



HAL
open science

Développement du Hêtre commun : morphologie et architecture de l'arbre

Bernard Thiébaud, S. Puech

► **To cite this version:**

Bernard Thiébaud, S. Puech. Développement du Hêtre commun : morphologie et architecture de l'arbre. Revue forestière française, 1983, 35 (6), pp.443-451. 10.4267/2042/21680 . hal-03423751

HAL Id: hal-03423751

<https://hal.science/hal-03423751>

Submitted on 10 Nov 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

technique et forêt

DÉVELOPPEMENT DU HÊTRE COMMUN : MORPHOLOGIE ET ARCHITECTURE DE L'ARBRE

1^{re} partie : Le développement des plants^(*)

B. THIÉBAUT - S. PUECH

NDLR :

Récemment est parue, éditée par l'Institut national de la Recherche agronomique, une « Monographie du Hêtre », dont une bonne part des auteurs est bien connue de nos lecteurs.

D'autres le sont moins et, parmi eux, certains collègues universitaires qui se sont intéressés depuis plusieurs années au Hêtre, et tentent d'approfondir les connaissances de base sur la biologie de cette essence.

Nous avons demandé à l'un d'entre eux, Monsieur Bernard Thiébaud, de l'Université de Montpellier, de faire part à nos lecteurs du résultat de ses travaux récents sur la morphologie et l'architecture du Hêtre dans ses phases de développement juvénile, ainsi que de son devenir architectural et au plan de sa floraison, un peu plus tard.

Bien entendu, les études conduites par Bernard Thiébaud et Suzette Puech l'ont été dans des conditions propres à l'expérimentation en pépinière et sur des arbres isolés. Les résultats ne peuvent donc être transposés directement dans les conditions forestières habituelles à la hêtraie, en peuplements forestiers.

(*) Dans le prochain numéro (n° 1/1984), la deuxième partie de cet article sur le développement des hêtres plus âgés « Développement du Hêtre commun : morphologie et architecture de l'arbre ; le développement des arbres ».

Ainsi que le note toutefois l'auteur dans son premier article — que nous publions dans ce numéro — ces études de base constituent une approche indispensable du programme de développement propre au Hêtre, qu'il faut connaître à fond avant d'entreprendre une recherche avec les modifications à ce programme (ou à ces programmes) en fonction de la dérive génétique, du type de station, des variables climatiques..., de la sylviculture.

Afin d'approfondir ces questions, les auteurs se proposent d'ailleurs de poursuivre leurs travaux actuels en liaison et en collaboration avec les généticiens forestiers et les sylviculteurs.

Une heureuse coïncidence a voulu que l'un de nos collaborateurs attirés, Monsieur Le Tacon, propose à la Revue forestière française un article relatant ses observations sur les modifications morphologiques considérables enregistrées par les semis et plants de hêtre, en fonction des conditions variées rencontrées dans divers peuplements de hêtres en Meuse.

Nous avons, dès lors, pensé proposer successivement :

— dans le présent numéro, un premier article de B. Thiébaud et S. Puech sur la morphologie et l'architecture du jeune Hêtre, qui sera immédiatement suivi de l'article de F. Le Tacon sur un thème assez proche, bien que se situant, lui, dans des conditions « forestières » ;

— dans le prochain numéro, la deuxième partie de la contribution de B. Thiébaud et S. Puech sur le développement des hêtres plus âgés.

La bibliographie relative aux deux articles Thiébaud-Puech sera regroupée à la fin du second.

Nul doute que nos lecteurs — même si, parmi eux, ceux qui s'attendaient à trouver la solution à l'irritant problème de la mauvaise forme des plantations de hêtres seront déçus — seront convaincus que, de travaux fondamentaux de cette nature, sortira un jour la connaissance exacte de l'action du sylviculteur, connaissance de nature à guider ses choix.

Les propriétés sylvicoles d'un arbre dépendent en grande partie de ses caractères *morphologiques* et *architecturaux*. La provenance des arbres (variabilité génétique), le milieu dans lequel ils se développent ainsi que les pratiques sylvicoles ont une influence sur ces propriétés. Cependant chaque arbre ajuste sa forme aux conditions de vie dans les limites du programme de développement propre à l'espèce.

La connaissance du programme de développement du Hêtre nous paraît indispensable, non seulement pour décrire les différentes formes d'arbres, mais également pour mieux apprécier l'influence du milieu et des pratiques sylvicoles.

Le mode de croissance du Hêtre commun commence à être connu (B. Thiébaud, 1981 et 1982 ; B. Thiébaud et *al.*, 1981 ; B. Thiébaud et G. Moyen, à paraître). Nous examinerons successivement le développement de plants cultivés en pépinière puis celui des arbres.

CONDITIONS D'ÉLEVAGE DES PLANTULES

Les faînes ont été récoltées dans trois stations : à Eawy (Seine-Maritime), à 150 m d'altitude, sur limons ; dans l'Aubrac (Puy-de-Dôme), à 1 150 m, sur terrains volcaniques et au Liron (Gard), à 900 m, sur terrains primaires siliceux.

La levée de dormance a été effectuée selon les techniques proposées par M. Bonnet-Masimbert et C. Muller (1976), en stratification humide à 5 °C. Dès la sortie des racines les repiquages ont été réalisés en pots de 5 l placés dans des coffres sous ombrière à 60 %, au terrain d'expérience du

Centre d'Études phytosociologiques et écologiques (C.E.P.E.) L. Emberger, C.N.R.S. (Montpellier). Ces pots sont arrosés par aspersion selon l'intensité de la sécheresse. Chaque printemps, ils reçoivent 10 g d'engrais complet à décomposition lente (Osmocot, 17-10-10). Pendant les quatre années de culture (1979 à 1982), les effectifs ont évolué : sur 107 plantules repiquées en 1979, 95 demeuraient en place à la fin de la première année, 46 à la fin de la seconde et 39 à la fin de la troisième et de la quatrième année ; soit 92 %, puis 43 %, et enfin 36,5 % de l'effectif initial.

En pépinière toutes les plantules ont été soumises aux mêmes traitements. Les conditions expérimentales, très différentes des conditions naturelles, ont pu cependant révéler ou amplifier les phénomènes qui vont être décrits.

DÉVELOPPEMENT DES PLANTULES

Première année de culture

Le premier bourgeon (B_1) se forme à l'extrémité de l'axe principal vertical, après le développement de deux cotylédons (C) sub-égaux et de deux feuilles (F_1) de taille à peu près identique. Ces feuilles sont différentes de celles d'un arbre adulte : leur couleur est plus foncée, leur limbe plus épais et le nombre des nervures moins grand. Pour l'instant, nous qualifierons ces premières feuilles de « juvéniles ». La base de leur limbe est symétrique. Elles « axillent » des ébauches de bourgeons latéraux (b_1). Les cotylédons et ces premières feuilles sont opposés-décussés.

Chez 15 des 95 plantules dénombrées à la fin de la première année, le bourgeon (B_1) a subsisté tout l'hiver. Chez les autres plantules, le bourgeon (B_1) a été fugace et un second cycle d'allongement s'est produit.

Après l'ouverture du bourgeon (B_1) fugace, l'axe s'allonge à la verticale puis un nouveau bourgeon (B_2) s'individualise à son extrémité. Les feuilles (F_2), insérées sur l'axe entre (B_1) et (B_2), ont une forme « juvénile » et sont en position alterne-spiralée. Leur nombre varie d'un plant à l'autre. Les limbes sont à bases symétriques mais de tailles inégales : les plus grands étant terminaux ou subterminaux. Elles « axillent » des bourgeons latéraux (b_2) plus ou moins développés. Pour 40 plantules, soit 42 % des cas, la croissance annuelle s'achève alors et le bourgeon (B_3) persiste tout l'hiver.

Un troisième cycle a pu être observé sur 25 plantules, soit 26,5 % des cas. Le bourgeon (B_2) entre à son tour en activité dès la première année : l'axe s'allonge à nouveau, toujours verticalement. Il porte des feuilles (F_3) semblables aux feuilles (F_2), des bourgeons latéraux (b_2) et un bourgeon apical (B_3), (fig. 1 et 2 p. 446).

Lorsque le troisième bourgeon apical s'ouvre, l'axe porte des feuilles (F_4) du même type que les précédentes, des bourgeons axillaires (b_4) et un bourgeon apical (B_4). 4 % des plantules ont ainsi présenté quatre cycles d'allongement et 1 % des plants jusqu'à cinq cycles.

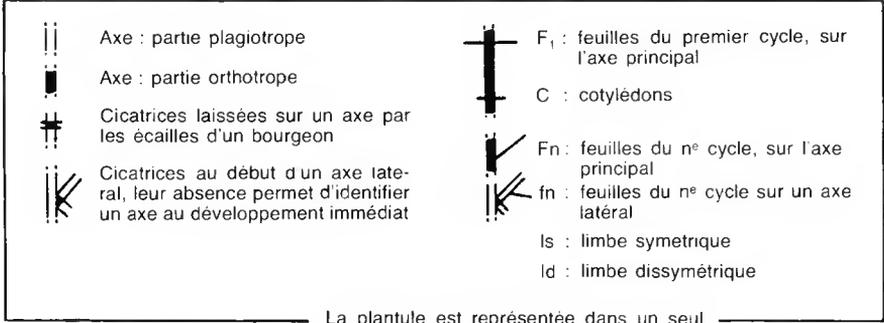
Lorsque le bourgeon terminal (B_1 ou B_2 ...) avorte, un axe latéral peut se développer verticalement. Il porte lui aussi des feuilles « juvéniles » en disposition alterne-spiralée. La ramification cependant est un phénomène rare au cours de la première année (10 plantules, soit 10 % des cas) et paraît bien être la réponse à un traumatisme.

Ainsi, la première année, tous les axes sont orthotropes tant par leur direction de croissance verticale que par la phyllotaxie⁽¹⁾ spiralée des feuilles dont les limbes sont disposés dans plusieurs plans autour de l'axe.

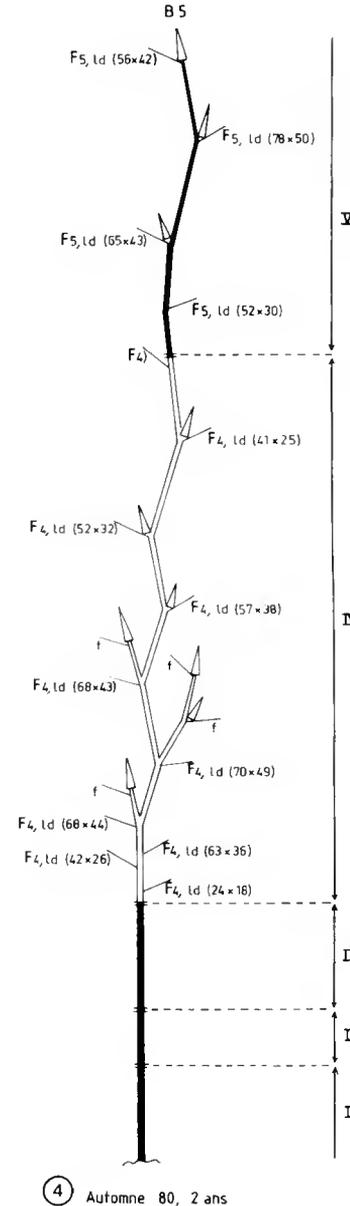
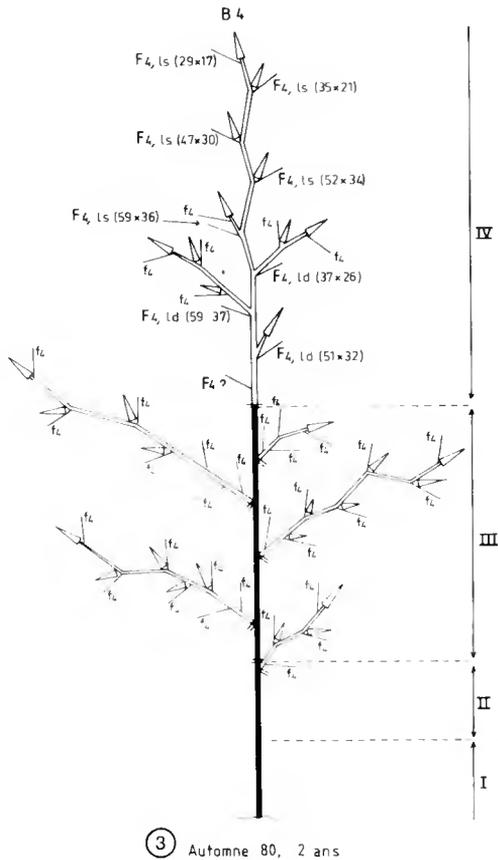
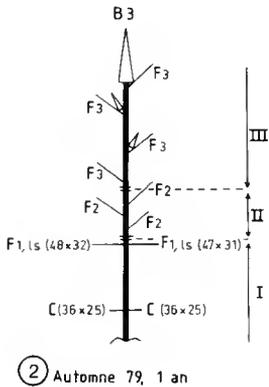
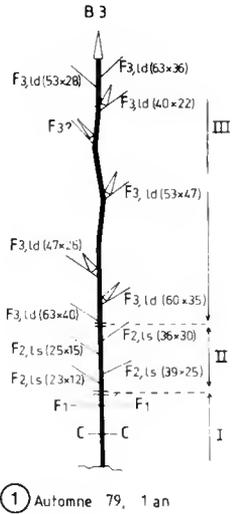
(1) Phyllotaxie : on appelle phyllotaxie la manière dont les feuilles sont disposées sur la tige.

Figures 1 et 2 : **PLANTULES ÂGÉES DE 1 AN EN AUTOMNE 1979**,
et présentant 3 cycles d'allongement la première année. ① plantule n° 20 et ② plantule n° 28.

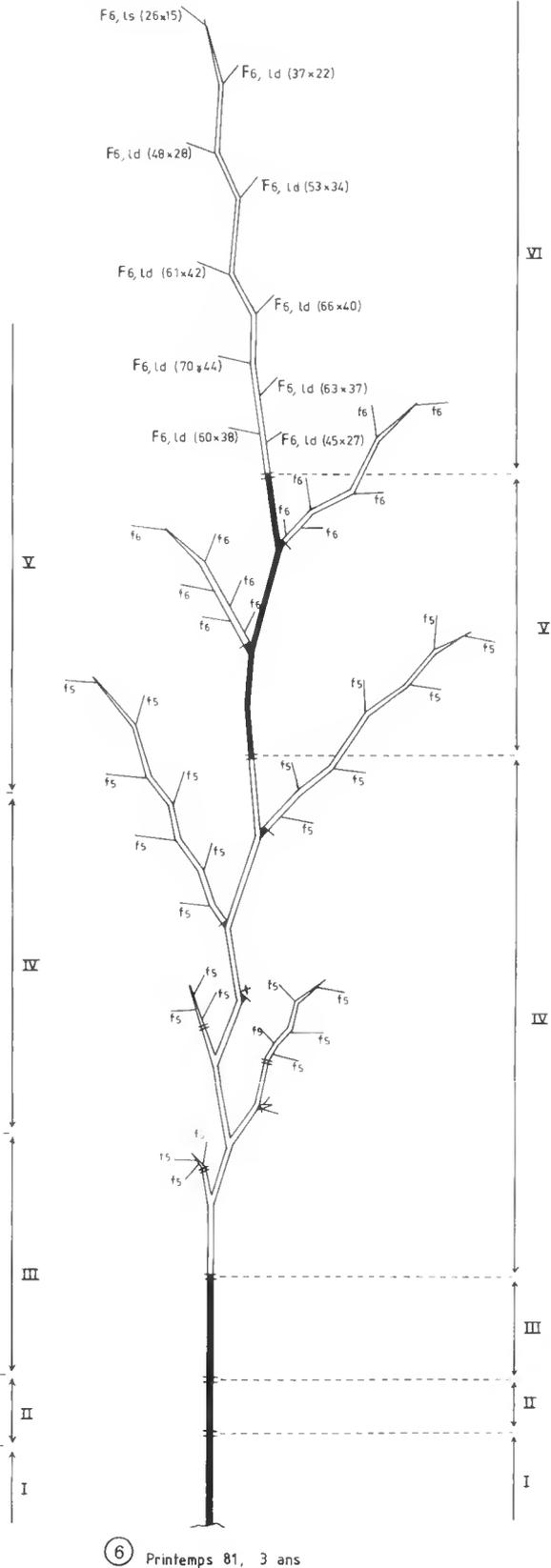
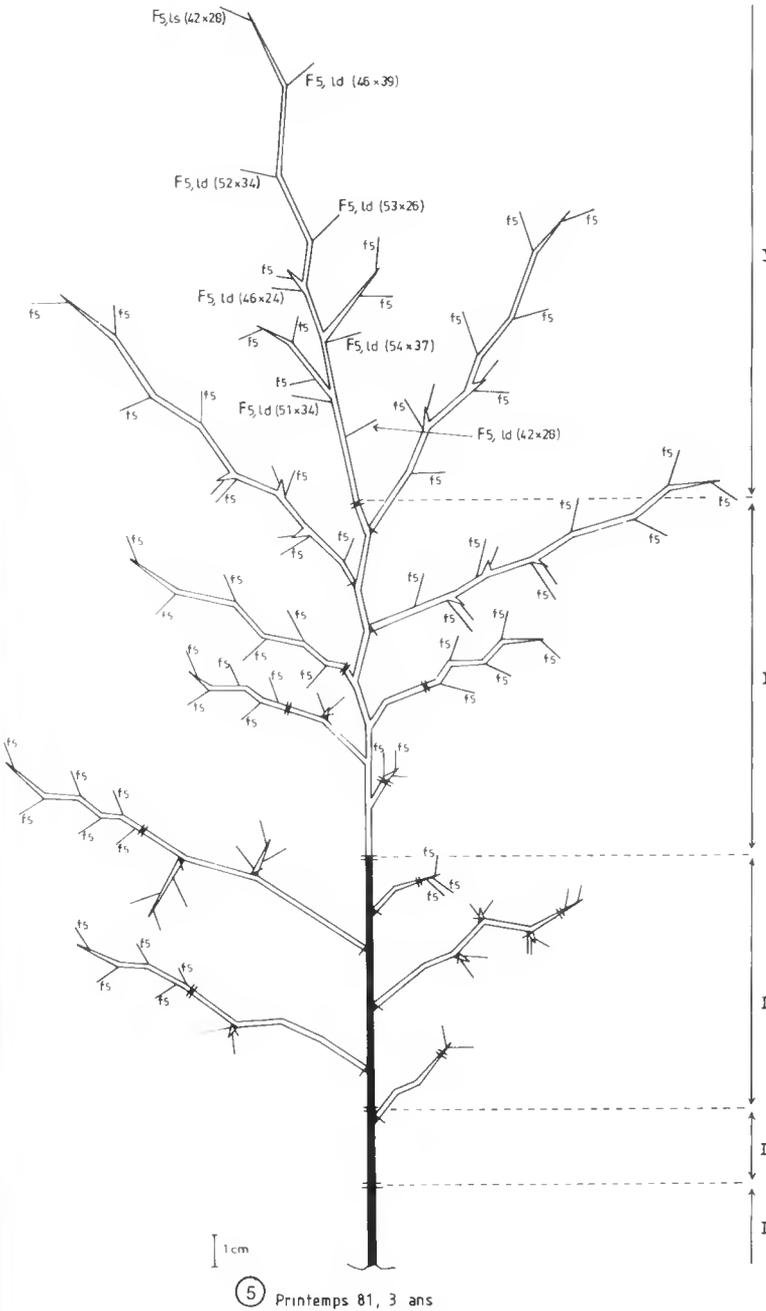
Figures 3 et 4 : **PLANTULES ÂGÉES DE 2 ANS EN AUTOMNE 1980**.
③ plantule n° 20 - 1 cycle d'allongement la seconde année. ④ plantule n° 28 - 2 cycles d'allongement la seconde année.



La plantule est représentée dans un seul plan, l'axe principal étant vu de face. La position spatiale des différents organes n'a pu être respectée. Les mesurations sont prises à la fin de leur croissance.



Figures 5 et 6 : PLANTULES ÂGÉES DE 3 ANS EN AUTOMNE 1981.
 ⑤ plantule n° 20 et ⑥ plantule n° 28.



Deuxième année de culture

Quel que soit le nombre de cycles d'allongement observés l'année précédente, tous les bourgeons hivernés produisent un axe plagiotrope au cours du premier cycle de la seconde année (fig. 3 et 4). Cet axe est oblique et porte des feuilles semblables à celles d'un arbre adulte : leur couleur est claire, leur limbe mince et le nombre de nervures élevé. Ces feuilles d'un nouveau type seront dénommées « adultes ». Elles sont de tailles inégales et leur limbe est souvent dissymétrique à la base. La phyllotaxie est distique (insertion sur deux génératrices des limbes disposés dans un seul plan comprenant l'axe).

De nombreux axes latéraux se développent pendant l'élongation de ce premier cycle la seconde année. Il s'agit soit d'axes au développement immédiat⁽²⁾ (P. Champagnat, 1954) ou sylleptique⁽²⁾ (F. Halle et al., 1978) qui se forment sur les parties en cours d'édification, sans formation d'un bourgeon latéral ; soit d'axes à développement retardé⁽³⁾ (P. Champagnat, 1954) ou proleptique⁽³⁾ (F. Halle et al., 1978) qui sont issus de bourgeons latéraux, hivernés, situés sur les parties mises en place au cours de la première année. Dans les deux cas l'axe latéral est toujours plagiotrope.

Quand un second cycle se manifeste, sur l'axe principal comme sur les axes latéraux, l'ouverture du bourgeon fugace met en place une portion d'axe orthotrope qui se redresse verticalement et qui porte des feuilles « juvéniles », alternes-spiralées. Les feuilles « juvéniles » sont donc bien situées sur des parties orthotropes, tant la première année que la seconde, alors que les feuilles « adultes » n'apparaissent que sur des parties plagiotropes.

Le cycle unique d'allongement a affecté 15 des 46 plantules, soit 33 % des cas, alors que 31 plantules, soit 67 % des cas, ont présenté deux cycles.

Sur une même plantule, les feuilles « adultes » et « juvéniles » se distinguent nettement entre elles. En effet, des différences importantes apparaissent au niveau des caractères morphologiques (tableau 1) et anatomiques (tableau 2).

Pendant la seconde année, les axes plagiotropes à feuilles « adultes » sont mis en place au cours du premier cycle d'allongement, les axes orthotropes à feuilles « juvéniles » au cours du second cycle. Ainsi, depuis la première année, chaque axe peut être formé d'une succession de parties orthotropes-verticales et plagiotropes-obliques. Il en résulte une forme « en escalier » qui persiste pendant un an ou deux.

Troisième année et années suivantes

La croissance du Hêtre se poursuit la troisième année comme au cours de la seconde. Le premier cycle fournit des axes plagiotropes et les cycles supplémentaires des axes orthotropes (fig. 5 et 6).

L'observation des arbres dans les hêtraies de la région montre que le mode de développement du Hêtre reste identique les années suivantes. L'apparition de plusieurs cycles dans l'année devient rare à un âge avancé, en sorte que le nombre d'organes orthotropes diminue rapidement quand l'arbre vieillit. Cependant, certaines années, les conditions climatiques peuvent favoriser l'apparition de pousses polycycliques. Ainsi en automne 1952, des cycles secondaires ont été observés sur de grands arbres en Pologne par I. Wieckowska (1972). Cet auteur avait distingué les deux formes de feuilles sans les mettre en rapport avec les deux modes de fonctionnement de l'axe.

(2) Immédiat et sylleptique : au cours de son allongement, la pousse annuelle peut émettre un ou plusieurs axes latéraux dont la croissance est simultanée avec celle de l'axe principal ; on parle dans ce cas de développement sylleptique.

(3) Retardé et proleptique : lorsque la croissance des axes latéraux est retardée par rapport à celle de l'axe principal et ne s'effectue que l'année suivante, après passage par le stade de bourgeon hivernal, on parle de développement proleptique.

Tableau 1 **Morphologie des deux types de feuilles, « juvénile » et « adulte »**

	Feuille « juvénile »	Feuille « adulte »
Couleur	Vert foncé	Vert clair
Épaisseur	2 fois plus importante (380 μ)	2 fois plus faible (200 μ)
Nombre de nervures secondaires.....	4 à 6 paires	6 à 10 paires
Bord du limbe	Irrégulièrement denté, ondulé	Régulièrement denté, plan
Apex du limbe	Arrondi	Pointu
Pilosité du limbe	Uniformément velue à la face inférieure	Sur les bords de la feuille ; à l'aisselle ainsi que sur les nervures secondaires à face inférieure

Tableau 2 **Anatomie des deux types de feuilles, « juvénile » et « adulte »**

	Feuille « juvénile »	Feuille « adulte »
Épiderme	Haut, très cutinisé	Cutinisé
Épiderme inférieur	Poilu, stomates rares (entre 0 et 5 : 5, 4, 3, 3, 1, 1, 0, 0, 0, 0)*	Stomates nombreux (entre 7 et 37 : 37, 35, 32, 29, 23, 21, 15, 14, 9, 7)*
Tissu palissadique (1 assise) ..	Cellules parallépipédiques, étroites et serrées	Cellules oblongues, moins serrées
Parenchyme sous-palissadique	Une assise régulière de cellules oblongues	Absent
Parenchyme lacunaire	Large à grandes cellules	Étroit à petites cellules

* 10 dénombrements ont été réalisés dans des zones homologues à l'aisselle de la 3^e nervure secondaire sur une même surface de référence dans le champ d'une binoculaire stéréoscopique (\times 400 fois).

APPLICATION À LA SYLVICULTURE

La croissance du Hêtre est contrôlée par un programme de développement précis. Le *mode de développement* varie cependant en fonction du nombre de cycles observés chaque année ; ce nombre pouvant être différent d'un individu à l'autre. De ce fait l'architecture du houppier s'en trouve modifiée. La *provenance* et le *milieu* peuvent en outre agir sur l'apparition des cycles supplémentaires et avoir une influence sur la forme du plant.

L'architecture du plant varie avec le *mode de développement*. La première année, l'apparition de pousses polycycliques ne modifie guère la forme du houppier, en effet, tous les axes sont orthotropes et présentent le même type d'organisation. Par contre, à partir de la deuxième année, l'architecture varie selon que les pousses annuelles sont mono ou polycycliques. Lorsqu'elles sont monocycliques tous les axes sont plagiotropes et présentent la même organisation. Au contraire, lorsque les pousses sont polycycliques les axes sont plagiotropes et orthotropes et présentent ainsi plusieurs types d'organisation.

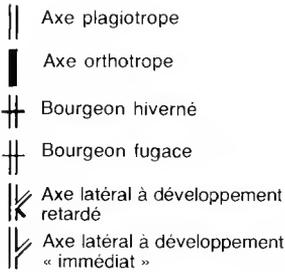
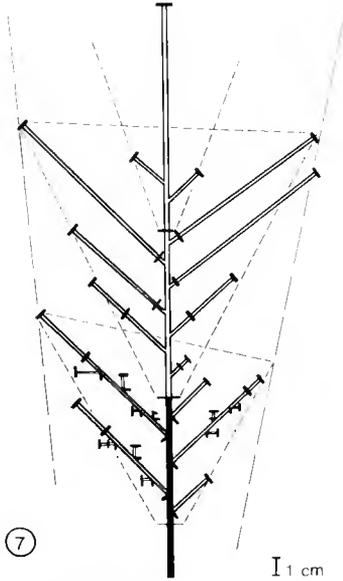


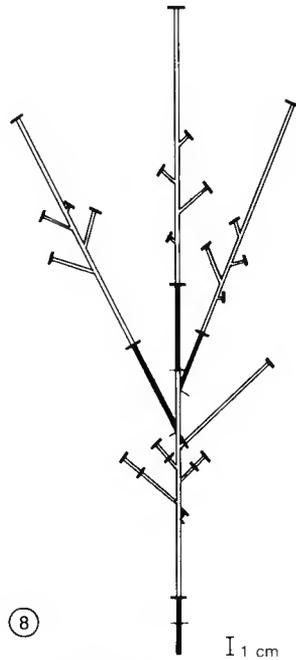
Figure 7 : DÉVELOPPEMENT ET FORME DE LA PLANTULE.
Plantule présentant des pousses monocycliques après la première année, axes plagiotropes. Plantule n° 20.

Figures 8 et 9 : DÉVELOPPEMENT ET FORME DE LA PLANTULE.

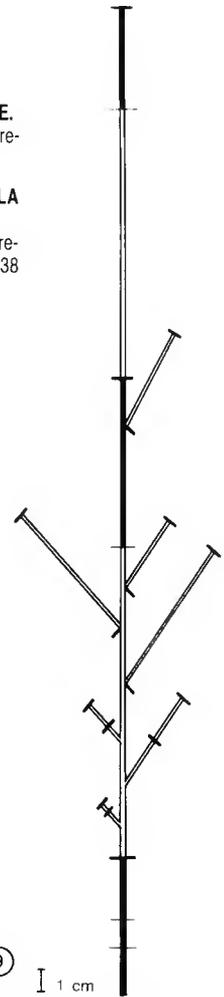
Plantules présentant des pousses polycycliques après la première année, axes plagiotropes et orthotropes. ⑧ plantule n° 38 et ⑨ plantule n° 18.



⑦
1^{re} année, 2 cycles ;
2^e année, 1 cycle + 7 axes latéraux à développement « immédiat » ;
3^e année, 1 cycle + 2 axes latéraux à développement « immédiat ».



⑧
1^{re} année, 2 cycles ;
2^e année, 2 cycles + 4 axes latéraux à développement « immédiat » ;
3^e année, 1 cycle + 12 axes latéraux à développement « immédiat ».



⑨
1^{re} année, 3 cycles ;
2^e année, 2 cycles + 3 axes latéraux à développement « immédiat » ;
3^e année, 2 cycles.

Dans le premier cas, pousses monocycliques et axes plagiotropes, la forme du houppier dépend de quatre facteurs prépondérants : la dominance apicale, l'acrotonie⁽⁴⁾, l'augmentation de vigueur des axes latéraux d'une année à l'autre et la ramification des axes plagiotropes (fig. 7). La dominance apicale peut ne pas être totale, des ramifications à développement simultané se produisant dans la partie moyenne du rythme. Cependant la prédominance de l'axe principal sur les axes latéraux se manifeste très tôt. Dès la deuxième année, l'axe principal se dégage et présente une croissance prépondérante. A la reprise d'activité du méristème apical, les axes latéraux supérieurs ont une croissance plus importante et l'acrotonie est ainsi marquée. Par ailleurs, d'une année à l'autre la vigueur des axes latéraux est plus grande. En sorte que le houppier s'inscrit dans un triangle renversé dont le sommet repose sur le sol.

(4) Acrotonie : lorsque la longueur des ramifications latérales émises par l'allongement annuel d'un axe décroît régulièrement du haut vers le bas, on parle d'acrotonie.

Dans ce cas enfin, tous les axes sont plagiotropes et se ramifient dans un seul plan. Ce plan est d'abord vertical et comprend l'axe principal (axe de premier ordre) et les axes latéraux de deuxième ordre portés par celui-ci. Puis il devient horizontal ou oblique quand il est défini par chaque axe de deuxième ordre et les axes de troisième ordre émis par ce dernier... Cette disposition des axes permet d'étaler un nombre *maximum* de feuilles dans la cime du plant, zone où elles reçoivent le rayonnement direct.

Dans le second cas, la production de pousses polycycliques, abondantes et de grandes tailles, modifie l'architecture de l'individu (fig. 8 et 9). Lorsque les pousses polycycliques apparaissent sur l'axe principal et sur des axes latéraux, la prédominance de l'axe principal est moins nette. Les ressources du plant sont, momentanément ou définitivement, réparties de manière équitable entre plusieurs axes terminés par des pousses polycycliques, axe principal et ses ramifications prépondérantes (fig. 8). L'apparition de telles fourches est alors fréquente. Manifestement le plant « hésite » et perd un caractère architectural important : la prédominance de l'axe principal. A l'opposé, lorsque les pousses polycycliques se forment uniquement sur l'axe principal, ce dernier accapare une grande partie des ressources du plant au détriment des axes latéraux, peu développés (fig. 9). Le houppier est alors étriqué et désorganisé. Un tel allongement prépondérant de l'axe principal pourra-t-il se poursuivre sans dommage en l'absence d'un houppier bien établi ?

La succession d'axes plagiotropes et orthotropes produit une structure différente. Les premiers sont obliques ou horizontaux et se ramifient dans un seul plan alors que les seconds sont verticaux et se ramifient dans plusieurs plans. En sorte que les axes plagiotropes-orthotropes acquièrent une forme en escalier et leurs ramifications une disposition plus buissonnante.

Dans ce travail, l'influence de la *provenance* (Eawy, Aubrac et Liron) sur l'architecture n'a pas été examinée car le nombre de plants cultivés est trop faible. Cependant celle-ci doit être importante. D'après A. Galoux (1966), les provenances de plaine produiraient plus de pousses polycycliques que les provenances de montagne.

L'influence du *milieu* sur la production de biomasse et de bois est connue dans ses grandes lignes (P. Dagnelie, 1960 ; E. Hølmgaard et H.C. Olsen, 1960 et 1961 ; K. Borchers et al., 1964 ; K. Hausser, 1971 ; C.T.G.R.E.F., 1973...). Les résultats obtenus traduisent l'influence de la lumière sur la croissance du Hêtre : le diamètre du tronc et le poids de matière sèche augmentent avec la luminosité. En fait l'action du milieu sur le mode de croissance et sur l'architecture du Hêtre est encore mal connue. Elle semble importante puisque les fortes luminosités, alliées à de faibles densités (compétition interspécifique et interindividuelle), semblent favoriser l'apparition de cycles multiples (B. Thiébaud, 1982).

Le sylviculteur ne doit pas ignorer ces faits. Et ce d'autant qu'il est amené à agir sur l'origine des provenances et la densité des plantations, dans un certain respect des conditions écologiques. Dans les hêtraies de Lorraine, les résultats obtenus par R. Sitbon (1982) et F. Le Tacon (à paraître) confirment ce point de vue.

B. THIÉBAUD

Centre d'Études phytosociologiques et écologiques
CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
B.P. 5051
34033 MONTPELLIER CEDEX

Laboratoire de systématique et d'écologie méditerranéennes
UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC
Institut de botanique 163, rue Auguste-Broussonet
34000 MONTPELLIER

S. PUECH

Laboratoire de systématique et d'écologie méditerranéennes
UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC
Institut de botanique 163, rue Auguste-Broussonet
34000 MONTPELLIER