Article original

Reclassements des plants de hêtre (*Fagus sylvatica* L) au cours de leur développement dans une régénération naturelle, équienne, âgée de 18 ans

B Thiébaut ^{1, 2*}, B Comps ³, M Rucart ¹,
S Soroste ¹, C Ntsame Okwo ¹

¹ Université des sciences et techniques du Languedoc, Institut de botanique,
163, rue Auguste Broussonnet, 34000 Montpellier;

² CNRS, Centre Louis Emberger, BP 5051, 34033 Montpellier cedex;

³ Université de Bordeaux I, département de biologie des végétaux ligneux,
avenue des Facultés, 33405 Talence, France

(Reçu le 15 juillet 1991; accepté le 19 novembre 1991)

Résumé — Dans une régénération naturelle de hêtre, équienne, âgée de 18 ans et située sous 3 éclairagements, la structure est pluristrate à la lumière et en demi-lumière et monostrate à l'ombre. Le développement des plants en hauteur a été reconstitué chaque année, le long de leur tige principale, grâce aux cicatrices laissées sur l'écorce par le bourgeon apical chaque année. La présence ou l'absence d'une stratification ne semblent pas avoir d'influence sur les reclassements et les recrutements au cours des 18 ans, ni sur la stabilité du dernier classement.

régénération naturelle / *Fagus sylvatica* = hêtre / stratification / croissance en hauteur / reclassement

Summary — Annual classification of beech seedlings (*Fagus sylvatica* L) in an even-aged, 18-year-old and natural beech regeneration. In an even-aged 18-year-old natural beech regeneration, the height growth of young plants has been analysed on the main stem under 3 daylight intensities: full-light, half-light and shade. The structure showed 3, 2 and 1 layer(s) respectively under these light conditions. The annual classification of seedlings according to their total height over an 18-year period was found to be influenced by light conditions and vigour at 18 years old, but not by the structure of the regeneration.

natural seedling / *Fagus sylvatica* = beech / stratification / height growth / classification

* Correspondance et tirés à part

INTRODUCTION

Dans les régénérations naturelles du hêtre, une structure verticale se manifeste physionomiquement par l'apparition d'une strate (= structure monostrate) ou de plusieurs strates (= structure pluristrate) qui correspondent à des niveaux de forte densité du feuillage. Au massif de l'Aigoual (Cévennes, Sud-Est de la France: 44°20'N, 3°60'E), dans la forêt du Lingas, nous avons observé une structure pluristrate à la lumière et en demi-lumière et une structure monostrate à l'ombre, dans une régénération équiennne de 18 ans (Thiébaud *et al*, 1992).

Ces stratifications sont souvent comparées à des hiérarchies sociales où la strate supérieure représenterait le peuplement principal et les autres strates des peuplements subordonnés (Falcone *et al*, 1986; Lanier, 1986; Schütz, 1990). Ce point de vue se justifie si la stratification a une influence sur le développement des plants. Dans la régénération étudiée nous avons constaté (Thiébaud *et al*, 1992):

- que la stratification agit sur la vigueur, la forme et le mode de croissance des individus à la lumière et en demi-lumière;
- que les différences de développement sont plus importantes entre les strates (variation interstrate) qu'à l'intérieur de celles-ci (variation intrastrate) uniquement à la lumière;
- et que les strates se distinguent précocement et se maintiennent, même si la croissance annuelle diminue avec l'âge à cause de la densité élevée.

Cependant, nous n'avons pas encore examiné l'influence de la stratification sur les reclassements des plants, chaque année. C'est la question abordée ici.

MÉTHODES

La forêt du Lingas est située à 1 100 m d'altitude sur un terrain granitique. Des parcelles ont

été mises en régénération après une coupe d'éclaircie en 1968 et, jusqu'en 1986 au moment des observations, aucune opération culturale n'a été effectuée dans le peuplement.

Description du dispositif

La régénération naturelle a une répartition irrégulière. Dans la zone étudiée, elle est équiennne et âgée de 18 ans. La densité peut atteindre 300 individus/m² (Thiébaud *et al*, 1992).

Un transect continu a été installé sous 3 éclaircissements à l'ombre, en demi-lumière et en pleine lumière. Aux 2 extrémités du transect, de la lumière vers l'ombre, l'extinction de l'éclaircissement atteint 90% vers midi, par temps clair, en phénophase feuillée, entre 400 et 700 nm. Les autres conditions du milieu : sol, microrelief et végétation adventice paraissent homogènes. En principe, tous les individus touchant un ruban métallique tendu sur 55 m ont été retenus pour étudier leur développement au cours de ces 18 années.

Cependant, seuls les plants sans dommages apparents ont été analysés : 390 sur 403. Et les individus qui ont disparu avant 1986 n'ont évidemment pas été pris en compte. Mais les densités élevées observées ici laissent supposer que leur nombre a été certainement faible parmi les grands plants, compétitifs, alors qu'il a pu être plus élevé parmi les plus petits, peu compétitifs. Donc le biais dû à la disposition de certains individus doit être faible sur le développement morphologique des plants étudiés.

Les reclassements des plants se produisent d'une année à l'autre, selon leur hauteur relative dans un collectif d'individus. Pour examiner les effets respectifs de la stratification et de l'éclaircissement, nous avons évité les parties du transect soumises à des luminosités intermédiaires entre 2 éclaircissements différents. Ici, nos observations ont donc été limitées à 3 portions du transect, situées respectivement au centre des zones exposées à la lumière, en demi-lumière et à l'ombre. Le nombre total d'individus étudiés est de 290, dont 100 à la lumière répartis entre 3 strates (40 dans la strate supérieure L₁, 30 dans la strate intermédiaire L₂, 30 dans la strate inférieure L₃), 130 en demi-lumière partagés entre 2 strates (70 dans la strate supérieure I₁, 60 dans la strate inférieure I₂) et 60 à l'ombre (1 strate O₁).

Analyse morphologique des individus

Le développement en hauteur des jeunes hêtres a été décrit le long de leur tige principale. Les cicatrices laissées sur l'écorce par le bourgeon apical permettent de repérer exactement la base de toutes les pousses annuelles, la première pousse étant indiquée par les cicatrices opposées-décussées des 2 cotylédons et des 2 premiers bourgeons axillaires. La croissance de la tige principale a pu ainsi être reconstituée chaque année pendant 18 ans, à l'aide de la longueur de la pousse annuelle et de la hauteur totale, estimée en cumulant les longueurs des pousses précédentes.

Reclassements des plants selon leur hauteur totale chaque année

L'identité des plants et leur croissance étant connues, chaque année ils ont été rangés dans des classes de hauteur ayant un effectif égal à 10 individus. Nous avons suivi leurs déplacements d'une classe à l'autre entre 2 années consécutives et noté le moment où leur classement devient définitif dans leur strate-86 ou dans leur classe-86 (= recrutement). L'importance de ces mouvements peut être appréciée par le nombre de classes impliquées dans ces changements.

Les reclassements des plants peuvent être décrits selon plusieurs points de vue, en fonction de leur vigueur à 18 ans, c'est-à-dire selon leur strate-86 et selon leur classe-86, ou bien en fonction des individus ou des années. Sans développer ici toutes les analyses possibles, nous allons essayer de caractériser le dynamisme de la régénération au niveau des classements annuels, des recrutements puis des mouvements.

RÉSULTATS

Classements annuels selon la strate des plants en 1986

À la lumière

La première année, 21 plants sur 40 (52,5%) appartenant à (L_1) se trouvent

dans les 4 plus grandes classes correspondant à cette strate, tableau I; 10 plants sur 30 (33,3%) de (L_2) sont dans les 3 classes moyennes, tableau II; et seulement 6 plants sur 30 (20,0%) de (L_3) sont dans les 3 classes inférieures, tableau III. Puis ces proportions augmentent au cours des années pour atteindre 100%, en 1982 pour les plants de (L_1) et en 1986 pour les plants de (L_2) et de (L_3). Dans les 3 strates-86, la proportion des plants inclus dans leurs classes respectives augmente brutalement entre 1977 et 1978. Ces années jouent un rôle charnière important à cause de l'ampleur et du caractère définitif des reclassements qui se produisent entre elles. Les répartitions annuelles observées s'écartent significativement d'une distribution régulière des plants après 1977.

Dans les 3 strates-86, les classements annuels évoluent conformément aux 3 phases de développement décrites précédemment (Thiébaud *et al*, 1992). De 1969 à 1973, pendant la phase d'installation, les plants se rencontrent à peu près dans toutes les classes de hauteur quelle que soit leur strate définitive en 1986. Entre 1973 et 1978, pendant la phase de différenciation, leur répartition se resserre de manière significative sur leurs classes en 1986. Enfin, pendant la phase de stabilisation, ils saturent définitivement leurs classes définitives respectives.

En demi-lumière

Sous cet éclaircissement, les classements des plants suivent la même évolution qu'à la lumière. Leur recrutement dans une strate-86 s'ouvre largement à toutes les classes au début de leur développement, puis se resserre progressivement sur les classes correspondant à leur strate en 1986. Mais ici, le regroupement des individus est moins rapide et l'on observe aucun changement particulier entre 1977 et 1978.

Tableau I. Lumière, classements annuels des 40 plants de la strate supérieure selon 10 classes de hauteurs. I: phase d'installation, II: de différenciation, III: de stabilisation (Thiébaud *et al*, 1992). Proportion des 40 plants de la strate supérieure observés dans les 4 premières classes, correspondant à cette strate (%). χ^2 : comparaison entre la répartition observée et une répartition régulière des 40 plants, en opposant les effectifs dans les 4 premières classes à celui des 6 dernières.

Années	Ages		Classes de tailles décroissantes										(%)	(χ^2)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10				
III														
1986	18	10	10	10	10	—	—	—	—	—	—	100,0	100,0	***
1985	17	10	10	10	10	—	—	—	—	—	—	100,0	96,6	***
1984	16	10	10	10	10	—	—	—	—	—	—	100,0	93,3	***
1983	15	10	10	10	10	—	—	—	—	—	—	100,0	93,3	***
II														
1982	14	10	10	10	10	—	—	—	—	—	—	100,0	93,3	***
1981	13	10	10	10	7	3	—	—	—	—	—	92,5	86,6	***
1980	12	10	10	10	6	4	—	—	—	—	—	90,0	83,3	***
1979	11	10	10	9	7	4	—	—	—	—	—	90,0	83,3	***
1978	10	10	10	8	8	4	—	—	—	—	—	90,0	83,3	***
1977	9	8	6	8	7	4	4	2	1	—	—	72,5	33,3	**
1976	8	8	10	7	6	3	2	3	1	—	—	77,5	40,0	**
1975	7	6	9	7	6	3	2	2	4	1	—	70,0	36,6	**
1974	6	10	6	8	3	3	3	4	1	1	1	67,5	30,0	NS
I														
1973	5	10	7	5	4	3	3	5	2	1	—	65,0	26,6	*
1972	4	10	6	4	3	6	2	3	5	1	—	57,5	26,6	NS
1971	3	7	5	7	4	3	4	2	3	3	2	57,5	30,0	NS
1970	2	7	7	3	5	4	3	3	3	4	1	55,0	36,6	NS
1969	1	8	5	3	5	3	4	1	4	3	4	52,5	20,0	NS

Classements annuels selon l'éclairement

Sous chaque éclairage, les corrélations linéaires ont été calculées sur les classements annuels entre toutes les années, prises 2 à 2 (fig 1). Un coefficient faible traduit des reclassements importants entre 2 années successives et un coefficient élevé une stabilité des plants.

Les reclassements se produisent essentiellement au début du développement. Au cours d'une première période, relativement longue et bien marquée à la lumière

mais brève et peu nette de demi-lumière et à l'ombre, de fortes corrélations entre plusieurs années consécutives traduisent un classement provisoire des plants. À la lumière, celui-ci est remis en cause entre 1977-1978, puis après 1978 les plants paraissent définitivement classés jusqu'en 1986 (coefficients > 0,900). En demi-lumière la rupture se produit plus tôt entre 1973-1974 et par la suite, les plants ne paraissent définitivement classés qu'après 1981. Enfin, à l'ombre la rupture s'établit entre 1974-1975 et les plants ne sont classés qu'après 1983. Ainsi le classement définitif se met en place tôt et se produit rapi-

Tableau II. Lumière, classements annuels des 30 plants de la strate intermédiaire selon 10 classes de hauteurs. I: phase d'installation, II: de différenciation, III: de stabilisation (Thiébaud *et al.*, 1992b). Proportion des 30 plants de la strate intermédiaire observés dans les 3 classes moyennes, correspondant à cette strate (%). χ^2 : comparaison entre la répartition observée et une répartition régulière des 30 plants, en opposant les effectifs dans les 3 classes moyennes (5 + 6 + 7) à celui des 7 autres classes (1 + 2 + 3 + 4 + 8 + 9 + 10).

Années	Ages	Classes de tailles décroissantes										(%)		(χ ²)
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10			
///														
1986	18	—	—	—	—	10	10	10	—	—	—	100,0	100,0	***
1985	17	—	—	—	—	10	10	9	1	—	—	96,6	96,6	***
1984	16	—	—	—	—	10	10	8	2	—	—	93,3	93,3	***
1983	15	—	—	—	—	10	10	8	2	—	—	93,3	93,3	***
//														
1982	14	—	—	—	—	10	10	8	2	—	—	93,3	93,3	***
1981	13	—	—	—	7	3	9	7	3	1	—	63,3	86,6	*
1980	12	—	—	—	4	5	8	8	4	1	—	70,0	83,3	NS
1979	11	—	—	1	3	5	10	6	3	2	—	70,0	83,3	***
1978	10	—	—	2	2	5	9	7	4	1	—	70,0	83,3	**
1977	9	1	2	—	—	3	—	5	6	6	7	26,6	33,3	NS
1976	8	2	—	—	1	3	4	3	5	5	7	33,3	40,0	NS
1975	7	4	—	—	1	—	4	7	3	5	6	36,6	36,6	NS
1974	6	—	2	—	3	2	3	2	6	5	7	23,3	30,0	NS
/														
1973	5	—	—	—	2	3	4	2	7	6	6	30,0	26,6	NS
1972	4	—	—	3	5	—	3	3	3	7	6	20,0	26,6	NS
1971	3	—	2	1	—	4	4	6	5	4	4	46,6	30,0	NS
1970	2	—	—	4	2	4	4	5	2	4	5	43,3	36,6	NS
1969	1	—	—	4	3	2	3	5	5	5	3	33,3	20,0	NS

Fig 1. Évolution des classements annuels sous chaque éclairciment pendant 18 ans. Coefficients de corrélations linéaires entre les années prises 2 à 2. Coefficients supérieurs à 0,600, tous significatifs avec un indice de sécurité > 0,01.

Tableau III. Lumière, classements annuels des 30 plants de la strate inférieure selon 10 classes de hauteurs. I: phase d'installation, II: de différenciation, III: de stabilisation (Thiébaud *et al*, 1992b). Proportion des 30 plants de la strate inférieure observés dans les 3 dernières classes, correspondant à cette strate (%). χ^2 : comparaison entre la répartition observée et une répartition régulière des 30 plants, en opposant les effectifs dans les 3 dernières classes à celui des 7 premières.

Années	Ages	Classes de tailles décroissantes										(%)	(χ ²)
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
///													
1986	18	—	—	—	—	—	—	—	10	10	10	100,0	***
1985	17	—	—	—	—	—	—	1	9	10	10	96,6	***
1984	16	—	—	—	—	—	—	2	8	10	10	93,3	***
1983	15	—	—	—	—	—	—	2	8	10	10	93,3	***
//													
1982	14	—	—	—	—	—	—	2	8	10	10	93,3	***
1981	13	—	—	—	—	—	1	3	7	9	10	86,6	***
1980	12	—	—	—	—	1	2	2	6	9	10	83,3	***
1979	11	—	—	—	—	1	—	4	7	8	10	83,3	***
1978	10	—	—	—	—	1	1	3	6	9	10	83,3	***
1977	9	1	2	2	3	3	6	3	3	4	3	33,3	NS
1976	8	—	—	3	3	4	4	4	4	5	3	40,0	NS
1975	7	—	1	3	3	7	4	1	3	4	4	36,6	NS
1974	6	—	2	2	4	5	4	4	3	4	2	30,0	NS
/													
1973	5	—	3	5	4	4	3	3	1	3	4	26,6	NS
1972	4	—	4	3	2	4	5	4	2	2	4	26,6	NS
1971	3	3	3	2	6	3	2	2	2	3	4	30,0	NS
1970	2	3	3	3	3	2	3	2	5	2	4	36,6	NS
1969	1	2	5	3	2	5	3	4	1	2	3	20,0	NS

dement dans l'intervalle d'une année à la lumière. Il est plus tardif et plus progressif en demi-lumière où il se réalise au bout de 7 années. Enfin, ce classement se dessine encore plus tard et de manière plus progressive à l'ombre au bout de 8 années.

Classements annuels selon la classe des plants en 1986

La diversité des comportements individuels est très grande. Cependant des analyses en composantes principales révèlent des tendances selon les individus et selon

les années. Sous chaque éclaircissement, le comportement des plants a été décrit selon leurs classements annuels, pendant 18 ans.

À la lumière et en demi-lumière, l'axe (I) représente surtout la variation interclasse et l'axe (II) la variation intra-classe (fig 2). Cette dernière paraît assez importante, en sorte que les classes se superposent partiellement. Cependant leur agencement selon l'axe (I) traduit bien une évolution progressive de la plus grande classe à la plus petite. À la lumière, les classes appartenant à la strate supérieure et inférieure, sont disjointes. En demi-lumière, les 2

strates se recouvrent partiellement. À l'ombre, la composante intraclasse est toujours importante; les classes extrêmes ne se recouvrent pas et elles sont toutes ordonnées selon la bissectrice de l'angle formé par les 2 axes. Ainsi, les tendances sont les mêmes quels que soient l'éclaircissement et la structure de la régénération, mono- ou pluristrate. Le comportement des plants dépend surtout de leur classement final.

À la lumière, les années se regroupent en 2 périodes distinctes avant et après 1978 (fig 3). En demi-lumière, la même tendance apparaît avant et après 1974. Alors qu'à l'ombre, les années se succèdent dans un ordre chronologique sans marquer de regroupement net. Ces résultats confirment ceux qui sont décrits dans la figure 1. Ces différences peuvent être dues à la stratification et/ou à l'éclaircissement.

Recrutements des plants dans leur strate-86 et dans leur classe-86

Le classement définitif ou le recrutement des plants dans leur strate et dans leur classe ont été décrits sous chaque éclaircissement (figs 4, 5, 6). Comme on pouvait s'y attendre, les plants sont recrutés plus rapidement dans leur strate-86 qui comprend

Fig 2. Classements annuels selon les individus sous chaque éclaircissement, analyse en composantes principales. Métrique des individus : à la lumière $N = 100$, en demi-lumière $N = 120$ et à l'ombre $N = 60$, à raison de 10 individus par classe de hauteur sous chaque éclaircissement. Tous les individus ont le même poids. Métrique des variables : 18 variables correspondant aux années. Inerties absorbées à la lumière, axe I : 60,85% et axe II : 26,10%; en demi-lumière, axe I : 70,43% et axe II : 15,90%; à l'ombre, axe I : 78,10% et axe II : 9,07%. De C₁ à C_x, classes-86 de hauteurs des plus grands aux plus petits.

Fig 3. Classements annuels selon les années sous chaque éclairciment, analyse en composantes principales. Métrique des individus : à la lumière $N = 100$, en demi-lumière $N = 120$ et à l'ombre $N = 60$, à raison de 10 individus par classe de hauteur sous chaque éclairciment. Tous les individus ont le même poids. Métrique des variables : 18 variables correspondant aux années. Inerties absorbées à la lumière, axe I : 60,85% et axe II : 26,10%; en demi-lumière, axe I : 70,43% et axe II : 15,90%; à l'ombre, axe I : 78,10% et axe II : 9,07%.

plusieurs classes que dans leur classe-86. En effet, lorsqu'un sujet est recruté dans sa strate, il peut encore présenter des reclassements à l'intérieur de celle-ci.

Sous les 3 éclairciments, les recrutements sont plus précoces dans les classes-86 extrêmes, celles des plus grands et des plus petits, alors qu'ils sont plus tardifs dans les classes intermédiaires. Donc, les recrutements sont bien liés à la vigueur des plants en 1986. Cette règle est identique que la structure soit mono- ou pluristrate.

À la lumière, figure 4, les recrutements dans les classes-86 débutent souvent entre les années 1977-1978, alors que les recrutements dans la strate sont pratiquement achevés à la même date dans la

strate supérieure, sauf pour les plants de la classe C4 et dans la strate inférieure, sauf pour les plants de la classe C8. En demi-lumière (fig 5) et à l'ombre (fig 6), les recrutements sont plus progressifs, sans que les années 1977-1978 aient un impact particulier. Les recrutements sont accélérés par la lumière et la stratification n'a aucune influence sur eux.

Mouvements des plants selon leur classe en 1986

Le nombre des reclassements ne varie guère selon la vigueur-86 des plants à la lumière (tableau IV). Il diminue légèrement dans les classes extrêmes en demi-

Fig 4. Recrutements des plants dans leur strate-86 et dans leur classe-86 à la lumière. De C₁ à C₁₀, classes-86 de hauteur des plus grands aux plus petits.

lumière. Par contre, il est nettement plus faible chez les plants les plus vigoureux à l'ombre (tableau VI).

L'amplitude moyenne de ces mouvements ne varie pas beaucoup selon la classe-86. Par contre, leur nature change. À la lumière et en demi-lumière, les promotions sont significativement plus nombreuses que les déclassements dans les classes supérieures et, au contraire, les déclassements l'emportent dans les classes inférieures. Donc, la nature des mouvements est bien liée à la vigueur des plants en 1986 sous ces 2 éclaircissements. Aucune tendance n'apparaît à l'ombre. Là encore, la stratification n'a pas d'influence sur le nombre et l'ampleur des mouvements observés.

Mouvements des plants selon les années

Le nombre moyen de reclassements par individu entre 2 années consécutives et le nombre moyen de classes concernées par mouvement ont été calculés selon l'éclaircissement et selon la strate (fig 7).

Les reclassements n'évoluent pas de la même manière au cours des années sous les 3 éclaircissements. À la lumière et dans les 3 strates, la majorité des reclassements se sont produits en très peu d'années, pendant 2 périodes distinctes : au cours des 3 premières années (1969 à 1972) puis entre 1977 et 1978. Sous les 2 autres éclaircissements, la plupart des reclassements

Fig 5. Recrutements des plants dans leur strate-86 et dans leur classe-86 en demi-lumière. De C₁ à C₁₃, classes-86 de hauteur des plus grands aux plus petits.

se réalisent uniquement au début mais ils sont plus étalés en demi-lumière qu'à l'ombre. La stratification semble encore sans influence sur les mouvements.

DISCUSSION

Structure pluristrate et hiérarchie sociale

La stabilité des structures pluristrates est souvent affirmée mais rarement démontrée (Delvaux, 1964; Richter, 1971). Dans une plantation de douglas, ce dernier auteur analyse les reclassements des individus entre 3 et 7 ans, pendant 4 années consécutives. Il constate que les hauteurs initiales et finales sont fortement corrélées et que 35–72% des sujets se maintiennent dans la même classe de hauteur relative. L'auteur conclut à la stabilité des plantations mais ne se prononce pas sur l'importance des reclassements avant 3 ans et après 7 ans. Au Lingas, nous avons analysé les reclassements dans une régénération naturelle de hêtre sur une période plus longue. Les plants appartenant à une classe de hauteur en 1986 sont recrutés parmi toutes les autres classes au cours des 5 premières années pendant la phase d'installation (tableaux I–III). Les nombres de promotions et de déclassements s'équilibrent, aucun tri ne se produit pendant cette période (tableau IV). Puis des regroupements se dessinent entre 5 et 10 ans, au début de la phase de différenciation. Les plants sont triés plus ou moins rapidement selon l'éclaircissement et selon leur vigueur-86 (figs 4–6). Enfin, après, les

Fig 6. Recrutements des plants dans leur strate-86 et dans leur classe-86 à l'ombre. De C₁ à C₆, classes-86 de hauteur des plus grands aux plus petits.

Tableau IV. Reclassements des plants selon l'éclairement et selon leur classe-86. χ^2 dans une classe-86, comparaison des gains et des pertes observés à ceux attendus si répartition équitable des classes impliquées entre les gains et les pertes. |x|: importance moyenne par reclassement.

	Classes-86 décroissantes												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<hr/>													
Lumière													
Strate-86	supérieure				intermédiaire				inférieure				
<hr/>													
Nb de reclassements	84	90	78	86	67	83	69	97	73	65			
Nb de classes	95	88	68	71	67	55	44	75	38	31			
+ gagnées	59	74	50	70	56	63	61	105	76	84			
- perdues													
Total	154	162	118	141	123	118	105	180	114	115			
x	1,8	1,8	1,5	1,6	1,8	1,4	1,5	1,8	1,5	1,7			
p(χ^2)	*	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	**	***			
<hr/>													
Demi lumière													
Strate-86	supérieure							inférieure					
<hr/>													
Nb de reclassements	48	97	97	101	105	90	97	93	106	88	82	74	50
Nb de classes	58	116	115	96	97	66	90	85	86	63	50	40	14
+ gagnées	31	58	66	69	84	73	84	88	95	73	84	90	87
- perdues													
Total	89	174	181	165	181	139	174	173	181	136	134	130	101
x	1,8	1,8	1,8	1,6	1,7	1,5	1,8	1,8	1,7	1,5	1,6	1,7	2,0
p(χ^2)	*	**	**	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*	**	***
<hr/>													
Ombre													
Nb de reclassements	14	45	51	56	54	51							
Nb de classes													
+ gagnées	18	30	26	28	22	39							
- perdues	5	24	28	34	40	21							
Total	23	54	54	62	62	60							
x	1,6	1,2	1,0	1,1	1,1	1,1							
p(χ^2)	*	NS	NS	NS	NS	NS							

plants se maintiennent dans leur classe définitive. L'analyse des reclassements, en nombre et en ampleur, révèle leur importance au cours des premières années mais aussi leur brièveté dans le temps, notamment à la lumière (fig 7). Et, indépen-

damment de la structure horizontale de la régénération, les recrutements sont toujours plus rapides pour les classes de hauteurs extrêmes alors qu'ils sont lents pour les classes intermédiaires (figs 4-6). Finalement, la stratification ne semble pas

Fig 7. Mouvements des plants selon l'éclairement et la strate au cours des 18 ans. **a.** nombre moyen de reclassements par individu entre 2 années consécutives, **b.** nombre moyen de classes par reclassement entre 2 années consécutives.

avoir une grande influence sur ces mouvements dont le nombre, l'ampleur et la brièveté dans le temps dépendent plutôt de l'éclairement et de la vigueur des plants à 18 ans. Donc, si la stratification a un effet sur la vigueur et la forme des plants à 18 ans et sur leur développement au cours des 18 premières années (Thiébaud *et al*, 1992), elle semble sans influence sur leurs reclassements qui n'offrent donc aucun argument supplémentaire pour pouvoir assimiler la stratification à une forme de hiérarchie sociale.

Fonctionnement d'une régénération équiennne de hêtre

Comme nous venons de le voir au Lingas et surtout à la lumière, la destinée d'une régénération et du futur peuplement se joue en quelques années après l'installation du semis. On distingue rapidement une population principale et une population subordonnée (Badoux, 1939; Delvaux, 1964, 1975; Falcone, 1985; Lanier, 1986; Falcone *et al*, 1986; Gauthier, 1987).

Cependant, ce schéma général doit être modulé. En effet, un premier classement peut-être remis en cause, comme cela a été nettement le cas à la lumière, et les reclassements doivent se poursuivre au-delà de 18 ans. En effet, tous les plants de la strate supérieure ne parviendront pas au stade adulte et des déclassements doivent se produire par la suite. Certains auteurs signalent des reclassements à des âges plus avancés : entre 25 et 40 ans (Schädlein, 1937), entre 10–20 ans et 50 ans (Pardé et Venet, 1981), entre 37 et 40 ans (Bouchon *et al*, 1989a,b) vers 32 ans (Ung, 1989 sur *Fagus grandifolia*). Ces déclassements rendent difficile le repérage des sujets les mieux adaptés à long terme alors qu'il est plus facile d'indiquer les sujets incompetents (Schütz, 1981).

Ainsi, l'évolution des peuplements se produirait en 4 périodes, nos observations portant uniquement sur les 3 premières (Thiébaud *et al*, 1992):

- une phase d'installation sans disparités morphologiques d'une strate à l'autre, caractérisée par de nombreux reclassements entre toutes les classes, avec autant de promotions que de déclassements, jusqu'à 5–6 ans au Lingas;
- une phase de différenciation caractérisée par l'apparition de disparités morphologiques entre les strates et par des reclassements orientés, entre 6 et 15 ans;
- une phase de stabilisation caractérisée par une diminution de la croissance annuelle, le maintien des disparités morphologiques entre les strates et la fin des reclassements, entre 15 et 18 ans;
- enfin, une phase relativement longue si l'on en juge par les résultats des auteurs précités, au cours de laquelle s'effectueraient des déclassements essentiellement dans la strate supérieure.

Une compétition excessive freine la croissance des plants, y compris celle des plus grands. Les dépressages sont donc nécessaires pour libérer les individus et favoriser le développement des houppiers comme le pensent de nombreux forestiers (Schädlein, 1937; Delvaux, 1964; Leibundgut, 1971; Keller *et al*, 1976; Polge, 1981 et 1983; Schütz, 1981; Lanier, 1981 a,b; Ferrand, 1982; Bouchon *et al*, 1989a,b).

REMERCIEMENTS

Travail réalisé avec l'aide de l'INRA, contrat «Amélioration, sylviculture et qualité du bois des feuillus précieux», n° 1233A. Nous exprimons nos remerciements à Monsieur E Teissier-du-Cros et aux 2 lecteurs des *Annales des Sciences Forestières* pour leurs remarques ayant contribué à améliorer la rédaction de ce texte.

RÉFÉRENCES

- Badoux E (1939) De l'influence de divers modes et degrés d'éclaircies dans les hêtraies pures. *Mitt Schweiz Anst Forstl Versuchswes* 21, 59-145
- Bouchon J, Dhote JF, Lanier L (1989a) Note sur la réaction individuelle du hêtre à différentes intensités d'éclaircie et à différents âges. *Rev For Fr* 41, 39-50
- Bouchon J, Dhote JF, Lanier L (1989b) Réaction individuelle de hêtres (*Fagus sylvatica* L.) d'âges divers à diverses intensités d'éclaircie. *Ann Sci For* 46, 251-259
- Delvaux J (1964) Contribution à l'étude de l'éducation des peuplements. I. Acquisition de la position dominante dans les jeunes plantations équiennes d'épicéa. *Stn Rech Eaux For, Trav Ser B*, n° 29, 38 p
- Delvaux J (1975) Contribution à l'étude de l'éducation des peuplements. XIV. Acquisition du rang social dans les jeunes plantations d'épicéa. *Stn Rech Eaux For, Trav Ser B*, 39, 32 p
- Falconne P (1985) Structure, croissance et aspects qualitatifs des plantations de hêtre (*Fagus sylvatica* L.). Mémoire 3^e année, ENITEF, Station de sylviculture et de production INRA, CNRF (doc 85/01), Nancy, 90 p
- Falcone P, Keller R, Le Tacon F, Oswald H (1986) Facteurs influençant la forme des feuillus en plantation. *Rev For Fr* 38, 315-323
- Ferrand JC (1982) Étude des contraintes de croissance. 2. Variabilité en forêt des contraintes de croissance du hêtre (*Fagus sylvatica* L.). *Ann Sci For* 39, 187-218
- Gauthier C (1987) Amélioration des formes et comportements des plantations de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) en haute Normandie. Des solutions possibles. Mémoire 3^e année, ENITEF, ENGREF, CIHEAM, FFSRC, 45 p
- Keller R, Le Tacon F, Timbal J (1976) La densité du bois de hêtre dans le Nord-Est de la France. Influence des caractéristiques du milieu et du type de sylviculture. *Ann Sci For* 33, 1-17
- Lanier L (1981a) Les dégagements et nettoie-ments en futaie feuillue. *Rev For Fr* 33, n° sp, 19-40
- Lanier L (1981b) Conditions de germination des faînes, de survie et de croissance des semis. Coupes de mise en lumière. In: *Le Hêtre* (Teissier-du-Cros E, Le Tacon F, Nepveu G, Pardé J, Perrin R, Timbal J, eds), INRA, Rech For Paris, 239-241
- Lanier L (1986) *Précis de sylviculture*. Écol Nat Génie Rural Eaux For, Nancy, 468 p
- Leibundgut H (1971) Ergebnisse von Durchforstungsversuchen 1930-1965 im Sihlwald. *Mitt Schweiz Anstalt Forstliche Versuchswesen* 47, 259-389
- Pardé J, Venet J (1981) Conduite des peuplements. In: *Le hêtre* (Teissier-du-Cros E, Le Tacon F, Nepveu G, Pardé J, Perrin R, Timbal J, eds), INRA, Dép Rech For Paris, 272-293
- Polge H (1981) Influence des éclaircies sur les contraintes de croissance du Hêtre. *Ann Sci For* 38, 407-423
- Polge H (1983) Essai de ligniculture du Hêtre à partir de régénération naturelles denses. *Bull Tech ONF* 14, 11-17
- Richter J (1971) Das Umsetzen von Douglasien im Kulturstadium. *Allg Forst Jagdztg* 142 jhrg, H3, 65-69
- Schädelin W (1937) *L'éclaircie. Traitement des forêts par la sélection qualitative*. Attinger, Neuchâtel, 110 p
- Schütz JP (1981) L'éclaircie sélective de Schädelin, évolution et pratique actuelle. *Rev For Fr* 33, n° sp 7-18
- Schütz JP (1990) *Sylviculture 1, principes d'éducation des forêts*. Collection gérer l'environnement, Presses Polytech et Univ Romandes, Suisse, 243 p
- Thiébaud B, Comps B, Rucart M, Soroste S, Nitsame Okwo C (1992) Développement des plants de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) dans une régénération naturelle, équienne, âgée de 18 ans. *Ann Sci For* 49, 111-131
- Ung CH (1989) Forme des tiges d'érable à sucre et de hêtre à grandes feuilles dans une jeunes futaie selon leur position sociale et leur âge. *Ann Sci For* 46, 261-271