

MORPHOLOGIE DES TRES VIEUX GENEVRIERS DE PHENICIE (*JUNIPERUS PHOENICEA* L.) EN PAROIS ROCHEUSES (GORGES DE L'ARDECHE, FRANCE).

Mandin, J.P.

Société Botanique de l'Ardèche. Lycée Agricole O. de Serres, BP 150, F- 07205 AUBENAS Cedex. Jean-paul.mandin@educagri.fr

Résumé Les genévriers de Phénicie (*Juniperus phoenicea* L.) qui poussent dans les parois calcaires verticales présentent des caractéristiques très particulières. Dans la Réserve naturelle des Gorges de l'Ardèche (France) on trouve des arbres de petite taille, torsadés, souvent avec une grande quantité de branches mortes et parfois avec une morphologie inversée. Ils ont une croissance extrêmement lente et peuvent atteindre des âges très élevés. Plusieurs individus âgés de 1000 à 1500 ans ont été trouvés. La circulation de leur sève est hélicoïdale et strictement sectorisée ce qui détermine un fonctionnement de l'arbre en unités indépendantes. Le sens de spiralisation est soit à droite, soit à gauche. La combinaison de la sectorisation de l'arbre et des agressions extérieures explique la morphologie des troncs. De nombreux arbres sont multicaules. Sectorisation et multicaulie sont des avantages adaptatifs pour les arbres vivant en conditions difficiles. Les parois rocheuses sont des écosystèmes totalement vierges cependant les nouvelles techniques de déplacement en milieu vertical mettent ces arbres en péril ce qui nécessite des mesures de protection.

Mots clés: Circulation de la sève. Architecture sectorisée

MORPHOLOGY OF ANCIENT PHOENICIAN JUNIPERS (*JUNIPERUS PHOENICEA* L.) ON CLIFFS (GORGES DE L'ARDECHE, FRANCE).

Abstract Phoenician junipers (*Juniperus phoenicea* L.) growing on cliffs show special characteristics. In the Réserve naturelle des Gorges de l'Ardèche (France) they are dwarf, stunted, twisted, with a lot of dead branches; sometimes they are inverted. They grow extremely slowly: several 1000 to 1500 years old individuals were found. The sap circulation is screwed and strictly sectorized, so the trees are constituted of independent units. The screwing is clockwise or anti-clockwise. A lot of trees are multistemmed. Sectorized structure and external injuries explain the trunk morphology. It is an adaptation to severe cliff environment. The cliffs are virgin ecosystems, however new technologies in climbing and potholing endanger these trees, therefore it is now necessary to protect them.

Keywords: Sap pathways. Sectorized architecture

MORFOLOGIA DE LAS VIEJAS SABINAS MORAS (*JUNIPERUS PHOENICEA* L.) EN LOS DESPEÑADEROS (GORGES DE L'ARDECHE, FRANCE).

Resumen Las sabinas moras (*Juniperus phoenicea* L.) que crecen sobre los despeñaderos tienen características muy particulares. En la Réserve naturelle des Gorges de l'Ardèche (France) se encuentran árboles pequeños, torcidos en forma de hélice, a menudo con muchas ramas muertas y a veces una morfología invertida. Crecen muy lentamente y pueden ser viejísimos. Han sido encontrado individuos que tienen entre 1000 y 1500 años. La circulación de la savia es estrictamente sectorizada lo que determina un funcionamiento del árbol en unidades independientes. La dirección de la hélice es hacia la derecha o la izquierda. La combinación de la sectorización y las agresiones exteriores explican la morfología de los troncos. Muchos árboles tienen varios troncos. Sectorización y troncos múltiples son una ventaja de adaptación en condiciones difíciles. Los despeñaderos son ecosistemas completamente vírgenes. Pero las formas modernas de desplazamiento verticales del hombre en el medio ambiente amenazan ahora estos árboles, lo que necesita medidas de protección.

Palabras clave: Circulación de la savia. Arquitectura sectorizada.

INTRODUCTION

Les genévriers de Phénicie (*Juniperus phoenicea* L.), arbres du pourtour méditerranéen, se comportent souvent en espèces pionnières dans les stades dégradés des forêts de *Quercus ilex* L (ROL & JACAMON, 1968). On rencontre aussi cette espèce dans des milieux où elle ne subit aucune compétition : les dunes maritimes et les parois rocheuses calcaires (ROL & JACAMON, 1968). Les individus qui poussent dans les milieux verticaux présentent des caractéristiques très particulières. Ils sont l'objet d'études dans la Réserve naturelle des Gorges de l'Ardèche (France) où c'est la sous-espèce *phoenicea* qui est présente (LEBRETON & RIVERA, 1988 ; LEBRETON & PEREZ, 2001).

En 1999, D. LARSON & al., de l'Université de Guelph (Ontario, Canada) signalent avoir trouvé un *Juniperus phoenicea* de 1140 ans dans les falaises des gorges du Verdon (France). Cet arbre ne mesurait que 1,5 m de haut et avait un diamètre de seulement 8 centimètres.

Cette annonce nous a incité à observer de près les *Juniperus phoenicea* des parois des gorges de l'Ardèche. Les principales caractéristiques de ces arbres sont les suivantes (MANDIN, 2005) :

Morphologie : arbres de petite taille, torsadés, souvent avec une grande quantité de branches mortes et parfois avec une morphologie inversée, tronc vers le bas, racines vers le haut.

Vitesse de croissance : extrêmement lente. Les cernes les plus larges que nous avons mesurés font 0,5 mm et les plus fins 0,02 mm pour seulement 2 couches de cellules.

Âge : parfois très élevé. Nous avons trouvé plusieurs individus âgés de 1000 à 1500 ans.

Le comportement de cette espèce en falaise pose de nombreuses questions, notamment celle de la cause de leur morphologie particulière.

L'observation des coupes transversales de nombreux troncs morts a montré qu'ils sont toujours passés par des phases de crise pendant lesquelles ils n'ont survécu que grâce au fonctionnement d'une toute petite partie du cambium (MANDIN, 2005). Nous avons rapidement soupçonné que ces mortalités cambiales étaient dues à une mortalité racinaire liée à une circulation sectorisée de la sève comme pour les *Thuja occidentalis* L. des falaises du Niagara (LARSON & al., 1993). Pour le vérifier, nous avons mis en place une expérimentation de coloration des circuits de la sève brute (LARSON & al., 1994).

MATERIEL ET METHODE

Le site d'étude est une ancienne carrière de granulats, proche de la réserve naturelle des gorges de l'Ardèche. Les individus échantillonnés sont de jeunes Genévriers de Phénicie, âgés de 10 à 15 ans et d'une taille variant de 20 à 40 cm. Un trou a été creusé à leur pied et une partie de leur système racinaire a été mis à nu. Selon les modalités expérimentales, une ou deux racines ont été plongées dans des flacons de plastique contenant du colorant. Le trou a été rebouché avec de la terre de façon à ne laisser dépasser que le col des flacons.

Les colorants utilisés sont la safranine (rouge) et le violet cristal (bleu) (LARSON & al., 1994). Le colorant a été complété dans les flacons, tous les deux à trois jours selon les cas.

Des expériences témoins ont été effectuées sur des *Juniperus oxycedrus* L. voisins.

Quatre types d'expériences ont été mises en place entre le 19 mai et le 5 juin 2004. La difficulté de trouver suffisamment de jeunes arbres sur le terrain a conduit à un nombre de répétitions restreint. Au total, 31 individus ont été échantillonnés selon les modalités suivantes :

1- Colorations simples : une seule racine de la plante est mise dans un colorant

(safranine ou violet cristal) pendant une semaine :

Juniperus phoenicea dans de la safranine : 2 répétitions

Juniperus phoenicea dans le violet cristal : 2 répétitions

Juniperus oxycedrus dans de la safranine : 2 répétitions

Juniperus oxycedrus dans le violet cristal : 2 répétitions

2- Colorations doubles : une racine est mise dans la safranine et une autre dans le violet cristal, pendant une semaine :

Juniperus phoenicea : 6 répétitions

Juniperus oxycedrus : 3 répétitions

3- Colorations simples avec blessure : une racine est mise dans un colorant (safranine ou violet cristal) pendant une semaine. On pratique ensuite une incision dans le tronc afin d'interrompre le flux de sève qui vient de la racine trempée dans le colorant. On laisse le colorant une semaine supplémentaire :

Juniperus phoenicea dans de la safranine, blessure puis safranine : 2 répétitions

Juniperus phoenicea dans le violet cristal, blessure puis violet cristal : 2 répétitions

4- Colorations double avec blessure : cette expérience est identique à la précédente mais après la blessure on change le colorant et on le laisse également une semaine :

Juniperus phoenicea dans de la safranine, blessure puis violet cristal : 3 répétitions

Juniperus phoenicea dans le violet cristal, blessure puis safranine : 3 répétitions

Juniperus oxycedrus dans de la safranine, blessure puis violet cristal : 2 répétitions

Juniperus oxycedrus dans le violet cristal, blessure puis safranine : 2 répétitions

A la fin des expérimentations, les genévriers sont sacrifiés et leur écorce enlevée. Les plantes sont alors photographiées. On trace ensuite un trait longitudinal sur le tronc pour repérer l'orientation des sections transversales que l'on effectue tous les 5 à 10 cm selon la taille de l'échantillon. Chaque section transversale, marquée au colorant, est ensuite photographiée et dessinée.

Sur les 31 expériences mises en place, seules 20 ont correctement fonctionné avec des flux de colorants bien visibles. Ce phénomène a déjà été noté par LARSON & al. (1994), mais il est encore plus marqué dans nos expériences à cause de la difficulté de dégager correctement les racines *in situ* sans les blesser.

RESULTATS

1- Colorations simples.

Chez *Juniperus phoenicea*, la circulation de la sève suit un parcours hélicoïdal dextrogyre dans le tronc et reste strictement sectorisée, il n'y a pas de circulation latérale (Figure 1-1). Par contre, chez *J. oxycedrus*, le colorant envahit l'ensemble de l'anneau de bois dès une trentaine de centimètres au dessus du collet (Figure 1-2).

2- Colorations doubles.

Les résultats des colorations doubles confirment les premiers résultats : circulation hélicoïdale et sectorisée (Figures 1-3, 1-4, 1-5). Par suite de blessures aux racines les *J. oxycedrus* témoins n'ont pas fonctionné.

3- Colorations simples avec blessure.

La blessure interrompt la circulation de la sève qui ne la contourne pas. Les témoins n'ont pas fonctionné.

4- Colorations doubles avec blessure.

Chez *J. phoenicea*, la circulation de la sève ne dévie pas de son parcours après la blessure. Il n'y a pas de circulation latérale qui permettrait à la sève de la contourner (Figure 1-6).

Cette sectorisation de *J. phoenicea* est étonnante. En effet, une vérification de la structure des trachéides en faisant une dilacération du bois avec coloration montre de nombreuses ponctuations. Il n'y a donc pas d'impossibilité anatomique à une circulation latérale de la sève.

Chez *J. oxycedrus*, la situation est totalement différente. Après que l'on ait effectué la blessure, la circulation de la sève commence à changer de circuit dès la base de la tige, elle contourne la partie blessée et prend ensuite des voies totalement différentes de celles empruntées auparavant (Figure 1-7).

REMARQUES

1- Sens de la spiralisation

Le parcours hélicoïdal de la sève ne se voit, chez les jeunes arbres, que grâce à la coloration. Extérieurement, rien ne la laissait supposer. Le sens visualisé est dextrogyre. Mais, sur le terrain, on trouve des troncs qui tournent à droite mais aussi qui tournent à gauche.

Lors d'échantillonnages en falaise, nous avons noté les chiffres suivants :

Falaise de Morsanne (Gorges de l'Ardèche, avril 2005), population de 136 arbres :

Gauche : 30 ; Droite : 15 ; Non visible : 91

Falaise de Autridge (Gorges de l'Ardèche, novembre 2005), population de 82 arbres :

Gauche : 9 ; Droite : 6 ; Non visible : 67

MULTICAULIE

De nombreux *Juniperus phoenicea* présentent plusieurs troncs. BERTAUDIÈRE & al. (2001) pensent que la multicaulie est un avantage adaptatif à un environnement sévère.

Le nombre de troncs de deux populations, celle d'Autridge (novembre 2005) et de Morsanne (mai 2005) ont été comptés :

Nb de troncs par arbre	Nb d'arbres	Pourcentage
1	122	55,9
2	57	26,1
3	25	11,5
4	6	2,8
5	5	2,3
6	1	0,5
7	2	0,9
Total	218	

Dans les populations de falaise, environ la moitié des arbres sont multicaules.

Lors de la recherche de très jeunes *J. phoenicea* pour faire les colorations, il a été constaté que certains étaient « buissonnants » avec au moins un dizaine de tiges. Sur ces plantes de 30-40 cm de hauteur, il y avait toujours une blessure (écorce plus ou moins déchirée avec cicatrice) à la base de la ramification des futurs troncs. L'origine de ces blessures n'est pas évidente : un caillou qui a roulé ? un sanglier ? un lapin ? un piétinement ?...

DISCUSSION

J. phoenicea est un arbre dont la circulation de sève semble strictement polarisée. Chaque racine alimente une partie du tronc et des branches sus-jacentes. Il n'y a pas de circulation latérale de sève. Dès qu'une partie du système racinaire meurt, le cambium et les branches qu'il alimentait meurent aussi, mais le reste de l'arbre reste vivant. Chaque individu ne se comporte pas comme une unité, mais comme un ensemble d'éléments indépendants soudés ensemble. L'arbre a un fonctionnement dit « colonial » (HALLE, 1999) ou « sectorisé » (LARSON & al., 1993), c'est-à-dire que c'est un ensemble d'éléments "racines-tronc-branches" juxtaposés indépendants. Donc, si un ensemble est sous-alimenté (racines dans un milieu plus sec) ou si des racines meurent (sécheresse, mise à nu en falaise) ou si des branches meurent (blessure), l'élément "racines-tronc-branches" concerné se développe plus lentement que le reste ou même ne se développe plus du tout. D'où l'irrégularité de la croissance en diamètre.

La mortalité racinaire entraînant une mortalité cambiale localisée, elle provoque une croissance radiale irrégulière du tronc. Les rondelles sont très souvent lobées avec moelle excentrée, cernes incomplets et en croissant.

Cette morphologie torsadée résulte donc de la combinaison de facteurs intrinsèques à l'espèce et de facteurs externes. La sectorisation des voies de circulation de la sève brute combinée à des mortalités de racines, mises à nu par érosion de la roche et blessures de l'appareil végétatif par chute de pierres et parfois, mais rarement, par la foudre explique la forme irrégulière de la circonférence des troncs. La disposition hélicoïdale de ces voies de circulation explique la forme torsadée des troncs.

La datation des mortalités cambiales devrait permettre de reconstituer l'histoire de la mort des racines de l'arbre. Celle-ci peut avoir trois causes. La première, probablement marginale, est le comblement par de la calcite des fissures où se développent les racines. La deuxième est la mort des branches sus-jacentes par chutes de pierres. La troisième qui est très certainement la cause majeure, est la mise à nu des racines par éboulement du rocher dans les fissures duquel elles se trouvent.

La reconstitution de l'histoire des vieux *Juniperus phoenicea* torsadés pourrait s'avérer un bon moyen d'estimer la vitesse de l'érosion des falaises, comme cela a été fait pour *Pinus aristata* Engelm. aux États-Unis (VALMORE & LAMARCHE, 1968).

D'un point de vue adaptatif le comportement sectorisé semble très avantageux dans un environnement aussi difficile qu'une falaise. L'arbre peut rester vivant, même quand son alimentation en eau et en sels minéraux ne se fait plus que par une infime partie de son système racinaire. Cette faible alimentation due aux destructions plus ou moins importantes des racines ne permettrait pas de pourvoir aux besoins hydriques et nutritifs d'un individu entier. On peut ainsi voir de très gros arbres n'ayant plus qu'une toute petite branche vivante, et ce, depuis probablement très longtemps. La multicaulie est aussi un avantage adaptatif. Chaque tronc a sa propre alimentation en sève sans qu'il y ait de transferts latéraux. Un tronc peut continuer à vivre même si tous ses « voisins » sont morts.

CONCLUSIONS

Juniperus phoenicea présente des adaptations aux conditions écologiques très particulières des falaises. Son fonctionnement sectorisé lui permet de rester vivant malgré la destruction qu'une grande partie de son système souterrain ou aérien et provoque une croissance en diamètre très irrégulière.

Toutes les grandes parois calcaires de la région méditerranéenne françaises possèdent des populations de *Juniperus phoenicea* avec de très vieux arbres. Ces écosystèmes de falaise sont totalement vierges : les populations de *Juniperus phoenicea* n'y ont jamais subi de perturbations humaines. Mais les nouvelles techniques de déplacement en milieu vertical (escalade, rappel...) mettent ces arbres en péril ce qui nécessite des mesures de protection et une information des pratiquants des sports de pleine nature.

Remerciements

Le présent travail doit beaucoup à D.W Larson. Y. Armand, J. Gilly, J. Kanapa, ainsi que J. Faure, G. Salletaz et R. Sauzée du Comité départemental de Spéléologie m'ont amené dans les falaises des Gorges de l'Ardèche. Le Directeur et le personnel de la Réserve naturelle des gorges de l'Ardèche m'ont facilité le travail. L'Office National des Forêts m'a donné les autorisations nécessaires. Mes étudiants du Lycée Agricole d'Aubenas ont participé aux colorations et au travail de terrain. La Région Rhône-Alpes, le Département de l'Ardèche et la Réserve naturelle des Gorges de l'Ardèche ont financé les recherches.

BIBLIOGRAPHIE

BERTAUDIÈRE, V.; MONTES, N.; BADRI, W. & GAUQUELIN, T.; 2001. La structure multicaule du genévrier thurifère : avantage adaptatif à un environnement sévère ? *C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie/Life Sciences* 324 : 627-634.

HALLE, F.; 1999. *Eloge de la plante. Pour une nouvelle biologie*. Ed. du Seuil. Paris. 248 p.

LARSON, D.W.; DOUBT, J. & MATTHES-SEARS, U.; 1994. Radially sectored Hydraulic pathways in the xylem of *Thuja occidentalis* as revealed by the use of dyes. *International Journal of Plant Sciences* 155: 569-582.

LARSON, D.W.; MATTHES -SEARS, U. & MELVILLE, L.; 1993. Cambial dieback and partial shoot mortality in cliff-face *Thuja occidentalis*: evidence for sectored radial architecture. *International Journal of Plant Science* 154(4): 496-505.

LARSON, D.W.; MATTHES, U.; GERRATH, J.A.; GERRATH, J.M.; NEKOLA, J.C.; WALKER, G.L.; POREMBSKI, S.; CHARLTON, A. & LARSON, N.W.K.; 1999. Ancient stunted trees on cliffs. *Nature* 398: 382-383.

LEBRETON, P. & PEREZ DE PAZ, P.L.; 2001. Définition du Genévrier de Phénicie (*Juniperus* aggr. *phoenicea*), reconsidéré à ses limites biogéographiques : Méditerranée orientale (Crète et Chypre) et Atlantique (Iles Canaries). *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, 70 (4): 73-92.

LEBRETON, P. & RIVERA, D.; 1988. Analyse du taxon *Juniperus phoenicea* L. sur des bases biochimiques et biométriques. *Naturalia monspeliensia. Série Bot.* 53: 17-41.

MANDIN, J.-P.; 2005. Découverte de très vieux genévriers de Phénicie (*Juniperus phoenicea* L.) dans les gorges de l'Ardèche (France). *J. Bot. Soc. Bot. France.* 29: 53-62.

ROL, R. & JACAMON, M.; 1968. *Flore des arbres, arbustes et arbrisseaux. 3. Région méditerranéenne*. La Maison Rustique. Paris. 96 p.

VALMORE, C. & LAMARCHE, Jr.; 1968. Rates of slope degradation as determined from botanical evidence, White Mountains, California. *Washington D.C.: U.S. Geological Survey Professional Paper* 352-I

FIGURES

Légendes des figures

Figures : Colorations des circuits de sève brute.

Figure 1 : Chez *Juniperus phoenicea*, la circulation de la sève suit un parcours hélicoïdal dextrogyre et reste strictement sectorisée.

Figure 2 : Chez *J. oxycedrus*, le colorant envahit l'ensemble de l'anneau de bois dès une trentaine de centimètres au dessus du collet.

Figure 3 : Coloration double d'une tige de *J. phoenicea*, vue longitudinale.

Figure 4 : Coloration double d'une tige de *J. phoenicea*, circulation hélicoïdale et sectorisée.

Figure 5 : Coloration double d'une tige de *J. phoenicea*, vue transversale.

Figure 6 : Coloration double avec blessure de *J. phoenicea*. Le colorant rouge emprunte une voie de circulation ; après la blessure, le colorant bleu n'emprunte que les voies antérieures qui n'ont pas été interrompues par la blessure. Les zones colorées en violet indiquent que les 2 colorants se sont succédés dans les mêmes voies.

ble avec blessure de *J. phoenicea*. Le colorant rouge emprunte une voie de circulation ; après la blessure, le colorant bleu n'emprunte que les voies antérieures qui n'ont pas été interrompues par la blessure. Les zones colorées en violet indiquent que les 2 colorants se sont succédés dans les mêmes voies.

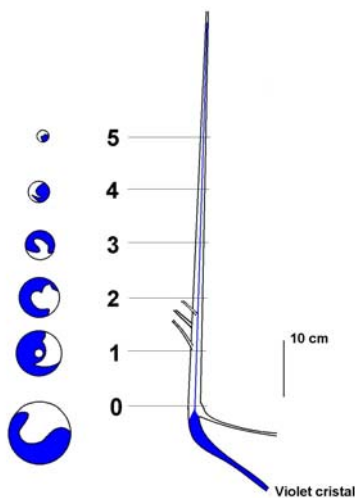


Figure 1

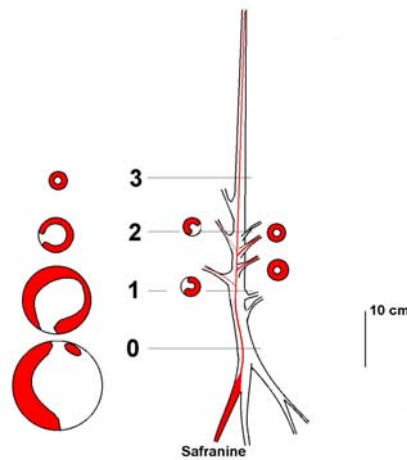


Figure 2



Figure 3

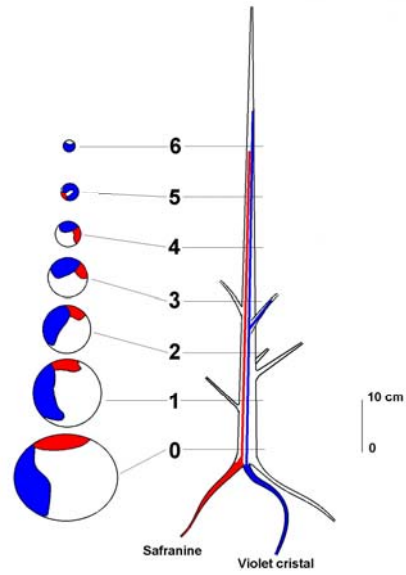


Figure 4

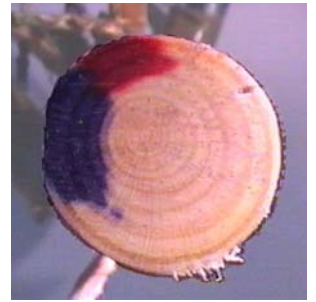


Figure 5

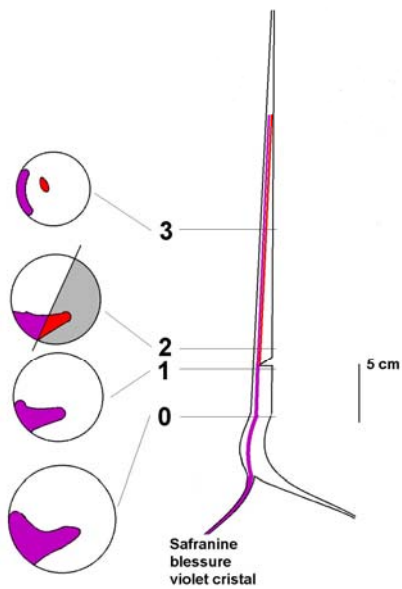


Figure 6

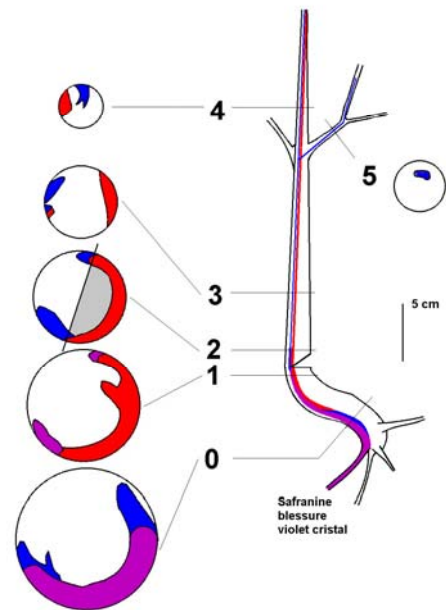


Figure 7