INFLUENCE DE QUELQUES FACTEURS DES
PODZOLS HYDROMORPHES SUR L'ACTIVITE
CAMBIALE DU *PINUS PINASTER* Sol
(HYDROMORPHIE ET CROISSANCE)

par Régis DEMOUNEM et Roger DAVID

Laboratoire de Physiologie végétale et d'Ecophysiologie
forestière de l'Université de Bordeaux I

INTRODUCTION

La forêt artificielle de Pins maritimes des Landes de Gascogne est favorable à une étude de l'influence de l'hydromorphie des sols sur la production ligneuse. La variabilité de croissance, observée chez les arbres de même âge, est particulièrement importante dans la zone centrale du massif forestier, soumise à l'influence des oscillations saisonnières de la nappe phréatique. Ces différences de production ont été mises en relation avec les conditions édaphiques (BONNEAU, GELPE, LE TACON 1969). Or, les caractères chimiques des sols formés sur les sables des Landes diffèrent peu : les horizons des podzols sont appauvris en colloïdes et bases échangeables - le taux de saturation du complexe absorbant est voisin de 10 % seulement - (DUMERY 1973). En revanche, les dénivellations topographiques ou le réseau hydrographique déterminent des séquences de sols, différant par la profondeur moyenne de la nappe phréatique actuelle, et par leur degré d'hydromorphie (JAMBU, RICHI 1973).

C'est en tenant compte de ces gradients et de leurs indications floristiques et physiologiques (relation entre la réserve en eau des sols, la croissance du Pin maritime et sa nutrition azotée et minérale), que des niveaux écophysiologiques de la production ligneuse ont été caractérisés (DEMOUNEM 1979).

Ces données et l'apparition récente d'une réduction de la croissance en circonférence des Pins, conduisant parfois au dépérissement, en particulier au cours des années sèches, dans les zones hydromorphes boisées et en bordure des zones humides actuellement soumises à la culture du Maïs, nous ont conduit à étudier l'évolution annuelle de l'activité cambiale dont dépend la croissance radiale des troncs.

METHODE D'ETUDE

Le travail est basé sur un rapprochement des observations édaphiques et des données histologiques susceptibles de traduire l'activité de croissance des arbres au cours de l'année.

Les sols des cinq premiers niveaux écophysologiques de production ont été choisis dans les zones d'interfluves et les bordures supérieures des bassins versants. Les podzols très hydromorphes du niveau I occupent les dépressions très mal drainées à *Erica tetralix* et *Molinia coerulea*. Les podzols hydromorphes à faible accumulation humique en B et Gley profond (1 m) du niveau II, correspondent aux hautes landes mal drainées à *Molinia coerulea*, *Ulex nanus* et *Erica scoparia*. Les podzols humiques, à horizon A₂ peu distinct, et accumulation spodique peu indurée du niveau III, se trouvent dans les zones mésohygrophiles à *Ulex nanus* et *Ulex europaeus* ou *Pteris aquilina*. Les podzols humiques à horizon A₂ et accumulation indurée (alios) sont situés sur les versants plus mésophiles à *Pteris aquilina*. Enfin, les podzols très évolués à alios peu profond correspondent aux bordures d'érosion du plateau landais colonisées par *Calluna vulgaris*.

L'évolution au cours de l'année de la profondeur du niveau phréatique est étudiée dans chacun de ces sols, grâce aux mesures hebdomadaires effectuées à l'aide de tubes piezométriques. Des profils hydriques saisonniers sont réalisés. La teneur en eau disponible est exprimée par le rapport de l'humidité totale à l'humidité équivalente, déterminée par la méthode BOUYOUCOUS.

Par ailleurs, des microprélèvements hebdomadaires du nouveau bois formé à la base des troncs, côté Est, sont effectués à l'aide d'une tarière spéciale, entre les mois de mars et d'octobre sur des arbres de 15 à 20 ans. Des coupes transversales sont réalisées au microtome à congélation. Elles permettent un dénombrement des cellules produites par le cambium, suivant un rayon, entre chaque prélèvement. On a calculé, en outre, les nombres moyens, par décade, des cellules formées et des trachéides différenciées pendant le même temps.

RESULTATS

L a m p l i t u d e d e s f l u c t u a t i o n s d e l a
n a p p e p h r é a t i q u e a u c o u r s d e l a
p é r i o d e v é g é t a t i v e d u p i n m a r i t i m e

Après des oscillations printanières de faible importance, le niveau phréatique s'abaisse en été puis remonte brusquement au début de l'automne (Fig.1). Les variations observées durant les mois de mars, avril et mai, sont liées aux pluviosités qui caractérisent cette période, sous le climat océanique atlantique. L'abaissement estival correspond à la vidange de la nappe vers l'aval (elle dépend à la fois de la pente topographique, de la porosité élevée -20% du sable des Landes et du drainage artificiel), et à l'accroissement de l'éva-

Fig. 1 - Variations des pluviosités, et du niveau phréatique
(ETR = Evapotranspiration réelle, I à VI = Niveaux écologiques).

potranspiration. Une alimentation pluviale de la nappe se produit généralement au mois de septembre.

En outre, le régime hydrique diffère suivant les types de sols. Au printemps, la nappe demeure proche de la surface (0 à 40 cm) dans les niveaux I et II, tandis qu'elle est un peu plus profonde (40 à 70 cm) dans les niveaux III, IV et V. A la même période, le plan d'eau est situé à plus de 70 cm dans les stations mésophiles du niveau écophysologique VI (Fig. 1). L'amplitude de l'abaissement estival est inférieure ou égale à 1 m dans les niveaux I à IV, et voisine d'1,50 m dans le niveau V. La période d'étiage est d'autant plus tardive que l'amplitude de la fluctuation estivale est plus importante, en relation avec l'effet immédiat ou au contraire différé des pluviosités de la fin de l'été, respectivement pour les niveaux I à III d'une part, et IV et V d'autre part.

Les paramètres représentés par la profondeur moyenne de la nappe au printemps, l'amplitude du battement estival et la période de relèvement phréatique lié à l'alimentation pluviale, caractérisent donc les 5 régimes hydriques de la production ligneuse, choisis dans cette étude.

L'activité du cambium des troncs des pins situés sur les podzols très hydromorphes (niveau écophysologique I)

Sur les podzols à Gley superficiel (-40 cm), l'activité cambiale est très discontinue (Fig. 2 - B). Le nombre de cellules produites dans le sens

Fig. 2.- Relations entre les variations du niveau phréatique (N) et l'activité cambiale dans le groupe écologique I. Nombre de cellules (C) et de trachéides (T) formées dans le sens radial. (HT = Humidité totale, HE = Humidité équivalente, NH-NE = Niveaux hivernal et estival).

radial est surtout important au cours de trois phases situées respectivement au début des mois d'avril, de mai et d'août. L'activité cambiale est faible entre ces périodes et même nulle pendant les mois de juillet et de septembre. Le pourcentage de cellules formées à la fin des accroissements maximaux en longueur de la pousse terminale (fin mai) par rapport au nombre total des trachéides différenciées pendant l'année, suivant un rayon, est supérieur ou égal à 60 %. La durée du fonctionnement cambial au cours de l'été est voisine de 30 jours seulement.

Les phases d'activité correspondent soit aux phases d'aérobiose liées à l'abaissement printanier de la nappe au sein de l'horizon saturé A des sols, soit à la réhumidification estivale de cet horizon au moment où la nappe est la plus profonde (1 m).

A l'inverse, les phases de ralentissement ou d'arrêt de l'activité du cambium sont liées soit au relèvement de la nappe en période humide printanière et automnale, soit à la descente dans les horizons de Gley, au milieu du mois de juillet.

Donc, des fluctuations faibles (quelques décimètres) du niveau phréatique sont liées aux modifications de l'activité cambiale au cours de la période végétative. Assez paradoxalement, l'alimentation en eau des arbres et leur rythme de croissance, dépendent des précipitations qui peuvent se produire en

période sèche, alors que le niveau phréatique est souvent à moins d'un mètre de profondeur. La forte capacité de rétention des horizons de surface (30 % ou plus) et le fait que les rhizosphères s'étalent au-dessus du niveau de Gley hydromorphe, à moins de 40 cm de profondeur, expliquent en partie cette sécheresse physiologique des milieux.

L'activité du cambium des troncs sur les podzols à hydromorphie profonde (niveau II)

Les sols du niveau II sont caractérisés (Fig. 3 - A) par des horizons de surface appauvris en matière organique à leur base, par un horizon Bh tendre et assez superficiel (-50 cm) et par un Gley oxydé profond (100 cm).

Fig. 3 - Relations entre les variations du niveau phréatique (N) et l'activité cambiale dans le groupe écologique II. Nombre de cellules (C) et de trachéides (T) formées dans le sens radial. (HT Humidité totale, HE Humidité équivalente).

L'activité du cambium des arbres y est observé au moment de l'abaissement temporaire de la nappe, en mai, et au début de la période estivale. Un arrêt du fonctionnement cambial se produit lors du relèvement du plan d'eau, fin mai, et pendant son abaissement brutal (3 cm par jour) en période estivale, par ailleurs favorable à la différenciation des trachéides (Fig. 3- B). L'alimentation pluviale qui suit provoque le relèvement immédiat du niveau phréatique, l'eau capillaire suspendue rejoignant alors la frange capillaire de 20 cm de hauteur, soutenue par la nappe. Cette réhumidification des sols n'a aucun effet sur la croissance.

Au total, le pourcentage de cellules formées à la fin des accroissements maximaux en hauteur est voisin de 55 %, tandis que la durée du fonctionnement cambial en période sèche est de 45 jours. L'activité de croissance des Pins,

plus régulière et plus soutenue dans le niveau II que dans le niveau I, dépend cependant des fluctuations de la nappe.

L activité du cambium des troncs sur les podzols humiques des buttes mésohygrophiles (niveau III)

Une double accumulation humique (brun noir) et fulvique (brun roux) assez profonde mais peu indurée (50 cm) caractérise les podzols formés sur un plan d'eau situé à -50 cm au printemps et à un peu plus d'un mètre à l'été (Fig. A - 4). L'activité cambiale, très intense au printemps, ralentit au début de l'été et devient nulle dès la mi-juillet. Une reprise du fonctionnement

Fig. 4.- Relations entre les variations du niveau phréatique (N) et l'activité cambiale dans le groupe écologique III. Nombre de cellules (C) et de trachéides (T) formées dans le sens radial. (HT Humidité totale, HE Humidité équivalente).

cambial est observée au mois d'août (Fig. 4 - B). La première phase se produit au moment où la réserve en eau capillaire est optimale (humidité totale voisine de l'humidité équivalente dans les horizons A). Une réduction de 30 % de cette eau disponible, lors de l'abaissement du niveau phréatique au-dessous de l'horizon illuvial Bh, est concomitante de la seconde phase. Les divisions tangentielles cessent alors, tandis que les trachéides se différencient rapidement. L'eau capillaire suspendue, provenant des pluviosités d'août permet la reprise de l'activité cambiale; mais la saturation automnale des sols entraîne l'arrêt irréversible de cette activité.

Le fonctionnement cambial est donc caractérisé par une durée relativement importante de la phase estivale d'activité (70 jours), succédant à la période printanière au cours de laquelle 50 % environ des cellules composant l'accroissement annuel ont été formées. Le caractère mésohygrophile des sols peut expliquer l'activité assez continue du cambium.

L'activité du cambium des troncs sur les podzols humiques à horizon A₂ et alios du niveau écophysologique IV

Sur les podzols humiques à horizon A₂ blanc, épais de 20 cm ou plus, et alios différencié profond (60 à 90 cm), l'activité cambiale est peu intense au printemps; elle est interrompue très tôt au début de l'été mais elle reprend en juillet pour se poursuivre tardivement en septembre et octobre (Fig. 5 - B). La durée de la période estivale et automnale d'activité est donc importante (90 jours), tandis que les accroissements printaniers ne représentent que 45 % de l'accroissement annuel.

Fig. 5 - Relations entre l'Humidité totale du sol (HT) et l'activité cambiale dans le groupe écologique IV. Nombre de cellules (C) et de trachéides (T) formées dans le sens radial. (HE = Humidité équivalente).

Le relèvement de la nappe (avril-mai) est concomitant de la phase d'activité printanière la plus intense. A l'inverse, le dessèchement du sol (réduction de 40 à 60 % de l'eau capillaire, au mois de juin) est en rapport avec l'interruption précoce du fonctionnement cambial. En raison de sa profondeur (150 - 170 cm) et de sa position sous l'horizon d'accumulation, induré, faisant obstacle au développement racinaire, la nappe n'assure pas l'alimentation en eau des arbres. Les pluviosités estivales et la frange capillaire suspendue qui en résulte -elle est importante au moment où l'évapotranspiration réelle diminue, en septembre- peuvent expliquer la reprise de l'activité cambiale à la fin de l'été.

L a c t i v i t é d u c a m b i u m d e s t r o n c s
s u r l e s p o d z o l s t r è s é v o l u é s à a l i o s
p e u p r o f o n d d u n i v e a u V

Les horizons A de ces podzols évolués sont très appauvris en matière organique. L'horizon B, épais de 30 à 50 cm, est très induré. Il fait obstacle à la pénétration des racines (Fig. 6 - A). L'activité cambiale des Pins

Fig. 6.- Relations entre les variations du niveau phréatique (N) et l'activité cambiale dans le groupe écologique V. Nombre de cellules (C) et de trachéides (T) formées dans le sens radial. (HT = Humidité totale, HE = Humidité équivalente).

est à la fois faible et très discontinue. Trois phases d'activité, progressivement moins intenses, ont pu être observées elles se situent au début du mois de mai, en juin, et au mois de septembre. La durée du fonctionnement cambial en période estivale ne dépasse pas 30 jours; par suite, la production printanière représente plus de 60 % de la production annuelle.

L'abaissement précoce de la nappe (mai) et son passage au-dessous de l'horizon B provoquent une réduction de 50 % de l'eau capillaire à la surface du sol (Fig. 6 - C). Les divisions cellulaires sont alors observées durant la seule période pluvieuse du mois de juin. Au cours de cette période estivale, l'eau capillaire est réduite de 70 à 90 % en surface, et la frange capillaire est à plus de 1 m de profondeur. L'arrêt de la croissance indique que le système racinaire des Pins ne parvient pas à son contact. L'alimentation sylviale de la nappe explique la reprise de l'activité du cambium au début du mois de septembre.

CONCLUSION

Les cinq types pédologiques considérés représentent un gradient de sécheresse croissante des milieux forestiers. La durée du fonctionnement cambial en période estivale et automnale est respectivement pour les niveaux I à IV, égale à 30, 45, 70 et 90 jours. Elle est donc d'autant plus longue que le milieu est moins soumis à l'influence des oscillations du niveau phréatique. Corrélativement, le pourcentage des cellules formées par le cambium suivant un rayon, à la fin des accroissements maximaux en longueur de la pousse terminale des Pins (fin mai) est respectivement égal à 60 % ou plus, 55 %, 50 % et 45 %. Ces deux paramètres biologiques ont la même valeur dans les niveaux I et V, mais le rythme du fonctionnement cambial est différent.

L'étude montre, en outre, que l'activité du cambium est sous la dépendance des fluctuations, même modérées, du niveau phréatique en période printanière. L'effet inhibiteur de la nappe, dans les niveaux les plus hydromorphes, et son action positive dans les podzols humiques à tendance mésophile ont été démontrés. En outre, l'abaissement du niveau phréatique au-dessous de l'horizon d'accumulation, d'autant plus précoce que le milieu est moins hydromorphe, conditionne la durée de la période estivale d'activité cambiale.

Ce travail renseigne sur la profondeur à laquelle l'alimentation en eau des arbres est assurée dans les différentes conditions écologiques. Il est alors possible de proposer pour chacune les aménagements susceptibles de réduire la dépendance de l'activité cambiale à l'égard des pluviosités estivales. Un abaissement de niveau phréatique à la profondeur de 40 à 50 cm doit permettre un gain de croissance entre les mois de mars et juin, dans les niveaux I et II. En retenant la vidange phréatique vers l'aval, à la fin de ce mois et jusqu'en septembre, un prolongement de l'activité de croissance est sans doute possible. Le maintien de la nappe à la profondeur de 50 à 70 cm peut avoir le même effet dans le niveau III. La réserve en eau capillaire pourrait de même être maintenue par un niveau moyen de la nappe compris entre 70 et 100 cm dans le niveau écophysiologique IV. Enfin, la productivité pourrait être améliorée dans le niveau V en provoquant un abaissement phréatique de mars à juin, et en limitant celui-ci à la profondeur de 80 à 100 cm.

Sans négliger la part de l'influence des autres activités de croissance des arbres : allongement des pousses, croissance des aiguilles (SERRE F.1973) sur le fonctionnement cambial, et en tenant compte aussi du fait que l'activité appréciée n'obéit pas au même rythme à la base du tronc et dans les autres parties de l'appareil végétatif, il nous semble donc que les bases scientifiques réunies sont susceptibles d'aider à concevoir un aménagement rationnel des milieux.

Complétées par les relations déjà établies entre les oscillations phréatiques et, d'une part la nutrition azotée (DEMOUNEM, POURBEIK, DAVID 1971), d'autre part la circulation des oses (FAYE 1975), ces données apparaissent comme des indicateurs de l'évolution des conditions édaphiques de la croissance des Pins maritimes. Elles permettent en tous cas d'interpréter le phénomène observé du dépérissement des arbres par isolement des systèmes racinaires au-dessus du niveau d'accumulation hydromorphe par rapport au niveau phréatique abaissé.

RESUME

Les variations locales de la production ligneuse, dans la forêt artificielle de Pins maritimes des Landes de Gascogne, ont été mises en relation avec la répartition géographique des podzols hydromorphes soumis à l'influence des oscillations saisonnières du niveau phréatique.

Chacun des cinq types de comportements de croissance des arbres, correspondant à un niveau écophysiological de production, est caractérisé par deux paramètres biologiques. Le premier est le pourcentage de cellules formées suivant un rayon à la base du tronc (côté Est) à la fin des accroissements maximaux en longueur de la pousse terminale (fin mai), par rapport au nombre total de trachéides différenciées dans l'accroissement ligneux annuel. Ce pourcentage est supérieur ou égal à 60 % sur les podzols très hydromorphes à gley superficiel (-40 cm) du niveau I, il est voisin de 55 % sur les podzols humiques à hydromorphie profonde (-100 cm) du niveau II, il est égal à 50 % sur les podzols humiques à horizon A₂ peu différencié du niveau III, et enfin il est peu différent de 45 % sur les podzols du niveau IV à accumulation humique assez profonde (-60-70 cm) et horizon A₂ épais de 20 cm au moins; sur les podzols évolués à alios induré et peu profond (-40-50 cm) du niveau V, le pourcentage considéré est comparable à celui qui a été calculé pour le niveau I. Le deuxième paramètre est la durée du fonctionnement cambial durant la période qui suit (juin à septembre inclus). Pour les niveaux considérés I à V, cette durée est respectivement égale à 30, 45, 70, 90 et 30 jours.

Une interprétation édaphique du gradient mis en évidence dans la discontinuité de l'activité cambiale est proposée par les auteurs. Le passage du plan phréatique au-dessous du niveau B d'accumulation survient d'autant plus tôt que le milieu est moins humide, ou que le sol est moins hydromorphe. Ainsi, le dessèchement des horizons A des sols du niveau V explique l'arrêt estival précoce de la croissance. Un dessèchement plus progressif des sols des niveaux III et IV est lié à une activité plus continue du cambium. C'est durant la phase estivale d'aérobiose des podzols du niveau II que l'activité de croissance se produit; elle est différée chez les arbres du niveau I, où le plan phréatique s'abaisse tardivement à la surface du sol à la profondeur

d'un mètre environ.

Les auteurs soulignent, par ailleurs, les dangers d'un aménagement par drainage des zones humides. Mal contrôlé, il provoque un dépérissement lié à l'isolement des systèmes racinaires des Pins, au-dessus du niveau d'accumulation hydromorphe (BGo), par rapport au niveau phréatique actuel.

SUMMARY

The local variations of the ligneous production, in the artificial maritime pine forest of the Landes de Gascogne, have been proved to be in relation with the geographical repartition of hydromorphic podzols under the influence of seasonal oscillations of the ground water level.

Each of the 5 types of tree growth corresponding to an ecophysiological productive level, is characterized by 2 biological parameters. The first one being the percentage of cells formed along a radial, situated at the eastern bottom of the tree trunk, at the end of the maximal growth of the length of the terminal shoot (by the end of May), in relation with the total number of differentiated tracheids in the annual ring. This percentage is superior or equal to 60 % on very hydromorphic podzols with superficial Gley of level I, about 55 % on humic podzols with very deep hydromorphism of level II, equal to 50 % on humic podzols with little A₂ horizon of level III, and about 45 % on level IV podzols with rather deep humic accumulation and A₂ horizon 20 cm thick at least. On developed podzols with indurated and superficial alios of level V, the percentage is similar to the one that has been calculated for level I.

The second parameter is the period taken by the cambial activity from June to September included. For the levels I to V, that period is respectively equal to 30, 45, 70, 90 and 30 days.

An edaphical interpretation of the gradient shown in the discontinued cambial activity is proposed by the authors. The passage of the phreatic level below level B takes place all the sooner as the soil is less damp or as the ground is less hydromorphic. Thus the drying up of A horizon of level V grounds explains why the growth stops early in summer. A more progressive drying up of level III and IV soils is in relation with a more continued cambial activity. It is during the summer aerobiose phasis of level II podzols that the growing activity takes place. It is differed for level I trees where the ground water level lowers later.

The authors emphasizes the dangers of a draining development. If badly controlled it causes the decay of pines, due to the isolation of their roots above the level of hydromorphic accumulation compared with the actual phreatic level.

BIBLIOGRAPHIE

- Bonneau, M., Gelpe, J., Le Tacon, F., 1969 : A propos du dépérissement du Pin portugais dans les Landes. Rev. Forest. Fr., 5, pp. 343-350.
- Braun, H.J., 1974 : Rythmus und Gröfse von wachstum wasserbrauch und Produktivität des waggerverbranches bei Holzpflanzen *Alnus glutinosa* L. Gaertn und *Salix alba* L. "Liempde". Allg. Forst. U.J. Ztg., 145, Jg 5.
- Demounem R., Pourbeik, H., Pourbeik-Tamadonï, T., David, R., 1971 Influence de l'eau disponible des sols, sur la circulation des composés azotés et le fonctionnement cambial chez le *Pinus pinaster*. C.R. Acad. Sc., Paris, 273, pp. 2087-2092.
- Demounem, R., David, R., 1977 : Relation entre l'évolution de l'hydromorphie des sols, la réduction de la croissance et le dépérissement du Pin maritime dans certaines régions des Landes de Gascogne. C.R. Acad. Sc., Paris, 285, pp. 31-36.
- Demounem, R., 1979 Essai de définition et de caractérisation de niveaux écophysiologiques dans le Massif forestier des Landes de Gascogne. Thèse Doct. ès-Sc., Grenoble.
- Duméry, B., 1973 : Relation entre la nutrition minérale et la croissance du Pin maritime dans les principaux sites des Landes de Gascogne. Thèse Doct. Sc. Biol. (3e cycle), Bordeaux.
- Ellenberg, H., 1968 : Wald = und Feldebau im Knyphauser wald, einer Heide Aufforstung in Ostfriesland. Ber. Naturhist. Ges., 112, Hannover.
- Faye, M., 1975 Evolution de la teneur en glucose, fructose et saccharose des organes végétatifs du Pin maritime poussant dans trois sites caractéristiques de la forêt de Gascogne. C.R. Acad. Sc., Paris, 280, pp. 2757-2760.
- Jambu, P., Righi, D., 1973 : Contribution à l'étude de l'humus des podzols et des sols hydromorphes des landes du Médoc. Sc. du Sol. Bull., A.F. E.S., n° 3.
- Righi, G., Guillet, B., 1977 Datation par le carbone 14 naturel de la matière organique d'horizons spodiques de podzols des Landes du Médoc. International Atomic Energy Agency, Vienna.
- Serre, F., 1973 : Contribution à l'étude dendroclimatologique du Pin d'Alep. Thèse Doct. ès-Sc., Aix Marseille III.

Université de Bordeaux I
Avenue des Facultés
33405 TALENCE CEDEX, France

Mai 1980

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen der forstlichen Bundes-Versuchsanstalt Wien](#)

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: [142_2_1981](#)

Autor(en)/Author(s): Demounem Régis, David Roger

Artikel/Article: [Influence de quelques facteurs des podzols' hydromorphes sur l'activite cambiale du Pinus pinaster Sol \(hydromorphie et croissance\) 259-270](#)