

Morphologie et architecture des jeunes hêtres (*Fagus sylvatica* L.)

Influence du milieu, variabilité génétique

Sylvie DUPRÉ, Bernard THIÉBAUT * et Eric TEISSIER du CROS **

*Chef de la Subdivision de Commercy - Saint-Mihiel
Office National des Forêts, Château Stanislas, F 55200 Commercy*

** U.S.T.L., Institut de Botanique*

163, rue Auguste-Broussonnet, F 34000 Montpellier

*** I.N.R.A., Station d'Amélioration des Arbres forestiers, Ardon, F 45160 Olivet*

Résumé

Plantés ou régénérés naturellement les jeunes hêtres présentent souvent des défauts de forme. Deux causes ont été étudiées : une caractéristique du milieu, l'intensité lumineuse reçue par les semis, et le patrimoine génétique.

Les modalités de croissance des jeunes hêtres sont décrites rapidement en examinant les caractères de la pousse annuelle et le fonctionnement des axes.

L'influence de la lumière sur la morphologie des plants a été étudiée dans le Massif de l'Aigoual dans des régénérations naturelles. Abondante, la lumière favorise l'apparition de pousses d'exploration longues, elle a donc un effet positif sur la vigueur. Cet effet semble par contre néfaste à la forme puisque le nombre minimum de fourches est observé en demi-lumière. Pourtant, sachant que cette meilleure forme, en demi-lumière, est obtenue grâce à un nombre important de pousses courtes qui ne se ramifient jamais, nous avons montré que la pleine lumière est l'ambiance où les plants produisent le moins de fourches par occasion de fourcher (pousses longues).

La variabilité génétique a été étudiée dans 4 plantations comparatives où 35 provenances françaises ont été examinées. Dans un site donné, les différences de hauteur et de forme sont appréciables entre provenances. Certaines offrent un bon compromis vigueur-forme. La variabilité du polycyclisme est masquée par l'action du milieu : en milieu riche, le polycyclisme devient très fréquent et l'effet provenance s'amenuise. D'un site à l'autre, l'effet du milieu masque l'effet provenance. L'implantation de dispositifs comparatifs par grands types de stations s'avère donc nécessaire.

Mots clés : Forme, fourchaison, milieu, variabilité génétique, Fagus sylvatica.

1. Introduction

Qu'il soit planté en plein ou en complément de régénération, ou qu'il soit issu de régénération naturelle, le hêtre pose des problèmes de fourchaison et de flexuosité qui compromettent fréquemment l'avenir des peuplements. Et il est évident qu'une régénération incomplète ou une plantation peu dense auront moins de chances de donner un peuplement de bonne qualité qu'une régénération bien réussie ou une plantation dense, ne serait-ce que par le choix trop faible laissé au forestier.

De nombreux facteurs entrent en jeu dans le déterminisme de la forme du hêtre. Ils peuvent être classés en facteurs sylvicoles, facteurs du milieu et facteurs génétiques. Ils ont déjà fait l'objet d'une importante littérature (EBERMAYER, 1876 ; HOLM, 1937 ; KRAHL-URBAN, 1958 et 1962 ; TUCOVIC & JOVANOVIC, 1965 ; GALOUX, 1966 ; GOHRN, 1972 ; KLEINSCHMIT, 1977 ; GARELKOVA, 1977, 1978 et 1983 ; LÉPOUTRE & TEISSIER DU CROS, 1979 ; TEISSIER DU CROS *et al.*, 1980 et 1981 ; TEISSIER DU CROS & LÉPOUTRE, 1983 ; LE TACON, 1983 ; DUPRÉ, 1984 ; DUPRÉ *et al.*, à paraître). Cette littérature apporte de nombreuses informations sur la croissance et le développement des jeunes hêtres. Nous avons voulu les compléter en insistant sur une description très précise de la morphologie des plants de hêtres, plutôt que de la prendre en compte plus globalement : présence ou absence de fourches. Nous n'avons pas voulu pour autant nous écarter des grands nombres qui sont les seuls à pouvoir nous rapprocher objectivement du déterminisme de la croissance du hêtre. Les deux facteurs retenus dans notre étude sont :

- pour le milieu, l'effet de la lumière sur des régénérations naturelles ;
- pour la variabilité génétique, le comportement de diverses provenances de hêtre dans des essais multistationnels.

1.1. Rappels : modalités de croissance du hêtre (fig. 1)

Par définition, nous considérons qu'un *axe* est produit par un seul méristème terminal depuis son apparition jusqu'à l'arrêt de son fonctionnement. Tous les axes

FIG. 1

Développement sur 3 ans d'un jeune plant de hêtre.
Three year development of a young beech seedling.

Description de l'axe principal :

- 1) 1^{re} année, pousse annuelle à 2 cycles d'allongement.
Year 1. Shoot with two growth cycles
- 2) 2^e année, pousse annuelle à 2 cycles d'allongement.
Year 2. Shoot with two growth cycles.
- 3) 3^e année, pousse annuelle à 1 cycle d'allongement.
Year 3. Shoot with one growth cycle.



Axe: partie plagiotrope



Axe: partie orthotrope



Cicatrices laissées sur un axe par les écailles d'un bourgeon



Cicatrices au début d'un axe latéral, leur absence permet d'identifier un axe au développement immédiat

F₁: feuilles du premier cycle, sur l'axe principal



C: cotylédons

F_n: feuilles du n^e cycle sur l'axe principal



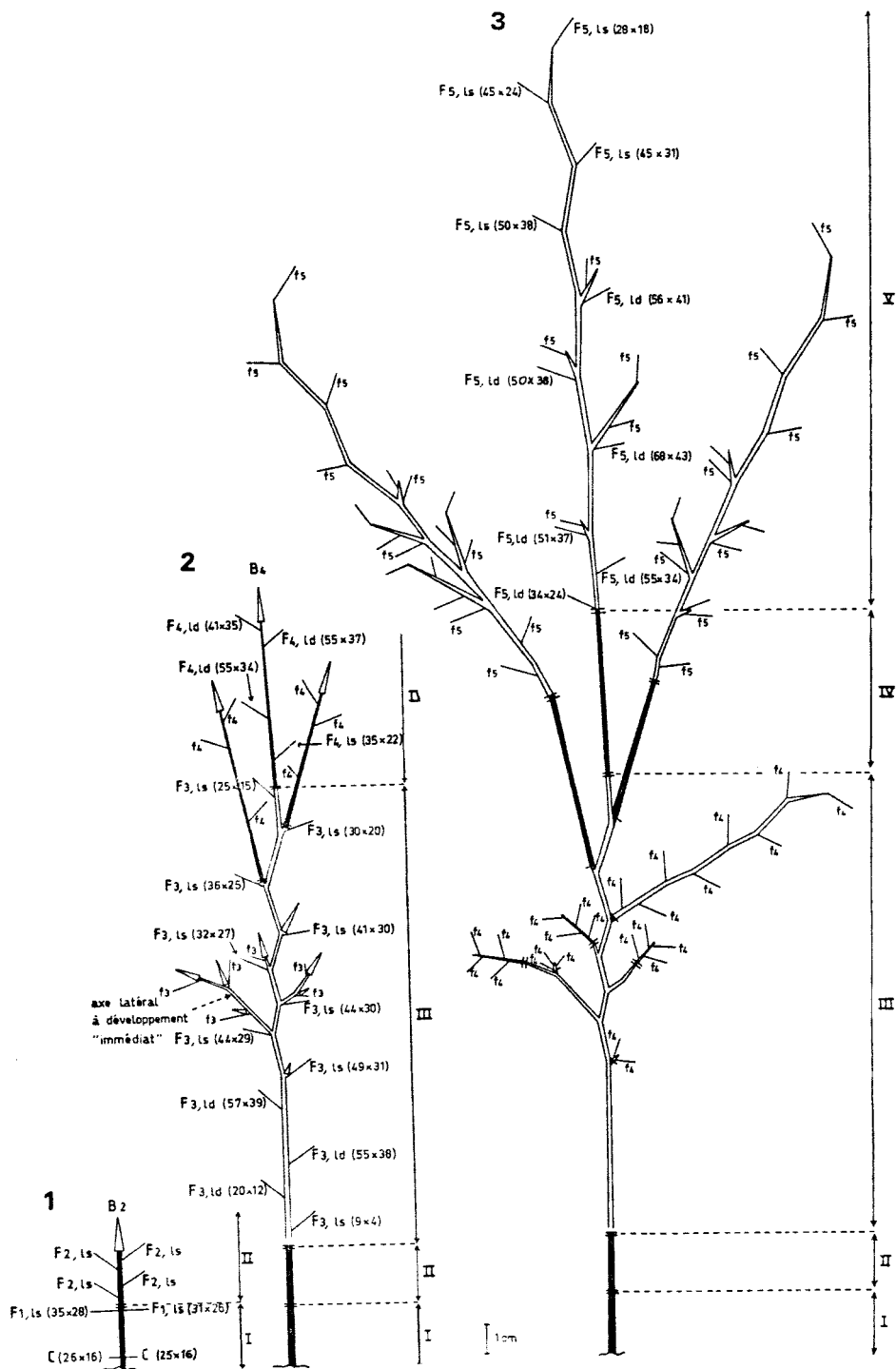
f_n: feuilles du n^e cycle sur un axe latéral



ls: limbe symétrique

ld: limbe dissymétrique

(35 × 28): longueur et largeur des feuilles sur l'axe principal (en millimètres)



aériens du hêtre ont une croissance *rythmique* caractérisée par des vagues successives d'allongement qui alternent avec des périodes de repos (WAREING, 1944 et 1954 ; LAVARENNE-ALLARY, 1965 ; LAVARENNE-ALLARY *et al.*, 1971). Ainsi, l'axe est formé par une succession d'unités de croissance, correspondant chacune à un *cycle* d'allongement continu (HALLE & MARTIN, 1968).

Pendant la période de végétation, la croissance se manifeste à l'extrémité des axes par la formation d'une *pousse annuelle* que nous définissons comme étant l'élongation totale de l'axe au cours d'une année, entre 2 bourgeons dormants, hivernés.

On distingue 2 types de pousses : les pousses « courtes » et les pousses « longues ». Les pousses courtes ont de 3 à 5 entre-nœuds courts et des bourgeons latéraux à peine ébauchés qui ne se développent jamais. Les pousses longues ont de 6 à 10 entre-nœuds de longueur variable et des bourgeons latéraux fonctionnels. Dans la production annuelle, les pousses courtes portent 77 p. 100 de la surface foliaire (RENARD, 1971), elles contribuent donc largement à l'exploitation du milieu : nous les avons nommées *pousses d'exploitation*. Les pousses longues représentent 63 p. 100 du poids sec des axes (*ibidem*), elles ont donc un rôle charpentier prépondérant et contribuent à l'exploration du milieu : nous les avons nommées *pousses d'exploration*.

Une pousse d'exploitation se développe toujours rapidement au printemps en un seul cycle de croissance : elle est *monocyclique*. Une pousse d'exploration peut être monocyclique comme la précédente. Mais elle peut présenter un allongement discontinu en plusieurs cycles de croissance : elle est alors *polycyclique*. Chez le hêtre, les pousses monocycliques et polycycliques se distinguent entre elles par leur mode de croissance, par la disposition de leurs organes et la forme de leurs feuilles (THIÉBAUT, 1981 et 1982 ; THIÉBAUT & PUECH, 1983). Pendant le premier cycle d'allongement, l'axe est plagiotrope, oblique à phyllotaxie alterne distique, les feuilles sont de forme régulière, ovale acuminée à bord sinué denté. A partir du second cycle, l'axe devient orthotrope, redressé à phyllotaxie alterne spiralée, les feuilles sont de forme irrégulière, plus ou moins arrondies à bord ondulé.

Dans une ramification, le développement des axes est hiérarchisé par une dominance apicale plus ou moins nette qui influence qualitativement et quantitativement leur croissance. Quatre voies sont possibles :

- La dominance apicale est forte et localisée dans un même méristème qui élabore la tige principale. Si les autres méristèmes donnent des axes latéraux, ces derniers sont obliques et petits. La tige principale est droite, formée d'un seul axe : son fonctionnement est *monopodique-droit* (figure 2, a et b).
- Tout en restant forte, la dominance apicale peut être transférée d'un méristème à un autre. L'ancien méristème dominant devient dominé et l'extrémité de l'axe primaire se latéralise. Un méristème latéral poursuit l'élaboration de la tige principale. Celle-ci est droite mais formée de plusieurs axes : son fonctionnement est *sympodique-droit* (figure 2, c).
- Lorsque la dominance apicale est faible et exercée par un seul méristème, la tige principale est oblique et monopodique : elle est concurrencée par des axes latéraux, et des fourches apparaissent : le fonctionnement est *monopodique-fourchu* (figure 2, d).
- Lorsque la dominance apicale est faible et exercée successivement par plusieurs méristèmes, la tige principale est oblique et sympodique. Et quand la dominance est

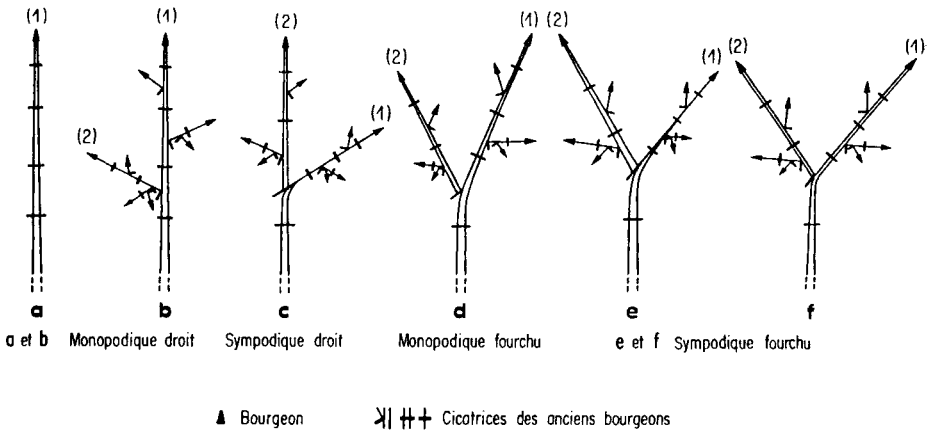


FIG. 2

Modes de développement des axes du hêtre.

Development possibilities of young beech seedlings.

exercée simultanément par deux ou plusieurs méristèmes équivalents, il n'y a plus de tige principale distincte. Dans les deux cas, le fonctionnement est *sympodique-fourchu* (figure 2, e et f).

2. Matériel et méthodes

2.1. Dispositif pour étudier l'influence du milieu

Cette étude s'est déroulée dans le Massif de l'Aigoual (Cévennes méridionales) où le hêtre se développe entre 1 000 et 1 500 m d'altitude. Les observations ont été effectuées dans 45 taches de régénération naturelle. Dans chaque tache un piquet a été enfoncé au « hasard » et les 30 individus les plus proches de ce repère ont été décrits. Sur le terrain, le relevé correspond donc à un cercle de rayon variable suivant la densité des semis.

Les 45 relevés ont été choisis de façon qu'ils se répartissent en nombre égal dans 3 classes de luminosité, évaluées approximativement en utilisant le coefficient de recouvrement du sol par les strates supérieures :

- classe ombre : coefficient supérieur à 75 p. 100 ;
- classe demi-lumière : coefficient compris entre 25 et 75 p. 100 ;
- classe lumière : coefficient inférieur à 25 p. 100.

Dans le Massif de l'Aigoual, sous un climat relativement sec et ensoleillé, les régénérations naturelles sont absentes en pleine lumière. Les relevés dits de lumière se situent donc dans des trouées de faible diamètre, dans une ambiance encore fores-

rière dans lesquels les semis ne présentent pas de polycyclisme. Dans toutes les parcelles observées, la dernière coupe était antérieure à la régénération. Le couvert n'a donc pas été perturbé depuis l'installation des semis.

Les taches de semis observées sont en majorité équiennes et âgées de 15 ans. Cet âge paraît favorable à notre étude pour 3 raisons essentielles :

- une dizaine d'années est nécessaire pour que l'architecture d'un plant se mette en place ;
- les cicatrices annuelles des bourgeons hivernés s'effacent sur les axes au bout de 20 à 30 ans ;
- enfin, le sylviculteur n'est pas encore intervenu et la variabilité de l'espèce s'exprime dans toute son amplitude.

La description morphologique met l'accent sur deux critères : la vigueur et la forme de la tige principale d'un plant.

2.11. *Critères de vigueur*

- hauteur du bourgeon terminal au-dessus du sol ;
- diamètre au ras du sol ;
- degré de ramification (= ordre de ramification maximum) ;
- nombre de pousses d'exploitation (E) et d'exploration (A), tels que $E + A =$ âge du plant.

2.12. *Critères de forme*

Les cinq variables retenues sont : le nombre d'années où la tige principale a eu un fonctionnement monopodique droit (MD), sympodique droit (SD), monopodique fourchu (MF), sympodique fourchu (SF) et la variable « fourche » égale à $MF + SF$.

L'âge moyen des plants diffère légèrement selon les classes de lumière. Aussi, pour chacun des plants, nous avons divisé les valeurs, exprimées en années, par leur âge. L'influence de la lumière sur ces variables morphologiques a été étudiée en procédant à une analyse de variance multivariable à un seul facteur (Amance 81).

2.2. *Dispositifs pour étudier la variabilité génétique*

Cette étude a été réalisée dans quatre plantations comparatives de provenances installées en pleine lumière par la Station d'Amélioration des Arbres Forestiers, I.N.R.A. Orléans (tabl. 1).

Comme précédemment, la description morphologique met l'accent sur la vigueur (hauteur, diamètre et degré de ramification de la tige principale) et sur la forme (MD, SD, MF, SF et fourche). De plus, comme une partie des plants présente du polycyclisme, celui-ci est observé sur les 2 dernières pousses annuelles (tabl. 5) : le plant est noté 1 si l'une au moins des 2 dernières pousses est polycyclique, 0 sinon ; les longueurs respectives des parties plagiotropes et orthotropes sans distinction des différents cycles orthotropes entre eux, ont été mesurées en 1982 et 1983 ; le nombre d'axes latéraux polycycliques a également été noté.

TABLEAU I

Principales caractéristiques des plantations comparatives de hêtre.

Main characteristics of the beech provenance tests.

Site (département)	Latitude Longitude Altitude (m)	Pluviométrie annuelle (mm)	Caractéristiques du sol	Age des plants depuis la graine (ans)	Espacement (m)	Nombre de provenances	Nombre de répétitions	Nombre plants par parcelle unitaire
Forêt domaniale d'Ecouves (61)	48°31' 0°06' E 300	850	Sol lessivé acide peu profond sur schiste et grès.	8	1,5 × 1,5	16	4	24
Forêt domaniale de Chaud (87)	45°41' 1°43' E 650	1 500	Sol brun sur arène granitique. Ancienne terre de culture.	8	1 × 2	23	1 à 2 selon les provenances	24
Orléans 11 (45) Pépinière I.N.R.A.	47°50' 1°46' E 100	600 + irrigation	Sol de pépinière amendé, travaillé et fertilisé.	8	0,5 × 1,2	35	3	10
Orléans 12 (45) Pépinière I.N.R.A.	47°50' 1°46' E 100	600 + irrigation	Sol de pépinière amendé, travaillé et fertilisé.	8	0,5 × 1,2	28	3	6

La variabilité génétique de la morphologie a été étudiée en même temps :

— au niveau intra-plantation, les facteurs analysés sont : provenances, milieu et interaction provenance-milieu. Mais dans les deux plantations d'Orléans, les surfaces sont trop restreintes (630 à 302 m² respectivement) et les répétitions homogènes ; l'interaction provenance-milieu n'y a pas été calculée ;

— au niveau interplantation, les dispositifs sont étudiés deux à deux en ne considérant que les provenances communes. Les facteurs analysés sont : provenance, site et interaction provenance-site. Le traitement mathématique a été réalisé par une analyse de variance multivariée à 2 facteurs avec interaction (Amance 81).

3. Résultats et discussion

3.1. Influence du milieu sur la morphologie

3.1.1. Effet sur la vigueur (tabl. 2)

L'effet de la lumière sur la vigueur est net et nos résultats confirment toutes les observations antérieures faites sur le hêtre. La hauteur est multipliée par 3 et le diamètre par 2 entre la classe ombre et la classe lumière. Le degré de ramification, sensiblement égal à l'ombre et en demi-lumière, augmente à la lumière. Pour ces 3 caractères, il y a un écart important entre les plants situés à l'ombre et en demi-lumière, d'une part (24 et 33 cm respectivement), et les plants situés à la lumière, d'autre part (69 cm).

TABLEAU 2

Effet de la lumière sur la vigueur.

Effect of light on growth.

Classes d'intensité lumineuse (450 individus observés/classe)	Ombre	Demi-lumière	Lumière	Analyse de variance
Hauteur en cm	24	33	69	*
Diamètre en mm	4,0	4,2	7,9	*
Degré de ramification	1,4	1,5	2,1	**
Nombre de pousses d'exploration/âge	0,36	0,56	0,73	**
Nombre de pousses d'exploitation/ âge	0,64	0,44	0,27	**

* et ** Différences significatives aux seuils de 5 et 1 p. 100 respectivement. Deux valeurs soulignées ne diffèrent pas significativement.

Les variables « nombre de pousses d'exploration/âge » et « nombre de pousses d'exploitation/âge » évoluent de façon continue et complémentaire en fonction de l'éclaircissement. Les plants ont 36 p. 100 de pousses d'exploration à l'ombre, 56 p. 100 en demi-lumière et 73 p. 100 à la lumière.

Ainsi, la lumière favorise à la fois la hauteur des plants et le nombre de pousses d'exploration et leurs longueurs.

3.12. Effet sur la forme (tabl. 3)

En première analyse, en ne tenant compte que de l'âge, la variable « nombre d'année à fonctionnement monopodique droit/âge (MD/âge) est significativement plus faible à la lumière qu'en demi-lumière ou à l'ombre. La variable « nombre d'années à fonctionnement sympodique droit/âge » (SD/âge) augmente de l'ombre vers la lumière. La variable « nombre d'années à fonctionnement monopodique fourchu/âge » (MF/âge) n'est pas influencée par la lumière. Par contre, les variables « nombre d'années à fonctionnement sympodique fourchu/âge » (SF/âge) et « nombre de fourche moyen par an » [$F/\text{âge} = (MF + SF)/\text{âge}$] sont minimales en demi-lumière et maximales en pleine lumière. Donc, la meilleure forme est apparemment obtenue en demi-lumière alors que le nombre de fourches est plus important à l'ombre et surtout à la lumière.

TABLEAU 3

Effet de la lumière sur la forme.
Effect of light on form.

Classes d'intensité lumineuse (450 individus observés par classe)	Ombre	Demi-lumière	Lumière	Analyse de variance
Nombre d'années à fonctionnement monopodique droit/âge, en % ..	95,3	95,4	93,5	**
Nombre d'années à fonctionnement sympodique droit/âge, en % ..	1,7	2,3	2,7	**
Nombre d'années à fonctionnement monopodique fourchu/âge, en %	1,0	1,1	1,2	
Nombre d'années à fonctionnement sympodique fourchu/âge, en % ..	2,0	1,6	2,4	*
Nombre d'années avec production d'une fourche/âge, en %	3,0	2,7	3,6	*

* et ** Différences significatives aux seuils de 5 et 1 p. 100 respectivement. Deux valeurs soulignées ne diffèrent pas significativement.

Mais cette méthode d'analyse ne tient pas compte de la nature des pousses annuelles. Or, les pousses d'exploitation ne se ramifient pas et les plants ne peuvent fourcher qu'à partir de pousses d'exploration. Sachant que ce type de pousses est plus

fréquent à la lumière qu'à l'ombre, nous avons voulu détecter si ce facteur agissait sur les variables MD, SD, MF, SF et « Fourches » réduites par le nombre de pousses d'exploration de chaque plant.

Nous avons donc, dans une deuxième analyse enlevé à MD le nombre de pousses d'exploitation puisque celles-ci donnent au plant une seule possibilité de fonctionnement : « monopodique droit ». Et nous avons éliminé les plants à exploitation stricte, soit 46. Le tableau 4 montre que la lumière favorise le fonctionnement monopodique et défavorise les autres modes de fonctionnement. Ainsi quand un plant explore, il fourche nettement moins à la lumière qu'à l'ombre.

La position du forestier devant une régénération est délicate. Une forte lumière au sol favorise indéniablement la fourchaison (tabl. 3). Mais des plants en pleine lumière sont néanmoins dans une situation favorable puisque produisant des pousses d'exploration, ils sont vigoureux, et profitent moins qu'à l'ombre des occasions de fourcher. En effet, le passage de l'ombre à la lumière multiplie par 3 la hauteur totale et par 2 le nombre de pousses d'exploration (tabl. 2) alors qu'il divise par 1,8 le nombre de fourches par occasion de fourcher (tabl. 4).

TABLEAU 4

Effet de la lumière sur la forme par rapport au nombre de pousses d'exploration.

Effect of light on form considering that only exploration shoots can produce forks.

Classes d'intensité lumineuse	Ombre (420 semis observés)	Demi-lumière (438 semis observés)	Lumière (446 semis observés)	Analyse de variance
Nombre d'années à fonctionnement monopodique droit, moins le nombre de pousses d'exploitation, divisés par le nombre de pousses d'exploration (A) : (MD-E)/A en %	56,2	75,1	79,3	*
Nombre d'années à fonctionnement sympodique droit/A : SD/A en %	6,0	5,1	3,6	*
Nombre d'années à fonctionnement monopodique fourchu/A : MF/A en %	3,5	2,3	2,0	
Nombre d'années à fonctionnement sympodique fourchu/A : SF/A en %	7,4	3,9	3,9	*
Nombre d'années avec production de fourche/A : F/A en %	10,9	6,2	5,9	*

* Différences significatives au seuil de 5 p. 100.

TABLEAU 5

*Variations intraplantations : analyse de variance des observations morphologiques et architecturales.
 Variability in each site : variance analysis of form characteristics.*

Caractères	Sites expérimentaux											
	Orléans 11 35 provenances			Orléans 12 28 provenances			Ecouves 16 provenances			Chaud 23 provenances		
	Effets			Effets			Effets			Effets		
	Prov.	Milieu	Prov.	Milieu	Prov.	Milieu	Prov.	Milieu	Prov.	Milieu	Inter- action	
Hauteur	**		**	**		**		**	*		**	
Diamètre	*		*	*		**		**	*		**	
Degré de ramification	**	**				**		**	**	**	**	
Monopodisme droit = MD	*				*	**		**		**	*	
Symphodisme droit = SD	**	*				**		**		*	*	
Monopodisme fourchu = MF						**		**		**	*	
Symphodisme fourchu = SF	*				*	**		**	**	**	*	
Fourches = MF + SF						**		**	**	**	*	
Polycyclisme sur axe	**					**		**	**	**	*	
Pousse plagiotrope axe en 1982	**					**		**	**	**	*	
Pousse plagiotrope axe en 1982	**		*	**		**		**	**	**	*	
Pousse plagiotrope axe en 1983	**	**				**		**	**	**	*	
Pousse orthotrope axe en 1983	**	**			**	**	**	**	**	**	*	
Polycyclisme sur latéraux	**	**		**	**	**	**	**	**	**	*	

* et ** Tests statistiques significatifs aux seuils de 5 et 1 p. 100 respectivement.

A ce stade, pourtant, notre étude souffre de deux handicaps que nous comblerons à l'avenir :

- nous n'avons pas étudié la transformation éventuelle de la forme sous l'action d'une coupe de mise en lumière ;
- les sites étudiés étaient tous à plus de 1 000 m d'altitude.

3.2. Variabilité génétique de la morphologie

3.21. Variations intra-plantations (tabl. 5)

● *Critères de vigueur.* Bien que manifeste à Orléans 11, Orléans 12 et à Chaud, l'effet provenance n'apparaît pas à Ecouves. En effet, dans ce dernier site, il est masqué par un effet du milieu (hétérogénéité entre répétitions) et surtout par l'interaction provenance-milieu, lorsque l'analyse en a tenu compte (F de Fischer pour les provenances réduit par le F de l'interaction lorsque ce dernier est significatif). Pour estimer le gain de hauteur apporté par le choix des meilleures provenances dans chaque site, nous avons comparé les hauteurs moyennes de la meilleure provenance à la moyenne de l'essai et à la moins bonne provenance (tabl. 6). Les différences absolues constatées sont importantes et du même ordre qu'une année de croissance lorsqu'on compare la meilleure et la moins bonne des provenances. Ce gain peut se chiffrer financièrement en terme d'économie de dégagements, il est donc appréciable pour le forestier, d'autant plus qu'il apparaît dès les premières années de plantation, phase pendant laquelle les plants sont sensibles à la concurrence. KLEINSCHMIT (1977) et TEISSIER DU CROS (1980) ont déjà mentionné des résultats similaires.

TABLEAU 6

*Gains de hauteur entre provenances dans chaque essai.
Height gain at each site.*

Essais Hauteur en cm	Orléans 11	Orléans 12	Ecouves	Chaud	Orléans 2
Meilleure provenance	342	380	132	178	195
Moyenne générale	299	323	114	154	163
Moins bonne provenance	263	282	99	122	142
	36	57	18	24	32
	43	41	15	32	21

● *Critères de forme.* Aucun effet de provenance n'a été décelé à Orléans pour la fourchaison, par contre, celui-ci est sensible à Chaud et à Ecouves, du fait, notamment, d'un classement des provenances similaires dans les différentes répétitions (absence d'interaction). S'il est plus difficile de chiffrer financièrement le gain apporté par le

choix des provenances les moins fourchues en termes d'économies d'interventions (taille et élagage), ce gain est plus net en termes de qualité du peuplement et du produit. La baisse relative du nombre de fourches de la meilleure provenance à la moyenne de l'essai (tabl. 7) est de 47, 44, 27 et 50 p. 100 respectivement à Orléans 11, Orléans 12, Ecouves et Chaud.

TABLEAU 7

*Nombre moyen de fourches et gain relatif de forme dans les 4 essais.
Form gain at each site.*

Nombre de fourches (gain)	Essai			
	Orléans 11	Orléans 12	Ecouves	Chaud
Meilleure provenance	0,62 (— 47 %)*	0,76 (— 44 %)	0,77 (— 27 %)	0,40 (— 50 %)
Moyenne de l'essai	1,16 (— 28 %)	1,36 (— 30 %)	1,05 (— 21 %)	0,80 (— 32 %)
Moins bonne provenance	1,62	1,94	1,33	1,17

* Gain exprimé en différence relative par rapport à la valeur située en dessous dans le tableau.

Pour examiner l'influence de l'altitude d'origine sur la forme, nous avons observé le classement des provenances selon le nombre de fourches. Les corrélations « nombre de fourches-altitude d'origine » ne diffèrent pas statistiquement de zéro et, en pratique, parmi les meilleures provenances on en trouve aussi bien de haute altitude, comme Aubrac (1 100 m) que de basse altitude. Il est donc possible que la bonne forme observée dans les peuplements d'altitude soit essentiellement un effet du milieu.

• *Le polycyclisme.* GALOUX (1966) a montré que le polycyclisme est sous forte dépendance génétique. TEISSIER DU CROS *et al.* (1981) signalent l'existence d'une forte interaction génotype \times milieu du fait de la sensibilité du polycyclisme à la fertilité des sites.

Dans nos tests comparatifs, la variabilité du polycyclisme n'est significative qu'à Chaud. A Ecouves, l'effet provenance est masqué par l'interaction provenance répétition. A Orléans, aucun des deux facteurs, provenances et répétition, n'a d'effet, car un grand nombre de plants sont polycycliques. Les bonnes conditions (fertilisation, irrigation) de ces deux dernières plantations en sont certainement responsables. L'action du milieu est prépondérante sur les longueurs des parties orthotropes.

Le nombre d'axes latéraux affectés par le polycyclisme montre un effet significatif du facteur provenance pour Orléans 11. Cet effet est masqué par l'interaction provenance-répétition pour Chaud et Ecouves. Le classement des provenances selon

le nombre d'axes latéraux polycycliques peut être intéressant dans la mesure où l'on connaît son effet néfaste sur la forme (DUPRÉ, 1984 ; DUPRÉ *et al.*, à paraître). En général, une provenance se classe très différemment d'un site à l'autre. Notons tout de même la provenance Haye (Lorraine) dont le nombre d'axes latéraux polycycliques est parmi les plus faibles à Orléans 12 et à Ecouves, ainsi que Mormal (Bordure Manche), à Chaud et à Orléans 11. Ces deux provenances se classent bien aussi pour la forme dans chacune des plantations.

Ainsi, il apparaît que dans des conditions moyennes, l'effet provenance joue un rôle dans l'apparition du polycyclisme sur la tige principale. Quand les conditions de milieu s'améliorent (climat, sol, espace vital), le polycyclisme devient plus fréquent et l'effet provenance s'amenuise. Ce dernier ne se manifeste alors qu'au niveau de la fréquence et de l'ampleur du polycyclisme sur les axes latéraux.

• Vigueur et forme sont-ils compatibles ? Dans un site donné, les classements des provenances pour les deux types de critères sont indépendants, mais il est possible d'en détecter certaines qui produisent un bon compromis vigueur-forme comme Souilly (Lorraine) à Orléans 11, Retz (Picardie) ou Eu (Normandie) à Orléans 12, Sousceyrac (Lot) à Ecouves et Hesdin (Bordure Manche) à Chaud. De tels compromis avaient aussi été signalés par KLEINSCHMIT (1977) en R.F.A. avec différentes provenances allemandes.

3.22. *Variations inter-plantations*

Cette dernière phase de l'étude a été réalisée en comparant le comportement d'un échantillon de provenances communes aux plantations prises deux à deux. Du fait de son nombre élevé de provenances, Orléans 11 a en général servi de référence.

Le facteur site, c'est-à-dire l'effet du milieu, joue un rôle prépondérant ; on pouvait s'y attendre. Mais l'interaction provenance-site est telle que l'effet provenance, détecté précédemment, est masqué. La principale conséquence en est que nous n'avons pas pu déceler ailleurs que dans la comparaison Orléans 11-Orléans 12 (contiguës sur le terrain) des provenances alliant une vigueur correcte et une forme satisfaisante dans au moins deux sites. En l'absence de provenance « passe partout », il apparaît malheureusement que seule l'implantation de dispositifs comparatifs par grands types de milieux, apportera l'information nécessaire au choix des forestiers.

4. Conclusion et perspectives d'avenir

La croissance du hêtre s'effectue selon un programme de développement propre à l'espèce. Mais ce programme donne des individus morphologiquement et architecturalement très différents sous l'influence interactive du milieu et du patrimoine génétique.

Parmi les composantes du milieu, nous avons montré, en montagne, le rôle quantitatif de la lumière sur le développement des jeunes plants. La pleine lumière favorise la croissance, c'est en demi-lumière que le nombre de fourches est le plus faible, mais c'est bien en pleine lumière que le plan produit le meilleur compromis

vigueur-forme. La tâche difficile du forestier est de procurer à la régénération acquise un éclaircissement maximum compatible avec la gestion du peuplement.

Le deuxième volet analysé ici, est la variabilité observée dans les plantations comparatives de provenances. Dans chaque site, une variabilité génétique a généralement pu être mise en évidence, mais l'influence du milieu d'une part et l'indépendance génétique entre les caractères de vigueur et de forme d'autre part, font qu'il est actuellement impossible de détecter des provenances plastiques, excellentes pour ces deux types de caractères. Nous avons donc suggéré des compromis qu'il serait souhaitable de préciser aussi vite que possible. Ce complément d'information sera donné dans un bilan complet de la première série française de plantations comparatives de provenances de hêtre âgée maintenant de 6 ans. Nous pensons avoir insisté suffisamment aussi sur la nécessité du réseau de plantations comparatives de provenances par grands types de milieux pour lequel le relais de la recherche est dès maintenant demandé aux gestionnaires concernés.

Nous pensons avoir apporté ici plusieurs types d'informations utiles aux gestionnaires de la hêtraie, pour les régénérations naturelles comme pour les plantations. Nous avons mis au point une technique d'appréciation de la forme aussi objective que possible en tenant compte des modalités de croissance du hêtre. L'étude du comportement de jeunes semis naturels en fonction de l'éclaircissement devra être poursuivie dans deux directions :

- régénérations naturelles de basse altitude,
- modification de l'éclaircissement, effet des dernières coupes secondaires ou de la coupe définitive.

L'étude de la variabilité génétique pourra être poursuivie aussi dans deux directions :

- effet de l'âge sur l'évolution de la forme dans les plantations,
- transmissibilité héréditaire de la forme..

Reçu le 23 décembre 1984.

Accepté le 11 mars 1985.

Remerciements

Nous souhaitons remercier les centres de l'Office National des Forêts de Montpellier, d'Alençon et de Limoges pour l'intérêt qu'ils portent à nos travaux et pour leur collaboration dans la gestion des dispositifs de terrain. Nous exprimons notre gratitude à Michel BUFFET et François LE TACON pour les excellents conseils qu'ils nous ont donnés pour améliorer et clarifier ce texte.

Summary

*Young beech-tree morphology and architecture.
Environmental and genetic variability*

Planted or naturally regenerated young beech trees exhibit form defects. Two causes are studied in this paper : light as an environmental factor and genetic variability.

A few definitions first (fig. 1). Short shoots have 3 to 5 internodes, they never branch, but carry 77 p. 100 of the total foliar area. They are called exploitation shoots. Long shoots have 6 to 10 internodes, they may branch. They represent 63 p. 100 of shoot dry weight. They are called exploration shoots. Only exploration shoots may be polycyclic, i.e. have several growth waves in one growing season. If apical dominance is strong and located on the same meristem, growth is monopodic-straight (fig. 2, a and b). Growth becomes sympodic-straight when apical dominance is transferred to a lateral meristem (fig. 2, c). When apical dominance weakens, growth is monopodic or sympodic-forked according to the number of meristems functioning together (fig. 2, d to f).

The effect of light was studied in natural regeneration areas at 1200 meters above sea level, in Aigoual Mountains, Southern France. 45 areas, each containing 30 seedlings, were sampled under 3 light levels corresponding to 3 levels of canopy cover : full-light, half-light and shade. Characteristics measured concerned vigour : total height, types of shoots (exploration or exploitation) ; and form (mono or sympodic, straight or forked). No polycyclism was present at this elevation. A direct analysis of these characteristics (tabl. 2 and 3) shows that full-light increases the number of exploration shoots and the total height. Half-light or shade favour exploitation shoots which never branch. The form is best in the latter conditions, but seedlings do not grow. A second analysis (tabl. 4) eliminating seedlings without exploitation shoots was applied. It shows that when a seedling has produced exploration shoots its forking risk is weakest in full-light. These results are very important for forestry management but they need confirmation in two directions : extension to low elevation regeneration areas and the effect on seedling form of a variation in light intensity due to part or total removal of the pre-existing stand.

The genetic variability of vigour and form was studied in four 8-year-old provenance tests (tabl. 1). Characteristics observed were the same as previously, but, since polycyclism was present in a number of seedlings, its role related to height-growth and form was also analysed. Height-growth is variable in 3 of the four provenance tests (tabl. 5). In the fourth test, named Ecouves, a poor and heterogeneous site, provenance variability is masked by a strong site effect. The choice of the best provenance produces a gain in height which roughly corresponds to one growing season shoot increment and which can easily be interpreted in economic terms (tabl. 6). Variability of form is absent in the Orléans trials (tabl. 5), but a slight one is detected at Ecouves and Chaud, where there is no provenance-environment interaction on forking.

Improvement in form (tabl. 7) is high but very difficult to express in economic terms. Because of the high provenance environment-interaction, no provenance shows enough flexibility to be the best at several sites both for vigour and form. Provenance tests will have to be established in the main regions where beech is planted and compromise provenances will have to be looked for. Such compromises can already be detected in our trials.

The positive effect of polycyclism on height growth is evident, but it becomes a troublesome characteristic for form. When limited to the terminal shoot it is favorable, but when appearing on laterals it may end as forks in the following growing season. Polycyclism is connected to abundance : abundance of light, of nutrients, of space. Planting techniques including spacing, fertilization and early thinnings should be closely adapted to soil fertility, water supply and canopy consistency if planted under a pre-existing shade stand.

Key words : Form, forking, environment, genetic variability, *Fagus sylvatica*.

Références bibliographiques

- Anonyme, 1981. *AMANCE 81*. Station de biométrie de l'I.N.R.A. de Nancy, 517 p.
- DUPRÉ S., 1984. *Morphologie et architecture des jeunes plants de hêtre (Fagus sylvatica L.) : influence du milieu et de la variabilité génétique*. Mémoire de 3^e année, E.N.I.T.E.F., Nogent-sur-Vernisson, 85 p.
- DUPRÉ S., TEISSIER DU CROS E., THIÉBAUT B. Morphologie et architecture des jeunes hêtres (*Fagus sylvatica L.*) : influence du milieu et de la variabilité génétique. I.U.F.R.O., project group P1.10-00. Symposium on « *Improvement and silviculture of beech* », Grosshansdorf, mai-juin 1984, West Germany, à paraître.
- EBERMAYER E., 1876. *Die gesammte Lehre der Waldstreu*. Verlag J. Springer, Berlin, 300 p.

- GALOUX A., 1966. La variabilité génécologique du hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) en Belgique. Groenendaal-Hoeilaart : Station de Recherches des Eaux et Forêts travaux série A, 11, 121 p.
- GARELKOVA Z., 1977. Ecological variation of beech in north-western Bulgaria. *Gorskostop. Nauka*, **14** (6), 19-31.
- GARELKOVA Z., 1978. Versatilité des organes reproducteurs mâles du hêtre. *Gorskostop. Nauka*, **15** (1), 17-31.
- GARELKOVA Z., 1983. Photosynthesis and transpiration of beech seedlings from different altitudes above sea-level. *Gorskostop. Nauka*, **20** (3), 19-27.
- GOHRN V., 1972. Provenance and progeny trials with european beech, *Forstl. Forsogvaes. Dan*, **33** (2), 82-113.
- HALLÉ F., MARTIN R., 1968. Etude de la croissance rythmique chez l'hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll-Arg), Euphorbiacées, Crotonoïdes. *Adansonia* série 2, tome VIII, fasc. 4, 476-503.
- HOLM F., 1937. Bogeracer (Races de hêtre). *Forstl. Forsogwoes. Dan.*, **14** (2), 193-254.
- KLEINSCHMIT J., 1977. Forstplanzenzüchtung und Saatgutbereitstellung beim Laubholz. *Forst. und Holzwirt*, **32** (21), 1-7.
- KRAHL-URBAN J., 1958. Vorläufe Ergebnisse von Buchen-Proveniensenversuchen. *Allg. Forst. Jagdztg*, **129**, 242-251.
- KRAHL-URBAN J., 1962. Buchen : Nachkommenschaften. *Allg. Forst. Jagdztg*, **133** (2), 23-28.
- LAVARENNE-ALLARY S., 1965. Recherches sur la croissance des bourgeons de chêne et de quelques autres espèces ligneuses. *Ann. Sci. For.*, **22** (1), 1-203.
- LAVARENNE-ALLARY S., CHAMPAGNAT P., BARNOLA P., 1971. Croissance rythmique de quelques végétaux des régions tempérées cultivés en chambre climatisée à température élevée et constante sous diverses photopériodes. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **118** (3-4), 131-162.
- LEPOUTRE B., TEISSIER DU CROS E., 1979. Croissance et nutrition de semis d'un an de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) de différentes provenances, élevées sur substratum naturel acide et sur même substratum calcaire. *Ann. Sci. For.*, **36** (3), 239-262.
- LE TACON F., 1983. La plantation en plein découvert : une des causes de la mauvaise forme du hêtre dans le Nord-Est de la France. *Rev. For. Fr.*, **35** (6), 452-461.
- RENARD Ch., 1971. Quelques caractères des auxilablastes chez le hêtre en Haute-Ardenne. *Lejeunia*, Rev. de botanique, n.s., **59**, 1-14.
- TEISSIER DU CROS E., 1980. Où en est l'amélioration des feuillus ? Situation en République Fédérale d'Allemagne et en France. *Rev. For. Fr.*, **32** (2), 149-166.
- TEISSIER DU CROS E., KLEINSCHMIT J., AZÉUF P., HOSLIN R., 1980. Drehwuchs bei Buche, Variabilität und Erbllichkeit. *Forstarchiv*, **51** (3), 41-47.
- TEISSIER DU CROS E., LE TACON F., NEPVEU G., PARDÉ J., PERRIN R., TIMBAL J., 1981. *Le hêtre*. I.N.R.A., Département des Recherches Forestières, Paris, 613 p.
- TEISSIER DU CROS E., LEPOUTRE B., 1983. Soil x provenance interaction in beech (*Fagus sylvatica* L.). *For. Sci.*, **29** (2), 403-411.
- THIÉBAUT B., 1981. Observations sur le polymorphisme des axes du hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.), orthotropie et plagiotropie. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **292**, série III, 483-488.
- THIÉBAUT B., 1982. Observations sur le développement de plantules de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) cultivées en pépinière, orthotropie et plagiotropie. *Can. J. Bot.*, **60** (8), 1292-1310.
- THIÉBAUT B., PUECH S., 1983 et 1984. Développement du hêtre commun : Morphologie et architecture de l'arbre.
— 1^{re} partie : Le développement des plants. *Rev. For. Fr.*, **35** (6), 443-451, 1983.
— 2^e partie : Le développement des arbres. *Rev. For. Fr.*, **36** (1), 45-48, 1984.
- THIÉBAUT B., CUGUEN J., DUPRÉ S., 1986. Architecture des plants de hêtre (*Fagus sylvatica* L.). *Can. J. Bot.* (à paraître).
- TUCOVIC A., JOVANOVIC M., 1965. Prilog proucavanja varijabiliteta bukve u Srbiji. *Zbornik Knj*, **5**, 112-115.
- WAREING P.F., 1944. Photoperiodism in woody species. *Forestry*, **22**, 1-211.
- WAREING P.F., 1954. Growth studies in woody species. VI. The locus of photoperiodic perception in relation to dormancy. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, **7**, 1-261.