, souples et pendants, les femelles isolées ou réunies par deux à l'aisselle des feuilles Pollinisation : anémogame, entomogame Dissémination des graines : dyszoochorie (BDNFF, 2012) Floraison : avril- mai. Fruits / Cônes : Fruits subsessiles sur les rameaux de la 2^{ème} année, gland oblong ou ovoïde, strié à maturation bisannuelle. Cupule hémisphérique, hérissée d'écaillés aiguës, raides, presque vulnérantes, pubescentes, étalées ou réfléchies (Camus A, 1932 in M'hirit <i>et al.</i>, 1994) Enracinement: Puissant, très riche en tannin, et joue un rôle très important dans la fixation des sables.</p>		<p>Conditions climatiques : -Etage bioclimatique : - humide et sub-humide, dans les variantes tempérées, mais pénètre cependant aussi dans les variantes douces et fraîches. (Quezel, 1975). - Température : minimale :- 4°C - Pluviométrie : 400 à 450-1000 mm (Boudy, 1955)</p> <p>Etagement altitudinal : Essence de plaine et de plateaux ne dépassant jamais 1000 mètres d'altitude. Etage de végétation : -méditerranéen supérieur -mésoméditerranéen (Quezel et Barbero, 1982; Rivas Martinez, 1982 in M'hirit <i>et al.</i>, 1994) Sol : Indifférent à la nature chimique du sol, il pousse de préférence sur les talus. Il est bien adapté aux sables ; dans les dunes maritimes. Il végète aussi bien sur des terrains siliceux que sur des terrains calcaires (Nibouche, 1998). Tempérament : Très robuste : s'il s'accroche au sol, il est très difficile de l'extirper à cause de sa remarquable faculté de drageonner</p>
Régénération		
<p>Rejette vigoureusement de souche et drageonne abondamment.</p>		

Ennemies	Aire de répartition		
<p>Insectes : <i>Kermococcus vermilio</i>, cochenille qui provoque des galles (excroissances) rouges.</p>	<p>Espèce originaire du bassin méditerranéen, peu étendue, limitée à la zone côtière (Gausсен, 1958 in Dergaoui, 1994). Indigène dans le Sud de l'Europe, en Afrique du Nord et l'Asie mineure (Somon, 1987 in Laifaoui, 1995). On le trouve au Portugal et en France.</p> <p>-En Algérie, il couvre 51.000 ha (Boudy, 1955), entre Annaba et la Calle, sur les dunes côtières dans l'Algérois, en Kabylie, à Blida, dans l'Oranie, aux environs de Mostaganem et de Mascara. (Nibouche, 1998).</p>		
Qualités technologiques et usage du bois			
<p>Bois : très compact, très lourd et très dur. , a les mêmes qualités et défauts que celui du chêne vert (placages, charonnage), il est excellent.</p> <p>Utilisation : écorce fort estimé pour le tannage (surtout l'écorce des racines). On utilisait autrefois une cochenille, qui s'établit sur les rameaux de ce Chêne, nommée Kermès (<i>Kermococcus vermilio</i>), pour la fabrication d'une teinture rouge écarlate, le carmin; on en voit peu en Algérie.</p>			
			
<p align="center">Arbre</p>	<p align="center">Feuilles</p>	<p align="center">Gland mature</p>	<p align="center">Gland jeune</p>

5. Chêne afarès











Classification		
Nom commun : -Français : <i>Chêne afarès</i> -Arabe : Ballout el afrass	Nom vernaculaire en Algérie : Afares, Afarez, Afaris	Nom scientifique : <i>Quercus afares</i> Pomel.
Caractères botaniques		Caractères écologiques
<p>Hauteur : arbre de première grandeur, atteignant 30 mètres de hauteur.</p> <p>Circonférence : 3 mètres</p> <p>Cime : parfois pyramidale</p> <p>Fût : élancé</p> <p>Ecorce : épaisse, très rugueuse, de couleur gris-brun.</p> <p>Port général : fastigié étant jeune puis devenant pyramidal en se terminant en dôme arrondi</p> <p>Feuilles : Feuilles caduques, alternes, simples oblongues plus ou moins lancéolées, vertes et luisantes en dessus, blanches verdâtres en dessous et sont bordées de dents triangulaires (Boudy, 1948 in Laifaoui, 1995) à la base arrondie et au sommet en pointe ; veloutées sur les deux faces lorsqu'elles sont jeunes, puis parsemées de poils au-dessus et veloutées en dessous ; nervures secondaires assez nombreuses et parallèles</p> <p>Fleurs : Espèce monoïque. Les fleurs des deux sexes sont séparées sur le même arbre. Les fleurs mâles en chatons pendants, les femelles en petits chatons comptant 2 fleurs, parfois plus</p> <p>Floraison : avril- mai Pollinisation : anémogame, entomogame</p> <p>Dissémination des graines : zoochorie</p> <p>Fruits / Cônes : Cupules couvertes d'écailles étalées ou retroussées. (Boudy, 1955). Le gland à maturation bisannuelle est oblong ou ovoïde, plus ou moins strié, long de 3,5 à 4,5 cm, légèrement renflé à la base et atténué au sommet, brun roux, glabre sauf au niveau du mucron. Les fruits sont groupés par 2 (parfois plus) et portés par un court pédoncule (1 cm). La cupule est haute de 1,5 à 2 cm et englobe le tiers du gland. Elle est composée d'écailles allongées, hirsutes, longues de 6 à 9 mm</p> <p>Enracinement : pivotant et puissant (Boudy, 1952).</p> <p>Longévité : 200 ans</p>		<p>Conditions climatiques :</p> <p>-Etages bioclimatique: humide (Stewart,1972 in Laifaoui, 1995).</p> <p>- Température : il résiste bien à la chaleur et au froid</p> <p>- Pluviométrie : entre 800 et 1500 mm. Il tolère des saisons sèches courtes.</p> <p>Etagement altitudinal : Arbre montagnard entre 900 et 1.900 mètres, bien qu'on le retrouve à El milia à 200 m d'altitude (Boudy, 1948 in Laifaoui, 1995).</p> <p>Etage de végétation :</p> <p>- le supraméditerranéen et le montagnard méditerranéen</p> <p>Sol : Il domine sur les sols peu profonds, légers, frais, gréseux ou sableux. Il est préférentiellement calcifuge et supporte les sols érodés. (Quezel, 1956 ; Boudy, 1952 in Dergaoui, 1994).</p> <p>Tempérament : Il manifeste un tempérament d'essence héliophile beaucoup plus marqué que le chêne zeen</p>

Régénération			
Il rejette bien de souches. Sa régénération par semis est facile et abondante			
Ennemies		Aire de répartition	
Les cochenilles sont les parasites les plus courants. La fumagine peut apparaître suite à l'attaque de cochenilles ou de pucerons		Espèce endémique du Nord-est de l'Algérie (Tell à l'Est d'Alger) et du Nord-Ouest de la Tunisie (forêt au Sud de Tabarka de Tunisie). La surface qu'il recouvre en Algérie est peut être estimée à 10.000 ha environ (Laifaoui, 1995).	
Qualités technologiques et usage du bois			
<p>Bois : rouge-brun avec aubier très abondant.</p> <p>Utilisation : bois d'œuvre médiocre, excellent bois de chauffage.</p>			
			
Arbre isolé	Feuilles	Gland	Tronc

Annexe 2

Tableau 7 : Stades de développement de la deuxième vague de croissance chez le chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) (Lehir, 2005).

Le tableau présente successivement, les stades morphologiques : 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 14 et repos apparent au travers d'une représentation photographique figurant l'aspect général du plant à chaque stade morphologique, la longueur de l'axe caulinare de la deuxième vague et celle de la première feuille assimilatrice dégagée de l'apex, désignée par une flèche noire. Barre d'échelle = 4 mm (stade 2 jours), 10 mm (3 jours), 7 mm (stades 5, 6, 7 et 8 jours), 25 mm (stades 9 et 10 jours), et 52 mm (stades 14 jours et repos apparent). Moyenne \pm erreur standard, $n = 20$.

Stade morphologique	2 jours	3 jours	5 jours	6 jours	7 jours	8 jours	9 jours	10 jours	14 jours	Repos apparent
										
Hauteur de la 2 ^{ème} vague (mm)	4,5 \pm 1,2	10 \pm 1,2	26,8 \pm 6,1	36,5 \pm 5	45,7 \pm 5	70,9 \pm 5,3	83,3 \pm 7,8	110 \pm 4,2	148,3 \pm 3,6	148,3 \pm 3,6
Longueur de la 1 ^{ère} feuille assimilatrice (mm)	non visible	non visible	6 \pm 1,7	8 \pm 1,4	10 \pm 1,5	12 \pm 1,7	15 \pm 1,3	21 \pm 1,2	72 \pm 1,3	94 \pm 1,4

Annexe 3

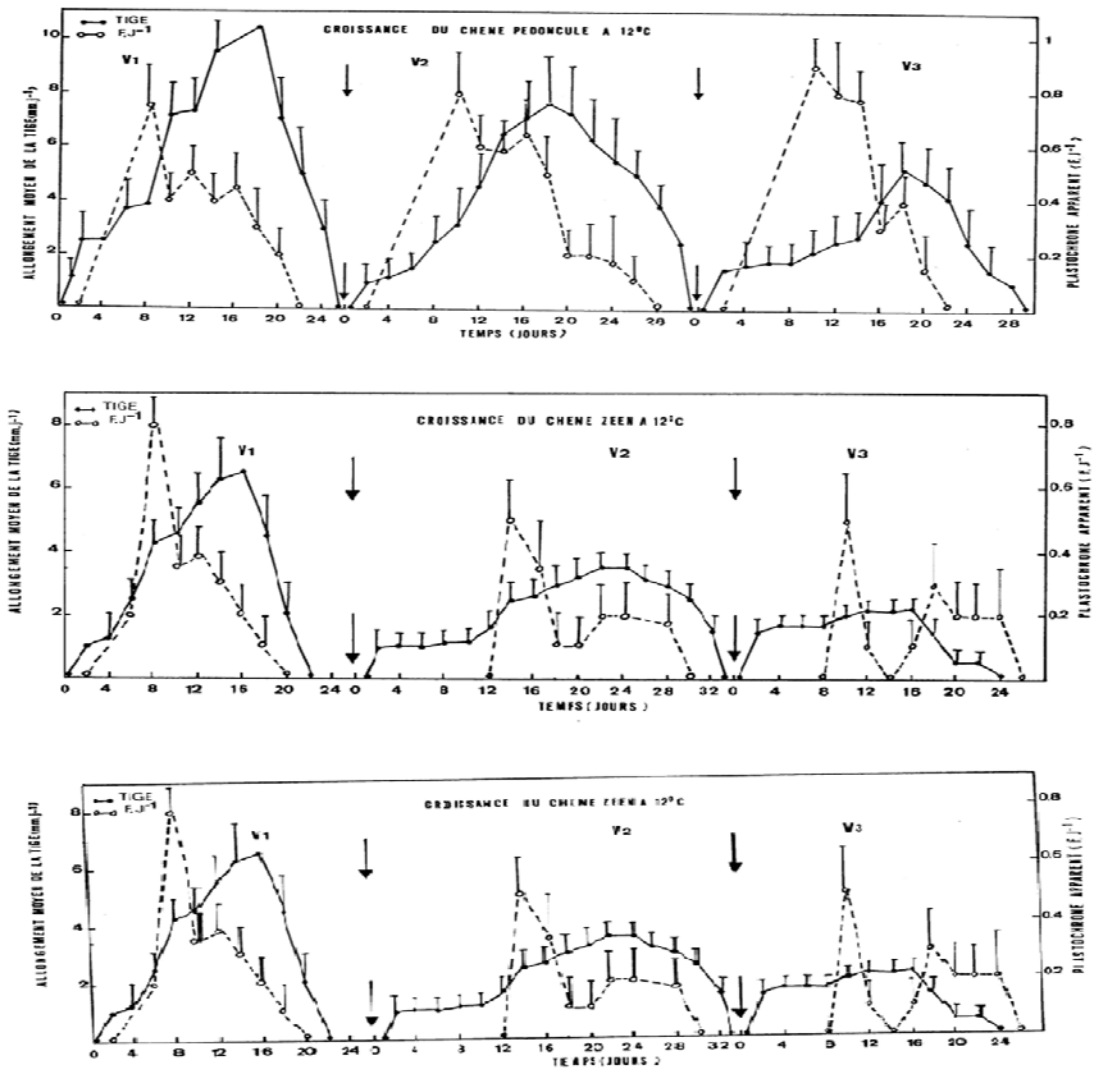


Figure 15 : Allongement rythmique de la tige et évolution du plastochrone apparent chez des plants de chêne cultivés en conditions contrôlées à 12°C en J.L de 16 h durant 3 vagues de croissance (Alatou, 1990).

Annexe 4

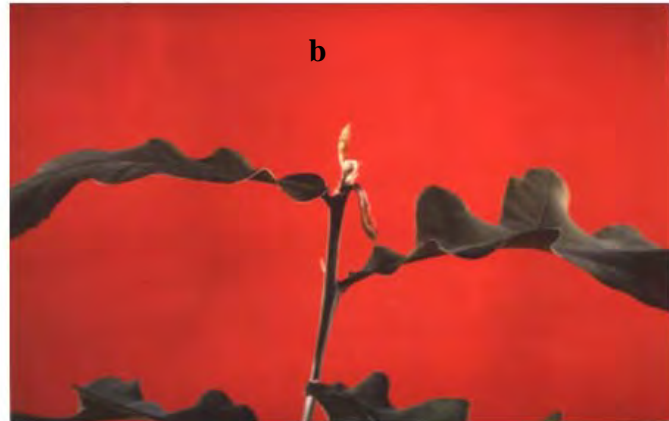


Photo 6 : Effets d'une température fraîche sur l'hétéroblastie chez de jeunes chênes pédonculés (Alatou, 1990).

a- Les plants cultivés à 25°C J.L sont transférés au 6^{ème} -8^{ème} jours de leur deuxième vague de croissance à 5°C.J.L.puis retour aux conditions initiales de culture.

b- Les plants cultivés à 25°C J.L sont transférés au stade arrêt de l'allongement caulinaire de leur deuxième vague de croissance à 5°C J.L pendant une semaine puis retour à 25°C J.L. la troisième vague qui se développe présente trois paires d'écailles, 8 feuilles assimilatrice et trois petits limbes de 2 à 5 mm, qui au lieu d'avorter se développent en limbes assimilateurs avec allongement respectif de leurs entre-nœuds il n'ya pas de phase de repos apparent.

Annexe 5

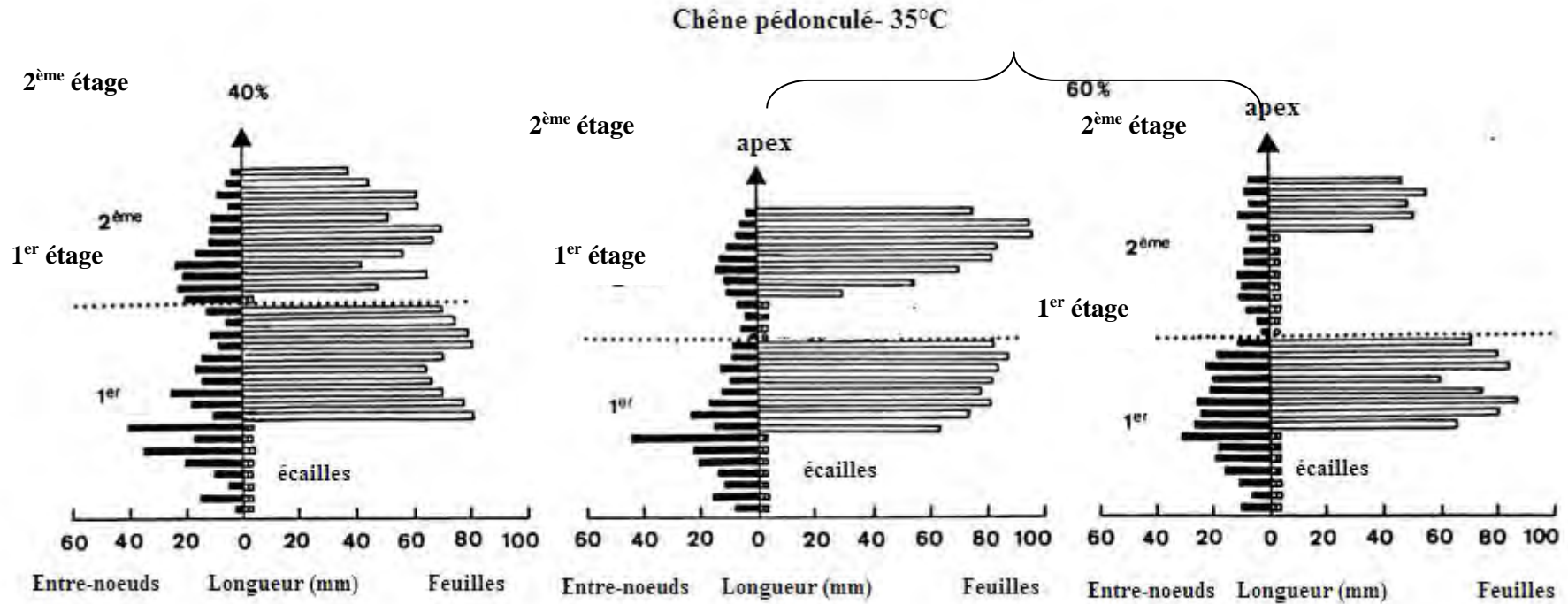


Figure 20 : Morphogenèse du chêne pédonculé cultivé à 35°C en J.L de 16 h. 40% de la population présente une croissance continue sans phase de repos apparent avec une hétéroblastie atténuée, 60% des plants présentent une phase de repos courte, de 2 à 3 jours avec une hétéroblastie plus accentuée (Alatou, 1990).

Annexe 6

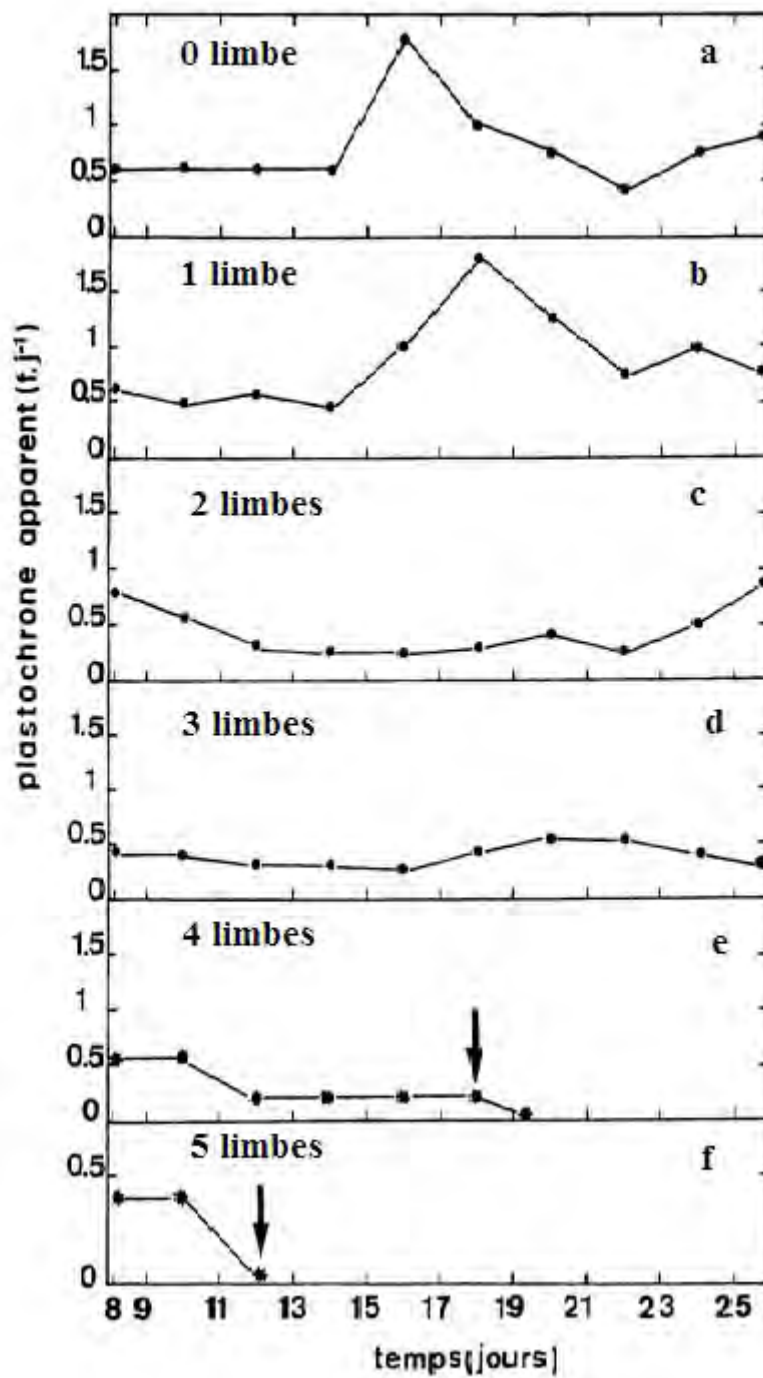


Figure 34 : Etude cinétique du plastochrone apparent (en feuilles par jour) après ablation totale du feuillage du 3^{ème} étage (1, 2, 3, 4 ou 5 sont conservés) chez le chêne pédonculé cultivé à 25°C en J.L de 16 h. lorsque 4 et 5 sont conservés, le plastochrone apparent s'annule respectivement aux 18^{ème} et 12^{ème} jours, l'hétéroblastie est rétablie (Alatou, 1990).

Annexe 7

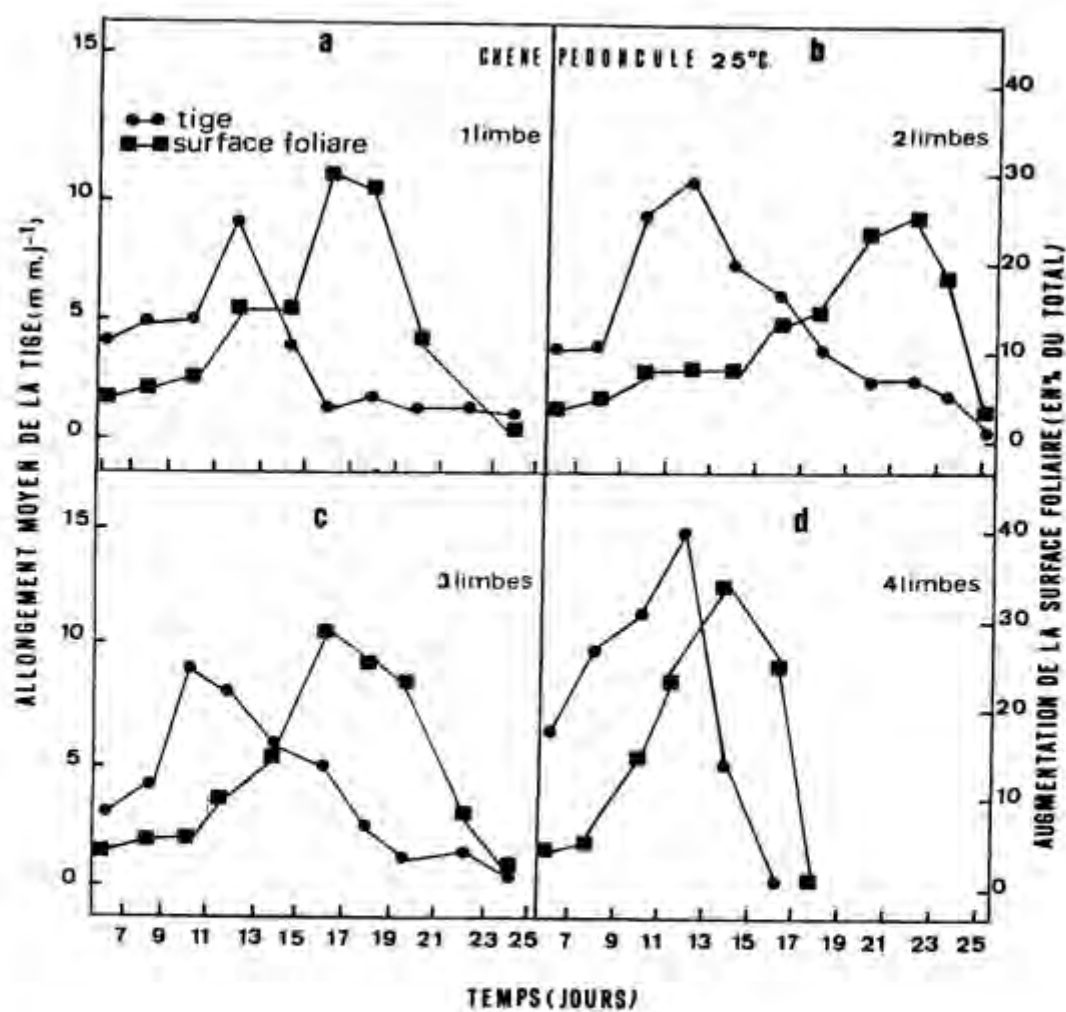


Figure 35 : Etude cinétique de l'allongement caulinaire et de la surface foliaire après ablation partielle du feuillage (1, 2, 3 ou 4 limbes sont conservés) du 3ème étage chez le chêne pédonculé cultivé à 25°C en J.L. de 16 h.

Résumés

Résumé

Divers représentants du genre *Quercus* jouent un rôle plus ou moins important dans la constitution des forêts Algériennes. L'état actuel de ces peuplements en Algérie, la régression de son aire, son importance écologique et la nécessité, dans le contexte mondial actuel, de promouvoir la conservation de la biodiversité et le développement durable des écosystèmes sont autant d'éléments qui nous ont amenés à étudier la biologie des chênes en Algérie.

La croissance et le développement des chênes obéissent à une rythmicité caractérisée par une répétition de vagues de croissance « flush » dont la durée varie de 1 à 5 semaines et qui se manifeste également par une hétéroblastie. La modification de l'expression de la croissance rythmique (composantes spatio-temporelles) est provoquée par plusieurs facteurs tels que les températures extrêmes (basses et hautes), l'implication des régulateurs de croissance (les gibbérellines, les cytokinines), la suppression des jeunes feuilles, la lumière continue et l'obscurité. L'étude histologique des bourgeons apicaux de chênes montre que toutes les unités foliaires de l'étage suivant sont préformées dans le bourgeon, une organogenèse continue (une partie des ensembles foliaires de la vague de croissance n est formée durant la phase de repos de la vague n-1 et l'autre durant la phase d'allongement de la vague n) et que les assimilats synthétisés par les feuilles de la vague de croissance n, sont utilisés à l'édification de la vague n+1.

Mots clés : Biologie, Chênes, Croissance rythmique

Summary

Various representatives of the genus *Quercus* play a more or less important role in the formation of Algerian forests. The current status of these populations in Algeria, the regression of its range, its ecological importance and necessity in the current global context, to promote biodiversity conservation and sustainable development of ecosystems are all elements that encouraged us to study the biology of oaks in Algeria.

Growth and development of oak obey to rhythmicity characterized by repeated waves of "flush" growth which vary in length from 1 to 5 weeks, which is also reflected in a heteroblastia. Modifying the expression of rhythmic growth (spatio-temporal components) is caused by several factors such as extremes temperature (low and high), the involvement of growth regulators (gibberellin, cytokinin), removing young leaves, continuous light and darkness.

Histological study of the oak buds shows that all units of the next leaf stage are preformed in the bud, continuous organogenesis (part of the leaf sets of the wave of growth n is formed during the resting phase of the wave n-1 and the other during the elongation phase of the wave n) and assimilates synthesized by the leaves of the wave of growth n, are used in the construction of the wave n + 1.

Keywords: Biology, Oaks, rhythmic growth

ملخص

تلعب مختلف أنواع جنس البلوط دورا أكثر أو أقل أهمية في تكوين الغابات الجزائرية. الوضع الحالي لهاته الأنواع في الجزائر، الانحدار من مجموعتها، أهميتها الإيكولوجية وضرورتها في السياق العالمي الحالي، لتعزيز حفظ التنوع البيولوجي والتنمية المستدامة للنظم الإيكولوجية كلها عناصر مشجعة لدراسة بيولوجيا البلوط في الجزائر.

يخضع نمو وتطور البلوط لوتيرة نمو تتميز بتوضع وحدات متكررة من النمو والتي تختلف مدتها من 1 إلى 5 أسابيع، وهو ما ينعكس أيضا على عدد و شكل الاوراق. يتسبب في تغيير النمو الوتيري (المكونات المكانية والزمانية) العديد من العوامل مثل درجات الحرارة القصوى (المنخفضة والعالية)، منظمات النمو (الجيبيريلين ، والسيتوكينين)، إزالة الاوراق الفتية ، و الاضاءة المستمرة والظلام.

يظهر من الدراسة النسيجية للبراعم القمية للبلوط أن جميع الوحدات الورقية للمرحلة المقبلة (ن + 1) تتكون في مهدها في البرعم، وتشكل توالد مستمر (يتشكل جزء من المجموعات الورقية من موجة النمو ن خلال مرحلة الراحة للموجة ن -1 والآخر خلال مرحلة الاستطالة للموجة ن) وتستخدم المواد المركبة من قبل أوراق مرحلة النمو ن في بناء الموجة ن + 1.

الكلمات المفتاحية : علم الأحياء، البلوط ، النمو الوتيري.

Département : *Biologie et Ecologie végétale*
Filière : *Ecologie et Environnement*
Option : *Pathologie des Ecosystèmes Forestiers*

Nom : *MEDJMADJ*
Prénom : *Abla*
Soutenu le : *.../.../2014*

*Mémoire de fin d'étude en vue de l'obtention
du diplôme de Magister*

THEME

Biologie des chênes Algériens

Résumé :

Divers représentants du genre *Quercus* jouent un rôle plus ou moins important dans la constitution des forêts Algériennes. L'état actuel de ces peuplements en Algérie, la régression de son aire, son importance écologique et la nécessité, dans le contexte mondial actuel, de promouvoir la conservation de la biodiversité et le développement durable des écosystèmes sont autant d'éléments qui nous ont amenés à étudier la biologie des chênes en Algérie.

La croissance et le développement des chênes obéissent à une rythmicité caractérisée par une répétition de vagues de croissance « flush » dont la durée varie de 1 à 5 semaines et qui se manifeste également par une hétéroblastie. La modification de l'expression de la croissance rythmique (composantes spatio-temporelles) est provoquée par plusieurs facteurs tels que les températures extrêmes (basses et hautes), l'implication des régulateurs de croissance (les gibbérellines, les cytokinines), la suppression des jeunes feuilles, la lumière continue et l'obscurité. L'étude histologique des bourgeons apicaux de chênes montre que toutes les unités foliaires de l'étage suivant sont préformées dans le bourgeon, une organogenèse continue (une partie des ensembles foliaires de la vague de croissance n est formée durant la phase de repos de la vague n-1 et l'autre durant la phase d'allongement de la vague n) et que les assimilats synthétisés par les feuilles de la vague de croissance n, sont utilisés à l'édification de la vague n+ 1.

Mots-clés : *Biologie, Chênes, Croissance rythmique*

Laboratoire : *Développement et valorisation des ressources phytogénétiques.*

Membres du jury :

Président	: Pr. RAHMOUNE Chaâbane	Université CONSTANTINE 1
Rapporteur	: Pr. ALATOU Djamel	Université CONSTANTINE 1
Examineurs	: Pr. BENDERRADJI M.E.H	Université CONSTANTINE 1
	Pr. BENLARIBI Mostefa	Université CONSTANTINE 1

Année universitaire : 2014/2015