Article original

Relation hauteur-génotype dans une régénération naturelle de hêtre (*Fagus sylvatica* L), équiennne et âgée de 18 ans

B Thiébaud^{1, 2}, B Comps³, A Leroux¹

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 01;

³ Université de Bordeaux I, laboratoire de biologie végétale, avenue des facultés,
33405 Talence, France

(Reçu le 15 juillet 1991; accepté le 15 février 1992)

Résumé — La relation vigueur-éclairage-génotype est étudiée dans une régénération naturelle de hêtre, équiennne, âgée de 18 ans, et située sous plusieurs éclairagements. Le développement des plants et leurs reclassements ont été examinés précédemment. Leurs caractères génétiques sont analysés ici en relation avec leur hauteur sous 2 éclairagements : en pleine lumière et à l'ombre. Les premiers résultats obtenus révèlent une tendance à ce que les plants les plus hétérozygotes soient les plus grands. Cette tendance est plus nette à la lumière qu'à l'ombre. Cette relation hauteur-génotype est perceptible dans des conditions bien précises qui sont discutées.

régénération naturelle / hêtre (= *Fagus sylvatica* L) / génétique / allozyme

Summary — Height-genotype interaction in an 18-year-old natural beech regeneration (*Fagus sylvatica* L). The interaction between growth, daylight intensity and genetic characters has been analysed in an even aged 18-year-old natural beech regeneration, under various daylight intensities. The growth and shape of young plants has been analysed from the main stem. The annual and multiannual growth displayed 3 periods: establishment, differentiation and regression or stabilisation. In full light where differentiation was best between the layers, stratification had an influence on seedling vigour and to some degree on their shape, but not in the half-light and in shade. 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. Genetic characteristics were studied in connection with seedling height growth under 2 daylight intensities: in full light and in the shade. Six allozymic and polymorphic genes with 14 alleles were utilized. Allelic frequencies, gene diversities and heterozygote numbers were not significantly different between the 2 types of light conditions but were different among individuals according to their height. The preliminary results revealed a relationship between the level of heterozygosity and height. This trend was clearer in full light than in the shade under specific conditions which have been discussed.

natural seedling / Beech (= *Fagus sylvatica* L) / genetics / allozyme

INTRODUCTION

La sélection naturelle paraît jouer un rôle important dans la biologie des arbres. Les pressions sélectives seraient d'autant plus fortes sur les espèces ligneuses que leur cycle de vie est long alors que le milieu est instable (Stern, Roche, 1974; Squillace, 1974; Gottlieb, 1977; Hamrick *et al*, 1979; Brown, 1979). Des effets sélectifs sont décrits tant au niveau des individus qu'au niveau des populations :

- quand les individus issus d'autofécondation présentent des caractères défavorables qui traduisent une dépression due à la consanguinité (King *et al*, 1970; Erikson *et al*, 1973; Sorensen et Miles, 1974 et 1982; Rehfeldt, 1978; Coles et Fowler, 1976; Geburek, 1986);
- quand une relation est établie entre une hétérozygotie allo-enzymatique individuelle élevée, d'une part, une croissance, une vigueur et une viabilité plus importantes, d'autre part (Philips et Brown, 1977; Mitton *et al*, 1979; Mitton et Grant, 1980; Farris et Mitton, 1984; Moran et Brown, 1980; Ledig *et al*, 1983; Yeh *et al*, 1983; Shea, 1985; Strauss et Libby, 1987). Un cas particulier est la relation entre un polymorphisme élevé et la résistance à la pollution (Bergmann et Scholz, 1985, 1987; Muller-Starck, 1985a; Geburek *et al*, 1987; Muller-Starck et Hattemer, 1989);
- lorsqu'une variation allo-enzymatique interpopulation se produit parallèlement à un changement du milieu dans l'espace ou dans le temps d'une manière répétitive dans des régions éloignées les unes des autres (Bergmann, 1978; Thiébaud et Felber, 1982; Thiébaud, 1984; Felber et Thiébaud, 1984; Guguen *et al*, 1985; Muller-Starck, 1985b; Comps *et al*, 1987, 1990 et 1991);
- lorsqu'une variation allo-enzymatique intrapopulation apparaît dans le temps sans changement du milieu.

Dans le dernier cas, une augmentation significative du polymorphisme génétique et du degré d'hétérozygotie avec l'âge dans la même génération est souvent interprétée comme le résultat d'un effet sélectif au détriment des individus homozygotes (Kim, 1980 et 1985; Farris et Mitton, 1984; Yazdani *et al*, 1986; Plessas et Strauss, 1986; Gregorius *et al*, 1986; Hattemer et Muller-Starck, 1989).

Les effets de la sélection sont ainsi souvent décrits globalement mais les modalités de son action sont encore peu connues. L'étude de celles-ci paraît plus facile dans les régénérations naturelles que dans les peuplements adultes pour les raisons suivantes :

- les taux de mortalité naturelle sont très élevés, de sorte qu'une relation entre viabilité et caractères génétiques pourrait se dessiner en très peu de temps;
- les disparités de forme et de vigueur sont spectaculaires entre individus du même âge, en particulier si l'éclaircissement et la densité sont élevés, (fig 3a, b) (Suner, Röhrig, 1980; Schütz, 1981; Lannier, 1981a; Thiébaud, 1982; Hubert, 1984; Falcone, 1985; Thiébaud *et al*, 1985; Dupre *et al*, 1986; Falcone *et al*, 1986). De sorte que, sous l'action de ces 2 facteurs du milieu, les individus pourraient présenter assez rapidement des formes et des vigueurs différentes en fonction de leur génotype.

Pour examiner cette relation entre vigueur et génotype, nous avons envisagé d'étudier parallèlement le développement morphologique des plants, leurs reclassements et leurs caractères génétiques (allo-enzymatiques) dans une régénération naturelle de hêtre. Le développement des individus et leurs reclassements montrent que les disparités morphologiques interindividuelles sont apparues tôt, entre 6 et 10 ans, et que la majorité des reclassements se sont produits dans la même période

(Thiébaud *et al.*, 1982a, b). Donc, s'il y a sélection en faveur de certains génotypes, une grande partie des tris était achevée vers 10-15 ans. Nous allons examiner maintenant les caractères génétiques des individus en relation avec leur hauteur, selon l'éclairement.

MÉTHODES

Situation écologique de la régénération

Au massif de l'Aigoual (44°20' N-3°60' E), dans la forêt du Lingas située à 1 100 m d'altitude sur un versant exposé au nord (20% de pente), au sol brun forestier acide sur granite, des parcelles ont été mises en coupe de régénération en 1968 (fig 2). En 1986, au moment des observations, 2 générations co-existaient : des arbres adultes de 100 à 150 ans et des jeunes de 18 ans, issus de semis après l'éclaircie. Aucune opération culturale n'a été effectuée dans ce peuplement entre 1968 et 1986.

À cette altitude, le climat montagnard est rigoureux et caractérisé par une température moyenne annuelle de 4,7 °C (Garnier, 1967), des précipitations moyennes annuelles de 2 165 mm est un régime pluviométrique méditerranéen, avec un déficit estival prononcé (Thiébaud, 1979).

Dispositif et échantillonnage

La régénération naturelle a une répartition discontinue; des brosses denses alternent avec des plages vides. Sa densité peut atteindre jusqu'à 300 individus/m². Elle s'étend sur des zones situées respectivement à l'ombre, en demi-lumière et en pleine lumière. De la lumière vers l'ombre, l'extinction de l'éclairement atteint 90% vers midi, par temps clair, en phase feuillée, entre 400 et 700 nm. Une structure verticale se manifeste physionomiquement par l'apparition d'une ou de plusieurs strates qui correspondent à des niveaux de forte densité du feuillage, surtout à la lumière. Les autres condi-

tions du milieu : sol, microrelief et végétation adventice paraissent homogènes dans la station étudiée.

L'âge des individus est mesuré de manière précise le long de leur tige principale. En effet, les cicatrices laissées par le bourgeon terminal chaque année permettent de repérer toutes les pousses annuelles. Et la première pousse d'un plant est indiquée par les cicatrices opposées-décussées des 2 cotylédons et des 2 premiers bourgeons axillaires. Dans une régénération irrégulière, des cohortes d'individus peuvent être individualisées si les variations de l'âge sont discrètes.

Plusieurs échantillonnages ont été nécessaires pour effectuer les études morphologiques et génétiques :

- d'abord, pour décrire la régénération, 6 placettes de 1 m² ont été choisies au hasard sous les 3 éclaircissements : 1 à l'ombre, 3 en demi-lumière et 2 à la lumière. La hauteur totale et l'âge ont été mesurés sur tous les individus présents dans chaque placette;

- ensuite, pour étudier la structure génétique de la régénération, nous avons récolté des paires d'individus du même âge, en prenant côte à côte 1 grand et 1 petit au hasard (fig 3a, b), dans des zones où la régénération est dense, équienne (18 ans); donc tous les individus proviennent de la même fainée. Ces prélèvements ont été réalisés sur toute la surface de la station (3 ha) pour éviter les effets de filiation maternelle et uniquement sous 2 éclaircissements : à la lumière et à l'ombre. Ainsi, 4 collectifs de plants ont été analysés en opposant sous ces 2 éclaircissements un lot de grands à un lot de petits.

Analyse génétique

Les caractères génétiques individuels sont décrits à l'aide de 6 loci polymorphes, allo-enzymatiques, analysés par électrophorèse : Px1 à 2 allèles et Px2 à 3 allèles (peroxydases), Got1 à 2 allèles (glutamate oxalo-acétate transaminase), Mdh1 à 2 allèles (malate déshydrogénase), Idh1 à 3 allèles (isocitrate déshydrogénase) et le dernier Sod1 à 2 allèles (superoxyde dismutase). Les techniques employées et le contrôle génétique de ces enzymes ont été décrits dans Thiébaud *et al.* (1982) et Merzeau *et al.* (1989).

Un individu est homozygote ou hétérozygote pour chaque locus et présente de ce fait un degré d'hétérozygotie individuel qui varie entre 0 et 6 pour 6 loci.

Pour un groupe d'individus la diversité génique a été calculée selon l'indice de Nei (1973, 1977) :

$$Ht = 1 - \sum p_i^2$$

où p_i est la fréquence du i^e allèle.

Sa valeur varie entre 0 et 0,50 pour un locus à 2 allèles, et entre 0 et 0,66 pour un locus à 3 allèles.

RÉSULTATS

Description de la régénération naturelle

La majorité des sujets ont un âge compris entre 15 et 18 ans, (fig 1). Cependant des plants sont parfois plus jeunes, en sorte que plusieurs cohortes apparaissent dans certaines placettes. Trois cas de figure peuvent être décrits :

- dans les placettes 1 et 6, tous les individus ont le même âge dans chacune d'elle, respectivement 15 et 18 ans, la régénération est équiennne, sous 2 éclairnements : à l'ombre et à la lumière. Les croissances en hauteur sont inégales dans les 2 cas, mais les écarts sont plus importants à la lumière. D'autre part, les variations de hauteur sont continues à l'ombre où la structure est monostrate et discontinues à la lumière où la structure est pluristrate avec 3 strates. Lorsque la régénération est équiennne, les différences de hauteur pourraient s'établir en relation avec les compétences génétiques individuelles;
- dans les autres placettes 2 à 3 cohortes se distinguent et la structure de la régénération est mono- ou pluristrate :
- dans la placette 3, la structure est pluristrate. Les plants les plus âgés sont aussi

les plus grands et les plus jeunes sont les plus petits. Donc, les premiers installés sont avantagés par rapport aux derniers venus.

- dans les placettes 2, 4 et 5, la structure est monostrate ou pluristrate. Les plus grands ont été recrutés parmi les plus âgés mais les plus petits appartiennent aux différentes cohortes. Donc les premiers installés bénéficient d'un avantage certain mais ils ne sont pas systématiquement grands.

Finalement une interaction hauteur-âge apparaît quand la régénération est irrégulière et peut masquer, dans ce cas, une relation hauteur-génotype. C'est la raison pour laquelle nous avons examiné la relation hauteur-génotype lorsque la régénération est équiennne.

Caractères génétiques des plants à 18 ans

Ces caractères ont été analysés sous 2 éclairnements, afin de voir si les différences génétiques et la relation hauteur-génétique sont plus importantes à la lumière, où les disparités de hauteur sont fortes, qu'à l'ombre, où ces différences sont faibles.

Les fréquences alléliques et les diversités géniques ne sont pas significativement différentes chez tous les individus (grands et petits confondus) situés à la lumière et à l'ombre (tableau I). Donc, les fréquences alléliques et les diversités restent globalement comparables d'un éclairnement à l'autre. Cependant, lorsque l'on distingue les individus selon leur taille sous chaque éclairnement, la diversité génique est plus élevée chez les grands surtout à la lumière (tableau II). Les écarts deviennent significatifs entre petits et grands, pour 3 loci à la lumière et seulement pour 1 locus à l'ombre.

Fig 1. Hauteur totale et âge des plants dans 6 placettes. Lorsque les variations de la hauteur sont discontinues dans une placette, les différentes strates sont repérées par des figurés distincts.

De même, les effectifs d'homozygotes et d'hétérozygotes chez tous les individus et pour les 6 loci, ne diffèrent pas de manière significative entre la régénération située à la lumière et celle qui se trouve à l'ombre (tableau III). Cependant, sous chaque éclaircissement, les hétérozygotes ont

tendance à être plus fréquents chez les grands que chez les petits. Mais les écarts ne sont pas significatifs, sauf pour 1 locus et pour l'ensemble des 6 loci à la lumière et pour 1 locus à l'ombre.

Enfin, chez tous les individus, le taux d'hétérozygotie ne diffère pas de manière

Fig 2. Vue générale de la régénération naturelle au Lingas.

significative entre les 2 éclaircissements (tableau IV). Mais, il est significativement plus élevé chez les grands à la lumière alors qu'aucune tendance n'apparaît à l'ombre.

DISCUSSION

Régénération irrégulière et équiennne

Sous son apparente homogénéité physiologique, (fig 2), la régénération cache des fonctionnements très différents selon qu'elle est irrégulière ou équiennne. Lorsqu'elle est irrégulière, une relation apparaît clairement entre l'âge et la hauteur des plants (fig 1). Celle-ci montre que les plus âgés, donc les premiers occupants du terrain, semblent bénéficier d'un avantage,

quelle que soit apparemment leur compétence individuelle. Les reclassements dans un peuplement irrégulier peuvent donc s'écarter d'un classement idéal où les phénotypes seraient corrélés aux génotypes. Dans ces conditions, il devient difficile, voire impossible, d'étudier des effets sélectifs à travers une relation hauteur-génotype. Par contre, lorsque la régénération est équiennne l'influence de l'âge sur la vigueur est annulée. Et les différences de hauteur pourraient exprimer des compétences individuelles distinctes.

Interaction hauteur-éclaircissement-génotype

La liaison entre la vigueur et le génotype peut être masquée par les effets du milieu et des accidents aléatoires. Deux modèles

Fig 3. Couple d'un grand plant et d'un petit situés côte à côte et âgés de 18 ans, prélevés dans une zone où la régénération est équiennne et dense. **a.** Plants de petite taille; **b.** plant de grande taille.

opposés ont été proposés, sans exclure les cas intermédiaires. Dans le premier, le classement des individus selon leur hauteur se ferait surtout en fonction des compétences génétiques individuelles qui jouent un rôle capital dans la vigueur et l'adaptation des plants aux conditions locales (Delvaux, 1964; Nanson, 1971; Falcone *et al*, 1986; Lanier, 1986). Dans ce

cas, une sélection naturelle se produirait dès les premières années, en faveur des bons génotypes. Dans le second modèle, le classement des individus résulterait davantage des accidents et du hasard. Dans ce cas, les arbres qui dominent rapidement ne sont pas obligatoirement les plus compétents (Pardé et Venet, 1981). Ainsi il peut exister un écart important entre la vi-

Tableau I. Diversité génétique de tous les plants à la lumière et à l'ombre; PX2 : comparaison entre les 2 éclairagements selon les effectifs alléliques.

Allèles	Px1		Px2			Got1		Mdh1		Idh1			Sod1	
	1	2	1	2	3	1	2	1	2	1	2	3	1	2
<i>Lingas lumière (n = 190)</i>														
Fréquences	0,77	0,23				0,73	0,27	0,77	0,23	0,04	0,86	0,10	0,80	0,20
Diversité génique	0,350		0,04	0,66	0,30	0,394		0,355		0,249			0,320	
<i>Lingas ombre (n = 198)</i>														
Fréquences	0,74	0,26	0,02	0,68	0,30	0,78	0,22	0,75	0,25	0,05	0,87	0,08	0,82	0,18
Diversité génique	0,385		0,444			0,344		0,372		0,249			0,296	
PX2	0,473		0,495			0,330		0,632		0,717			0,571	
	ns		ns			ns		ns		ns			ns	

Tableau II. Diversité génétique des plants selon leur taille à la lumière et à l'ombre; PX2 : comparaison entre grands et petits selon les effectifs alléliques sous chaque éclaircissement.

Allèles	Px1		Px2			Got1		Mdh1		IDH1			Sod1	
	1	2	1	2	3	1	2	1	2	1	2	3	1	2
<i>Lingas lumière</i>														
Les grands (n = 95)														
Fréquences	0,76	0,24	0,04	0,64	0,32	0,68	0,32	0,73	0,27	0,02	0,83	0,15	0,81	0,19
Diversité génique	0,367			0,486		0,435		0,398			0,288		0,310	
Les petits (n = 95)														
Fréquences	0,79	0,21	0,04	0,68	0,28	0,78	0,22	0,81	0,19	0,05	0,90	0,05	0,80	0,20
Diversité génique	0,332			0,458		0,343		0,308			0,185		0,320	
PX2	0,462			0,62		0,021		0,049			0,010		0,851	
	ns			ns		*		*			**		ns	
<i>Lingas ombre</i>														
Les grands (n = 99)														
Fréquences	0,73	0,27	0,02	0,69	0,29	0,77	0,23	0,75	0,25	0,06	0,87	0,07	0,76	0,24
Diversité génique	0,390			0,467		0,354		0,376			0,227		0,365	
Les petits (n = 99)														
Fréquences	0,75	0,25	0,02	0,67	0,31	0,79	0,20	0,75	0,25	0,05	0,86	0,09	0,88	0,12
Diversité génique	0,372			0,455		0,326		0,372			0,250		0,211	
PX2	0,706			0,603		0,594		0,899			0,947		0,021	
	ns			ns		ns		ns			ns		*	

* Signification au seuil de 5%; ** signification au seuil de 1%.

Tableau III. Nombre d'hétérozygotes à chaque locus selon la taille des plants et selon l'éclairement; PX2 : comparaisons des effectifs d'homozygotes et d'hétérozygotes sur tous les individus entre les 2 éclaircissements et en distinguant les individus selon leur tailles sous chaque éclaircissement.

	N Individus	Px1	Px2	Got1	Mdh1	Idh1	Sod1	les 6 loci	Σ hétéro et Σ homo = total
<i>Lumière</i>									
Grands	95	34	54	41	35	26	15	205	362 et 778
Petits	95	30	45	19	31	18	14	157	= 1 140
PX2		0,54 ns	0,19 ns	0,001 ***	0,54 ns	0,17 ns	0,82 ns	0,002 **	
<i>Ombre</i>									
Grands	83	32	34	32	36	19	24	177	340 et 656
Petits	83	29	40	28	35	18	14	163	= 996
PX2		0,63 ns	0,35 ns	0,52 ns	0,88 ns	0,85 ns	0,03 *	0,34 ns	0,242 ns

* Signification au seuil de 5%, ** signification au seuil de 1%.

Tableau IV. Degré d'hétérozygotie individuelle selon la taille des plants sous chaque éclaircement; PX2 : comparaisons des effectifs selon le taux d'hétérozygotie des individus et selon leur taille sous chaque éclaircement.

	N		Taux d'hétérozygotie individuelle (loci)				
	Individus	à 0	1	2	3	4	5
<hr/>							
<i>Lumière</i>							
Grands	95	3	18	35	24	14	1
Petits	95	13	21	40	17	1	3
Total	190	16	39	75	41	15	4
PX2 = 0,012**							
<i>Ombre</i>							
Grands	83	8	12	34	15	13	1
Petits	83	3	27	28	15	10	0
Total	166	11	39	62	30	23	1
PX2 = 0,335 ns							

** Signification au seuil de 1%. En comparant le nombre total d'homozygotes et d'hétérozygotes entre les 2 éclaircissements PX2 = 0,585 ns.

gueur et la compétence génétique d'un individu (Schütz, 1981).

Dans chaque couple petit-grand étudié ici, les individus proviennent souvent de la même mère si ce n'est des mêmes parents situés au-dessus puisqu'ils ont été prélevés côte à côte. Par ailleurs, ce mode d'échantillonnage diminue l'influence des variations du milieu. Cependant l'hétérozygotie est plus forte chez les grands, c'est-à-dire les plus robustes et les plus aptes à vivre longtemps, surtout à la lumière. L'hypothèse d'une supériorité hétérozygote, liée à un effet d'hétérosis ou à une consanguinité plus faible, a déjà été émise pour des arbres et semble se vérifier ici dans le cas du hêtre.

Ces premiers résultats plaident plutôt pour la première hypothèse, c'est-à-dire pour un effet sélectif prépondérant au cours des premières années, en faveur des hétérozygotes. Il est même étonnant

que la relation vigueur-génotype soit aussi claire sur 6 loci, sachant que la vigueur est vraisemblablement sous un contrôle génétique complexe, impliquant de nombreux gènes (épistasie), et que l'hétérozygotie individuelle devrait être mesurée sur un plus grand nombre de gènes, mieux représentatifs du génome. Cependant, si la tendance est claire, les écarts observés ne sont pas toujours très grands. En plus de ces explications d'ordre génétique, d'autres causes peuvent expliquer la discrétion de cette liaison au Lingas. En effet, si une relation hauteur-génotype existe, elle évolue dans le temps. Au début du développement, pendant la phase d'installation de la régénération, elle est obligatoirement peu marquée car les disparités morphologiques sont faibles (Thiébaud *et al*, 1992a) et parce que les classements n'ont pas encore commencé (Thiébaud *et*

al, 1992b). Puis elle augmente à mesure que les différences morphologiques se précisent et que les classements se produisent, pendant la phase de différenciation. Mais parallèlement, les individus les plus faibles, peut-être parmi les plus homozygotes et les plus consanguins, ont tendance à disparaître et des accidents aléatoires peuvent se produire. Ces 2 phénomènes pourraient masquer la liaison hauteur-génotype. De cette compétition entre effets contradictoires il résulte qu'il existe un âge optimal pour observer cette relation dans une régénération. Cet âge optimal varie évidemment selon les circonstances dans chaque station. Si on admet l'existence d'une liaison hauteur-génotype, l'âge optimal pour l'étudier coïnciderait avec l'apparition de disparités morphologiques suffisantes et stables, sans trop tarder pour éviter les effets des disparitions et des accidents. Au Lingas les disparités morphologiques se sont établies entre 5 et 10 ans (Thiébaud *et al*, 1992a) et la majorité des recrutements dans les différentes classes de hauteur était achevée vers 15 ans (Thiébaud *et al*, 1992b). Il semble donc que les «jeux» aient été faits relativement tôt et que la période idéale se situe entre 5 et 10 ans. De sorte qu'à 18 ans le stade étudié était peut-être trop avancé.

Sylviculture

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 (Polge, 1981, 1983; Schütz, 1981 Lanier, 1981b; Ferrand, 1982; Bouchon *et al*, 1989). L'objectif des éclaircies sélectives est de concentrer la production sur les «meilleurs» individus et d'obtenir ainsi un bon rendement. À quel moment, dans la vie du peuplement, le forestier doit-il inter-

venir ? En simplifiant les choses, on peut admettre qu'une intervention sera d'autant plus efficace que les individus compétents sont repérés tôt et avec certitude. Nos résultats montrent que la précocité de cette intervention est nécessaire au Lingas pour éviter de perdre du temps en limitant la durée de la phase de stabilisation peu rentable (Thiébaud *et al*, 1992a). Mais le choix du forestier doit être sûr pour promouvoir les meilleures tiges. Or pour effectuer son choix il ne peut s'appuyer que sur des critères de vigueur et de forme (compromis vigueur-forme) qui semblent bien en partie liés aux caractères génétiques, d'après les résultats obtenus au Lingas. Mais comme cette liaison peut être fugace, le forestier doit faire son choix à un âge optimal, c'est-à-dire dès que les disparités de vigueur sont suffisantes et sans trop tarder pour éviter l'influence croissante des disparitions des petits individus et celle des accidents aléatoires.

Ces premiers résultats devront être confirmés par de nouvelles observations, dans la même régénération pour examiner l'évolution des écarts morphologiques et génétiques quelques années après 1986, dans d'autres régénérations situées dans des environnements différents et, si possible, sur un nombre de gènes plus grand.

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 M Teissier-du-Cros et aux 2 lecteurs des *Annales des Sciences Forestières* pour leurs remarques afin d'améliorer la rédaction de ce texte.

RÉFÉRENCES

Bergmann F (1978). The allelic distribution at an acid phosphatase locus in Norway spruce

- (*Picea abies*) along similar climatic gradients. *Theor Appl Genet* 32, 57-64
- Bergmann F, Scholz F (1985) Effects of selection pressure by SO₂ pollution on genetic structure of Norway spruce (*Picea abies*). In: *Population genetics in forestry* (HR Gregorius, ed) 60, 267-275
- Bergmann F, Scholz F (1987) The impact of air pollution on the genetic structure of Norway spruce. *Silvae Genet* 36, 80-83
- Bouchon J, Dhote JF, Lanier L (1989) Réaction individuelle de hêtres (*Fagus sylvatica* L.) d'âges divers à diverses intensités d'éclaircie. *Ann Sci For* 46, 251-259
- Brown AHD (1979) Enzyme polymorphism in plant populations. *Theor Popul Biol* 15, 1-42
- Coles JF, Fowler DP (1976) Inbreeding in neighbouring trees in two White spruce populations. *Silvae Genet* 25, 29-34
- Comps B, Barrière G, Merzeau D, Letouzey J (1987) La variabilité alloenzymatique des hêtres dans les sous-domaines médio- et eu-atlantiques d'Europe. *Can J For Res* 17, 1043-1049
- Comps B, Thiébaud B, Paule L, Merzeau D, Letouzey J (1990) Allozymic variability in beechwoods (*Fagus sylvatica* L.) over central Europe: spatial differentiation among and within populations. *Heredity* 65, 407-417
- Comps B, Thiébaud B, Sugar I, Trinajstić I, Plazibat M (1991) Genetic variation of the Croatian beech stands (*Fagus sylvatica* L.): spatial differentiation in connection with the environment. *Ann For Fr* 48, 15-28
- Cuguen J, Thiébaud B, Ntsiba F, Barrière G (1985) Enzymatic variability of beech stands (*Fagus sylvatica* L.) on three scales in Europe: evolutionary mechanisms. In: *Genetic differentiation and dispersal in plants* (P Jacquard, ed) NATO ASI Ser, Springer Verlag, Berlin, G5, 17-39
- Delvaux J (1964) À propos de l'éclaircie des hêtres en forêt de Soignes. Les aspects qualitatifs. Station de recherches des Eaux et Forêts, Groenendaal-Hoeilaart, Belgique, Trav sér B, 30, 68 p
- Dupré S, Thiébaud B, Teissier-du-Cros E (1986) Morphologie et architecture des jeunes hêtres (*Fagus sylvatica* L.), influence du milieu; variabilité génétique. *Ann Sci For* 43, 85-102
- Erikson G, Schelander B, Akebrand W (1973) Inbreeding depression in an old experimental plantation of *Picea abies*. *Hereditas* 73, 185-194
- Falconne P (1985) Structure, croissance et aspects qualitatifs des plantations de hêtre (*Fagus sylvatica* L.). Mém 3^e année, ENITEF, Station de sylviculture et de production INRA, CNRF (doc 85/01), Nancy, 90p
- Falconne P, Keller R, Le Tacon F, Oswald H (1986) Facteurs influençant la forme des feuilles en plantation. *Rev For Fr* 38, 315-323
- Farris MA, Mitton JB (1984) Population density, outcrossing rate, and heterozygote superiority in ponderosa pine. *Evolution* 38, 1151-1154
- Felber F, Thiébaud B (1984) Étude préliminaire sur le polymorphisme enzymatique du hêtre (*Fagus sylvatica* L.), variabilité génétique de deux systèmes de peroxydases en relation avec les conditions écologiques. *Acta Oecol Oecol Plant* 5, 133-150
- 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
- Garnier M (1967) *Climatologie de la France, sélection de données statistiques*. Mém Mét Nat, n° 50, 293 p
- Geburek T (1986) Some results of inbreeding depression in Serbian spruce (*Picea omorika*). *Silvae Genet* 35, 169-172
- Geburek T, Scholz F, Knabe W, Vomweg A (1987) Genetic studies by isozyme gene loci on tolerance and sensitivity in an air polluted *Pinus sylvestris* field trial. *Silvae Genet* 36, 49-53
- Gottlieb LD (1977) Electrophoretic evidence and plant systematics. *Ann Missouri Bot Gard* 64, 161-180
- Gregorius HR, Krauhaussen J, Muller-Starck G (1986) Spatial and temporal differentiation among the seed in a stand of *Fagus sylvatica* L. *Heredity* 56, 255-262
- Haprick JL, Linhart YB, Mitton JB (1979). Relationships between life-history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plants. *Ann Rev Ecol Syst* 10, 173-200
- Hattermer HH, Muller-Starck G (1989) Des Waldsterben als Anpassungsprozeß. *Allg Forst u J Ztg*, 160 Jg, 11, 222-229

- Hubert F (1984) Influence du froid, de la lumière et du stress hydrique sur la formation du bois de hêtre. *Ann Sci For* 41, 323-334
- Kim Z (1980) Veränderung der genetischen Struktur von Buchenpopulationen durch Viabilitätsselektion im Keimlingstadium. Forstwiss Diss Universität Göttingen, 96 p
- Kim Z (1985) Viability selection at an allozyme locus during development in European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Silvae Genet* 34, 181-186
- King JP, Jeffers RM, Nienstaedt H (1970) Effects of varying proportions of self-pollen on seed yield, seed quality and seedling development in *Picea glauca*. In: *Meeting working group sexual reprod for trees*. IUFRO, Sei 22, Varparans, Finland, 15p
- Lanier L (1981a) 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, Parde J, Perrin R et Timbal J, eds) INRA, Paris, 239-241
- Lanier L (1981b) Les dégagements et nettoie-ments en futaie feuillue. *Rev For Fr* 33, n° sp, 19-40
- Lanier L (1986) *Précis de sylviculture*. École Nat Génie Rural Eaux et For, Nancy, 468 p
- Ledig FT, Guries RP, Bonefeld BA (1983) The relation of growth to heterozygosity in Pitch pine. *Evolution* 37, 1227-1238
- Merzeau D, Di Giusto F, Comps B, Thiébaud B, Letouzey J, Cuguen J (1989) Genetic control of isozyme systems and heterogeneity of pollen contribution in beech (*Fagus sylvatica* L.). *Silvae Genet* 38, 195-201
- Mitton JB, Knowles P, Sturgeon KB, Linhart YB, Davis M (1979) Association between heterozygosity and growth rate variable in three western forest trees. In: *Isozymes of North American forest trees and forest Insects*, Berkeley, California. Forest Service Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station, Rep PSW-48, 27-34
- Mitton JB, Grant C (1980) Observation on the ecology and evolution of Quaking aspen *Populus tremuloides* in the Colorado Front Range. *Am J Bot* 67, 202-209
- Moran GF, Brown AHD (1980) Temporal heterogeneity of outcrossing rates in Alpine ash (*Eucalyptus delegatensis* RT Bak) *Theor Appl Genet* 57, 101-105
- Muller-Starck G (1985a) Genetic differences between "tolerant" and "sensitive" beeches (*Fagus sylvatica* L.) in an environmentally stressed adult forest stand. *Silvae Genet* 34, 241-247
- Muller-Starck G (1985b) Reproductive success of genotypes of *Pinus sylvestris* L in different environments. In: *Population genetics in forestry* (HR Gregorius, ed) *Lecture Notes Biomath* 60, 118-133
- Muller-Starck G, Hattermer HH (1989) Genetische Auswirkungen von Umweltstress auf Albestände und Jungwuchs der Buche (*Fagus sylvatica* L.). *Forstarchiv* 60, 17-22
- Nanson A (1971) Tests de descendances d'épicéa commun. Stn Rech Eaux For, Groenendaal-Hoeilaart, Belgique, Trav sér E, 4, 63 p
- Nei M (1973) Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc Natl Acad Sci USA* 70, 3321-3323
- Nei M (1977) Statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Ann Hum Genet* 41, 225-233
- 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, Paris, 272-293
- Philips MA, Brown AHD (1977) Mating system and hybridity in *Eucalyptus pauciflora*. *Aust J Biol Sci* 30, 337-344
- Plessas ME, Strauss SH (1986) Allozyme differentiation among populations, stands and cohorts in Monterey pine. *Can J For Res* 16, 1155-1164
- Polge H (1981) Influence des éclaircies sur les contraintes de croissance du hêtre. *Ann Sci For* 38, 407-423
- Polge H (1981) Essai de ligniculture du hêtre à partir de régénération naturelles denses. *Bull Tech ONF* 14, 11-17
- Rehfeldt GE (1978) Genetic differentiation of Douglas-fir populations from the northern Rocky mountains. *Ecology* 59, 1264-1270
- Schutz JP (1981) L'éclaircie sélective de Schädlein, évolution et pratique actuelle. *Rev For Fr*, 33, n° sp, 7-18
- Shea KL (1985) Mating system and population structure in Engelmann spruce and subalpine fir. PhD, Univ Colorado, Boulder, CO, 144 p
- Sörensen FC, Miles RS (1974) Self pollination effects on Douglas fir and Ponderosa pine

- seeds and seedlings. *Silvae Genet* 23, 135-138
- Sørensen FC, Miles RS (1982) Inbreeding depression in height growth and survival of Douglas fir, Ponderosa pine and Noble fir to 10 years of age. *For Sci* 28, 283-292
- Squillage AE (1974) Average genetic correlations among offspring from open-pollinated forest trees. *Silvae Genet* 23, 149-156
- Stern K, Roche L (1974) *Genetics of forest ecosystems*. Springer Verlag, Berlin, 330 p
- Strauss SH, Libby WJ (1987) Allozyme heterosis in radiata pine is poorly explained by overdominance. *Am Nat* 130, 879-890
- Suner A, Röhrig E (1980) Die Entwicklung der Buchennaturverjüngung in Abhängigkeit von der Auflichtung des Altbestandes. *Forstarchiv* 51, 145-149
- Thiébaud B (1979) Étude écologique de la hêtraie dans l'arc montagneux nord-méditerranéen de la vallée du Rhône à celle de l'Ebre. Thèse Docteur D'État, Univ Sci Tech Languedoc, Montpellier 267 p + annexes
- Thiébaud B (1982) Observations sur le développement de plantules de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) cultivées en pépinière, orthotropie et plagiotropie. *Can J Bot*, 60, 1292-1303
- Thiébaud B (1984) Variabilité génétique écologique du «Hêtre commun» (*Fagus sylvatica* L.) dans les milieux montagnards et de hautes altitudes en Europe. Coll Inter, CNRS et Muséum d'Histoire Naturelle, «Écologie et biogéographie des milieux montagnards et de hautes altitudes», Gabas, Laruns, France, 10-12 septembre 1982. *Doc Écol Pyrénéenne*, 3-4, 513-521
- Thiébaud B, Felber F (1982) Polymorphisme enzymatique des populations de hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) et valeurs adaptatives de quelques provenances européennes. *Polymorphisme* 4, 27-38
- Thiébaud B, Lumaret R, Vernet P (1982) The buds enzymes of beech (*Fagus sylvatica* L.), genetic distinction and analysis of polymorphism in several french populations. *Silvae Genet* 31, 51-60
- Thiébaud B, Cuguen J, Dupré S (1985) Architecture des jeunes hêtres *Fagus sylvatica* L. *Can J Bot* 63, 2100-2110
- Thiébaud B, Comps B, Rucart M, Soroste S, Ntsame Okwo C (1992a) Développement des plants de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) dans une régénération naturelle, équienne, âgée de 18 ans. *Ann Sci For* 49
- Thiébaud B, Comps B, Rucart M, Soroste S, Ntsame Okwo C (1992b) Reclassements des plants de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) dans une régénération naturelle, équienne, âgée de 18 ans. *Ann Sci For* 49
- Yazdani R, Hadders G, Szmidt AE (1986) Supplemental mass pollination in a seed orchard of *Pinus sylvestris* L. investigated by isozyme analyses. *Scand J For Res* 1, 309-315
- Yeh FCH, Brune A, Cheliak WM, Chipman D (1983) Mating systems of *Eucalyptus citriodora* in a seed stand. *Can J For Res* 13, 1051-1055