



HAL
open science

Développement du Hêtre commun. Morphologie et architecture de l'arbre. 2e partie : le développement des arbres

Bernard Thiébaud, S. Puech

► **To cite this version:**

Bernard Thiébaud, S. Puech. Développement du Hêtre commun. Morphologie et architecture de l'arbre. 2e partie : le développement des arbres. Revue forestière française, 1984, 36 (1), pp.45-58. 10.4267/2042/21705 . hal-03423818

HAL Id: hal-03423818

<https://hal.science/hal-03423818>

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 2^e partie : le développement des arbres^(*)

B. THIÉBAUT - S. PUECH

Pour étudier la morphologie et l'architecture du hêtre, nous avons choisi une démarche « structuraliste » dans laquelle l'arbre est perçu comme un ensemble organisé d'unités morphologiques : les « *unités de croissance annuelle* », que nous définirons (B. Thiébaud et al., 1981).

La croissance de l'arbre a été examinée d'abord sur des individus isolés ; elle n'a pas encore été étudiée sur des arbres situés en forêt. En effet, les contraintes sylvicoles étant faibles sur des arbres isolés, le programme de développement doit y être plus facile à analyser. Nous décrirons successivement le développement des appareils végétatifs et reproducteurs de l'arbre.

DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL VÉGÉTATIF

Les « *unités de croissance annuelle* »

Chaque année la croissance de l'arbre se manifeste à l'extrémité des axes par la formation d'une *unité de croissance annuelle* (F. Halle et R. Martin, 1968) qui représente l'allongement de l'axe entre deux bourgeons dormants, hivernaux (figure 1). Cette croissance s'effectue en général au printemps, très rapidement après l'ouverture du bourgeon hiverné. L'allongement dure quelques semaines et s'achève par la formation d'un nouveau bourgeon dormant qui passera l'hiver suivant.

(*) La première partie de cet article concernant le développement des plants de Hêtre commun est parue dans le numéro 6, 1983 de la Revue forestière française, pages 443 à 451.

L'unité de croissance annuelle présente dans ce cas un seul cycle d'allongement. Les bourgeons hivernés laissent sur l'écorce des cicatrices caractéristiques visibles pendant une vingtaine d'années. Ces cicatrices permettent de connaître avec précision l'âge des unités de croissance et donc d'étudier le développement du hêtre.

L'unité de croissance annuelle peut également présenter plusieurs cycles. Dans ce cas le méristème apical passe au cours d'une même année par des phases successives de fonctionnement et de repos. La formation d'un bourgeon fugace marque la fin de chacun des cycles d'allongement. Ces bourgeons fugaces impriment sur l'écorce de légères traces qui disparaissent au bout d'un an. **Ainsi l'apparition de plusieurs cycles ne gêne guère l'observation des cicatrices des bourgeons hivernés ni celle des unités de croissance annuelle.**

La longueur de l'unité annuelle est variable. Cependant, dans la majorité des cas, on peut distinguer des unités « courtes » et des unités « longues » même si, entre ces deux types, toutes les transitions existent (tableau I). En fait, la longueur n'est pas le seul caractère de l'unité ni, à notre avis, le plus important. L'aptitude à la ramification, notamment, nous paraît être un caractère alternatif simple, permettant d'opposer plus clairement les deux types d'unités :

- Les unités « longues » sont des unités de croissance qui se ramifient. Bien que souvent longues, leur longueur est variable et elles peuvent être parfois de petites dimensions (tableau I). Dans la forme la plus caractéristique, elles présentent 6 à 10 entrenœuds bien développés (figure 1¹) et sont pourvues d'un bourgeon terminal apical et de bourgeons latéraux situés à l'aisselle des feuilles. Ces unités **explorent** l'espace, la première année, grâce à leur développement en longueur assuré par le fonctionnement du méristème terminal et, la deuxième année, grâce à leur aptitude à se ramifier en développant des axes latéraux. En général, la mise en place des unités latérales est **différée** ⁽¹⁾ d'un an par rapport à celle de l'unité principale, chaque unité latérale a donc un développement *différé*.

La majeure partie du matériel ligneux produit chaque année, et destiné à l'édification de l'arbre, se trouve dans ce type d'unités de croissance. D'après les observations de Ch. Renard (1971), elles représenteraient 63 % environ du poids sec de la ramure annuelle alors qu'elles ne portent que 23 % des feuilles.

A cause du rôle prépondérant de ces unités dans l'exploration du milieu, nous avons appelé ce premier type d'unités de croissance : des *unités d'exploration*, en adoptant une terminologie proposée par C. Edelin (1977).

Tableau I **Longueur des unités de croissance (en mm), étude statistique**

unité « d'exploration »					unité « d'exploitation »					Amplitudes de variation
n	\bar{X}	σ	Sm	Intervalle de confiance $\bar{X} \pm TvSm$	n	\bar{X}	σ	Sm	Intervalle de confiance $\bar{X} \pm TvSm$	
245	66,1	48,8	3,1	60,0 à 72,2	416	4,1	2,9	0,1	3,8 à 4,3	(1) 4 → 220 (2) 1 → 20

n nombre de mesures effectuées, axes pris au hasard sur plusieurs arbres toujours à hauteur d'homme pour travailler au même niveau dans les couronnes.

\bar{X} moyenne arithmétique.

σ écart-type.

Sm erreur standard à la moyenne.

Intervalle de confiance à la moyenne : le risque est inférieur à 5 % pour que la valeur moyenne de la population se situe à l'extérieur de cet intervalle ;

Amplitudes de variation : valeurs limites observées pour les u. « d'exploration » (1) et pour les u. « d'exploitation » (2).

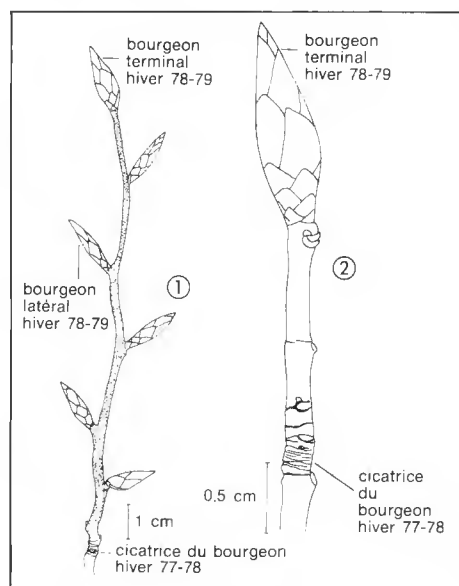
(1) Sauf dans le cas exceptionnel d'unité de croissance *simultanée*, ou l'on observe le développement simultané de l'unité principale et de l'unité latérale. P. CHAMPAGNAT (1954) parle d'axes « anticipés ». P.B. TOMLINSON et A.M. GILL (1973) utilisent le terme de développement *sytleptique* pour décrire cette situation.

• Les unités « courtes » sont des unités annuelles qui ne se ramifient pas. Elles sont souvent plus petites (tableau I). Dans la forme la plus caractéristique elles présentent 3 à 5 entrenœuds courts (figure 1²). Ces unités sont pourvues d'un bourgeon terminal. **A l'aisselle des feuilles les bourgeons latéraux restent à l'état d'ébauches et n'engendrent pas de ramification.** Par leur nombre élevé ces unités contribuent à augmenter considérablement la surface chlorophyllienne de l'arbre qui exploite essentiellement le milieu grâce à elles.

Selon Ch. Renard (1971), elles représenteraient en moyenne 37 % seulement du poids sec de la ramure alors qu'elles portent 77 % des feuilles.

A cause de leur rôle prépondérant dans l'exploitation du milieu par l'arbre, nous avons appelé ce second type d'unités de croissance : des *unités d'exploitation* (C. Edelin, 1977).

Les unités annuelles constituent donc des points de repères sûrs pour décrire l'appareil végétatif du hêtre.



◀ Unité de croissance annuelle.

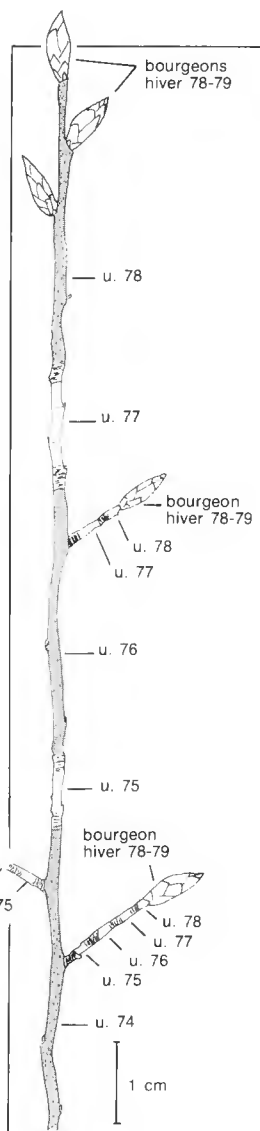
- ① unité d'exploration 1978.
- ② unité d'exploitation 1978.

Figure 2 : ►

LES AXES

axes latéraux grêles et courts, succession d'unités d'exploitation ; axe principal robuste et long, succession d'unités d'exploration et d'exploitation.

dessins d'après C. PAYRI et Ph. VIGNERON, 1979, conventionnellement les unités d'exploration sont représentées par un grisé



La croissance des arbres isolés

L'axe résulte du fonctionnement rythmique d'un méristème apical. Chaque axe est ainsi formé d'une succession d'unités annuelles. L'unité de l'année (n + 1) prolonge l'unité de l'année précédente (n) par accroissement *monopodique*.

La structure de l'axe dépend du type d'unités qui se succèdent. Certains axes sont formés uniquement d'unités d'exploitation : ils sont courts, grêles et linéaires (figure 2). Mais la majorité des axes sont formés d'unités d'exploration, susceptibles de se ramifier, et d'unités d'exploitation, non ramifiées : ils sont longs, robustes et ramifiés (figure 2). **La composition de chaque axe dépend de son âge et de son rang dans la ramification.**

La croissance et la forme d'un système peuvent être décrites selon la position des deux types d'unités annuelles dans la ramification.

Nous avons défini ainsi trois types d'axes chez le hêtre (tableau II) :

- *Des axes en élévation et en ramification* quand le matériel utilisé dans l'élévation est aussi important que celui qui est employé dans la ramification : « phase d'exploration » du milieu. C'est le cas lorsqu'une unité d'exploration de l'année précédente se ramifie en produisant de nouvelles unités d'exploration latérales. L'unité issue du bourgeon apical est souvent une unité d'exploration (figure 3¹), plus rarement une unité d'exploitation (figure 3²).

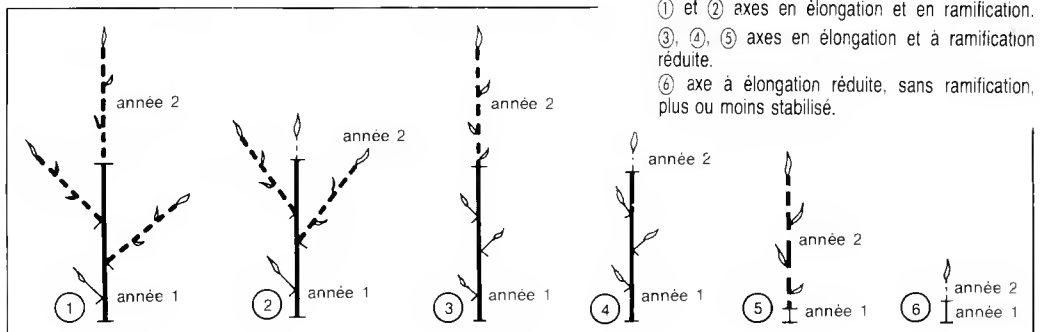
- *Des axes en élévation et à ramification réduite* quand le matériel utilisé dans l'élévation est plus important que celui qui est employé dans la ramification : « phase d'exploitation » du milieu. C'est le cas, d'une part, lorsqu'une unité d'exploration de l'année précédente ne produit que des unités d'exploitation latérales, quelle que soit l'unité issue du bourgeon terminal (figures 3³ et 3⁴), et d'autre part, lorsqu'une unité d'exploitation de l'année précédente se prolonge par une unité d'exploration (figure 3⁵).

- *Des axes à élévation réduite seule*, quand tout le matériel produit est investi dans une élévation peu importante : « stabilisation de l'axe ». Tel est le cas lorsqu'une unité d'exploitation se prolonge par une autre unité d'exploitation (figure 3⁶).

Tableau II Croissance et forme d'un système ramifié

	Répartition des unités dans le système		Croissance et forme du système
	unités d'exploration	unités d'exploitation	
I	dans l'axe de rang (n) et dans les axes de rangs supérieurs : (n + 1)...	rare dans l'axe de rang (n), nombreuses dans les axes de rangs élevés : (n + 1), (n + 2)...	— Système en « élévation et en ramification » — Forme « ramifiée composée » (figure 4 ¹)
II	dans l'axe de rang (n) uniquement	présentes dans l'axe de rang (n), forment les axes (n + 1)	— Système « en élévation et à ramification réduite » — Forme « ramifiée simple » en « écouvillon » (figure 4 ²)
III	absentes	forment l'axe de rang (n)	— Système à « élévation réduite, sans ramification », plus ou moins « stabilisé » — Forme « linéaire » (figure 4 ³)

Figure 3 : LE FONCTIONNEMENT DES DIFFÉRENTS AXES DANS LA RAMURE.



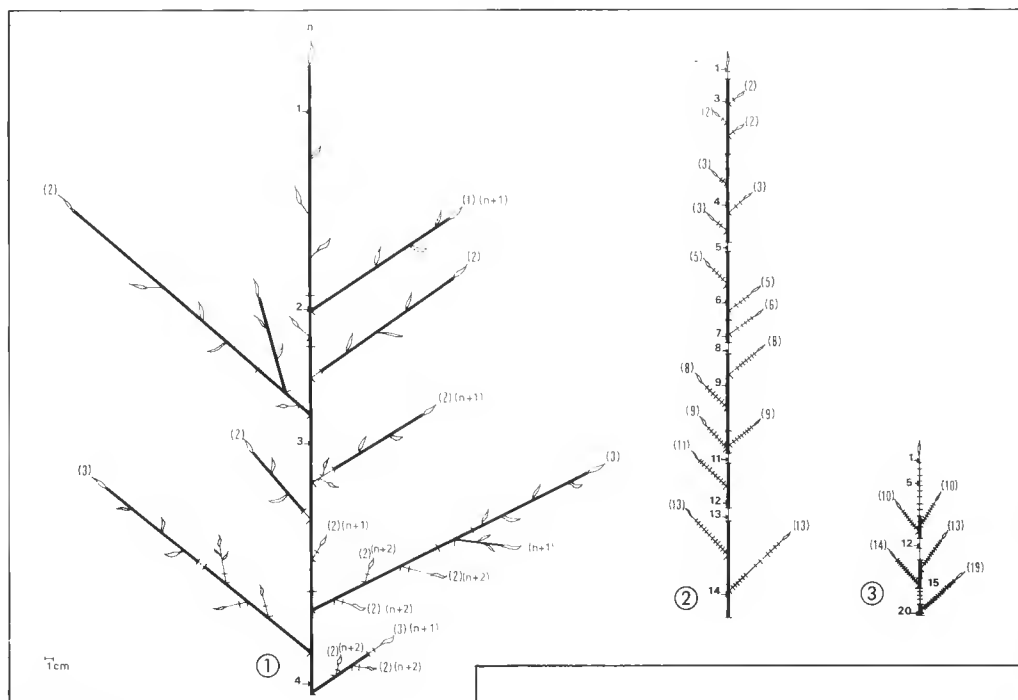


Figure 4 : ▲
LES SYSTÈMES RAMIFIÉS, CROISSANCE ET FORME.

- ① système en élévation et en ramification, forme ramifiée composée (2 ramifiée).
- ② système en élévation et à ramification réduite, forme ramifiée simple en « écouvillon ».
- ③ à l'extrémité, système à élévation réduite sans ramification, plus ou moins stabilisé.

La phyllotaxie du Hêtre paraît plutôt distique et l'orientation des axes feuillés est plus ou moins horizontale. Sur ces schémas l'extrémité des branches est représentée sur un seul plan et, conventionnellement, les axes latéraux forment avec l'axe porteur un angle de 60°. Seule la longueur et la disposition des unités de croissance et des axes ont été respectées. Les réitérations sont détachées de la ramification où leur point d'insertion est indiqué.

- bourgeons actuels
- cicatrices laissées sur un axe par les écailles d'un bourgeon ayant passé l'hiver
- cicatrices au début d'un axe latéral, leur absence permet d'identifier un axe anticipé
- unité d'exploration
- unité d'exploitation
- axe élagué
- numéro d'ordre des unités sur l'axe principal (n) à partir de l'extrémité
- nombre d'unités annuelles sur les axes latéraux (n + 1) et suivants

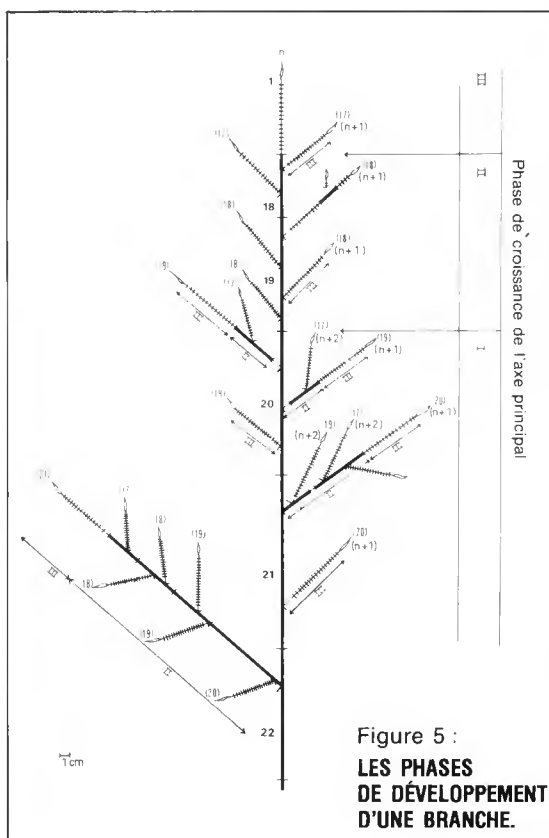


Figure 5 :
LES PHASES DE DÉVELOPPEMENT D'UNE BRANCHE.

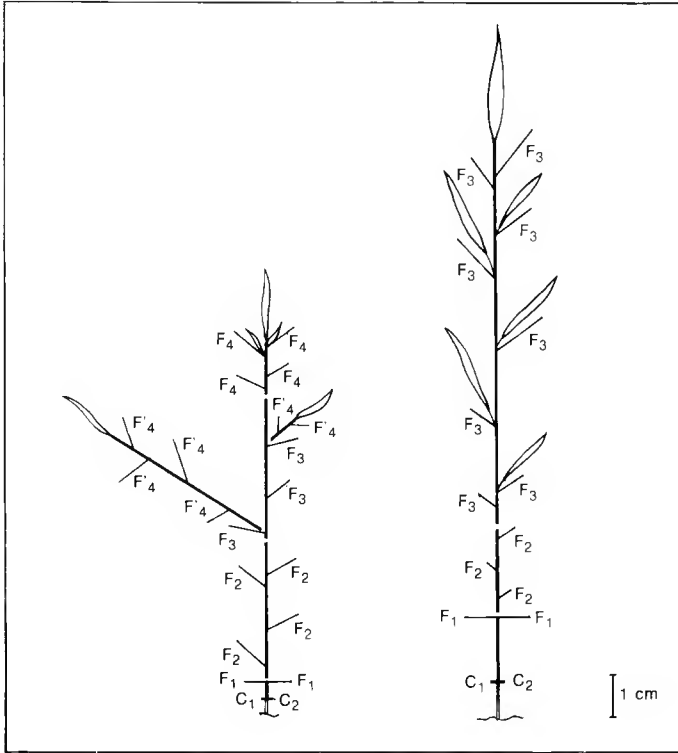
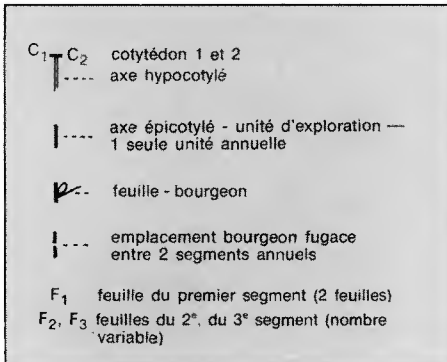
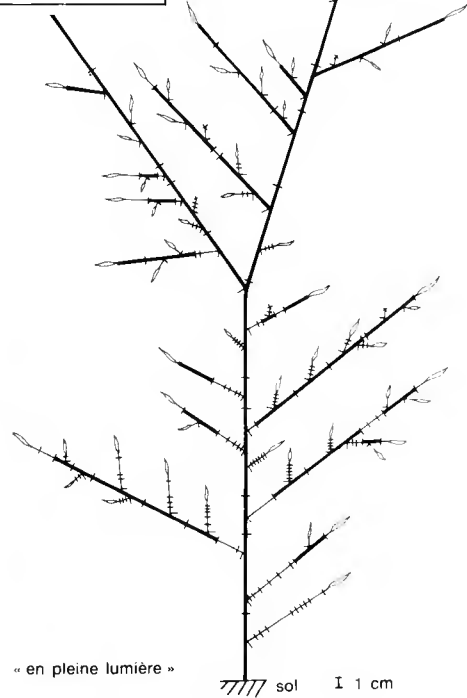


Figure 6 :
LE DÉVELOPPEMENT DE PLANTS
DE 1 AN.

Figure 7 :
LE DÉVELOPPEMENT D'UN JEUNE
ARBRE D'UNE DIZAINE D'ANNÉES.



11 ans



A l'extrémité distale d'une branche, sur l'axe principal comme sur les axes latéraux, on peut observer ces trois modes de croissance qui représentent *trois phases* dans le développement de la branche (figure 5) : l'axe principal passe d'abord par une phase I de croissance végétative optimale, « d'exploration », au cours de laquelle il s'étire et se ramifie, *explorant* l'espace dans plusieurs directions ; puis sa croissance diminue dans la phase II, « d'exploitation », au cours de laquelle il s'allonge et ne se ramifie guère, *exploitant* le milieu dans une direction donnée ; enfin, sa croissance se ralentit dans la phase III « de stabilisation » avant que l'axe ne soit soumis à un élagage naturel.

Les axes latéraux fonctionnent de la même manière, mais la phase I, puis la phase II, y sont moins bien représentées et disparaissent dans les axes d'un rang élevé.

Dans l'exemple donné à la figure 5, les trois phases décrites sur l'axe principal se sont succédées sur une période de 22 ans. Mais les branches peuvent avoir une vie plus longue et présenter antérieurement plusieurs phases de ramifications composées au cours de la période exploratoire ; les unités d'exploration apparaissent alors sur des axes d'un rang de plus en plus élevé.

Toutes les branches d'un hêtre, ainsi que le tronc, fonctionnent de la même manière. Mais, selon leur position dans l'arbre, leur importance est plus ou moins grande en rapport avec un développement plus ou moins long qui comporte un nombre variable de phases en ramifications composées. Cependant, la fin de la croissance d'une branche se manifeste en règle générale par l'apparition d'une partie 2-ramifiée (fin de la phase « d'exploration ») suivie d'une partie 1-ramifiée (phase « d'exploitation »), puis d'une partie linéaire (phase de « stabilisation »). Si toutes les branches passent par ces trois dernières phases à la fin de leur développement, elles peuvent néanmoins manifester certaines capacités d'adaptation aux variations du milieu sans modifier fondamentalement l'ordre de ces trois phases. Ainsi, après une éclaircie, l'extrémité d'une branche en élancement (phase II) ou déjà stabilisée (phase III) peut revenir à une phase antérieure et reprendre ensuite le cycle normal de son développement. Ces « reprises d'activité » sont fréquentes sur les axes secondaires dans les zones soumises à un élagage.

En conséquence, dans un hêtre, l'extrémité apicale d'une branche peut présenter trois formes distinctes : « ramifiée », en « écouvillon » ou « linéaire », selon la phase de développement en cours. Or, les trois modes de développement précédemment décrits sont prépondérants à l'extrémité des branches du hêtre dans des zones distinctes de la couronne. D'autre part, la forme et la localisation de ces zones varient avec l'âge du sujet et les conditions écologiques :

— Dans un semis de un an, la première unité annuelle est toujours une unité d'exploration. Elle s'allonge avec (pousse polycyclique) ou sans rythme intra-annuel (pousse monocyclique) et se ramifie parfois dès la première année (axe latéral anticipé) (figure 6).

— Dans un arbre d'une dizaine d'années, situé en pleine lumière, l'axe principal se ramifie tous les ans, mais les axes secondaires se comportent différemment selon leur position (figure 7) : ils sont une fois, et même deux fois, ramifiés vers le sommet alors qu'ils ne sont qu'une fois ramifiés ou déjà linéaires vers la base. Ainsi, la fonction exploratrice est plus importante vers le haut (élongation et ramification) alors que la croissance est plus irrégulière vers le bas (élongation et ramification réduite ou élongation réduite sans ramification). Deux zones se distinguent ainsi, une zone en élancement et ramification en haut, une zone en élancement ou déjà stabilisée vers le bas.

C. Payri et Ph. Vigneron (1979) ont examiné en détail la ramification d'un sujet atteignant l'âge de 12 ans en 1978. Ils ont pu reconstituer le mode de ramification de ce sujet pendant six années consécutives, entre 1972 et 1978. Il est ainsi possible de suivre d'année en année le fonctionnement des différents axes dans les couronnes.

Les couronnes de cet arbre ont été schématisées pour les années 72/73, 75/76, 77/78 sur la figure 8. La couronne présente toujours trois zones distinctes et superposées dans le même ordre, de haut en bas : une zone « d'exploration », une zone « d'exploitation » et, enfin, une zone « stabilisée ». D'une année à l'autre ces trois zones sont plus ou moins étendues vraisemblablement en fonction des circonstances climatiques de l'année en cours ou de l'année antérieure (lors de la formation des bourgeons). Dans un arbre plus âgé, une dernière zone (la zone d'élagage) fait son apparition à la base de la couronne où un élagage naturel se manifeste et dégage progressivement le tronc.

Ainsi l'histoire d'un arbre est jalonnée par l'apparition successive de quatre zones dont l'importance varie selon l'âge de l'individu et les conditions écologiques (vraisemblablement le climat).

L'étude de plusieurs jeunes individus et des sondages effectués à différentes hauteurs dans la couronne de vieux hêtres montrent que (figure 9) :





- la zone « d'exploration » se manifeste la première et gagne le sommet de la couronne ;
- puis, la zone « d'exploitation » apparaît rapidement dessous ;
- enfin, une zone « stabilisée » se dessine à la base et au centre de la couronne qui sera soumise plus tard à un élagage naturel.

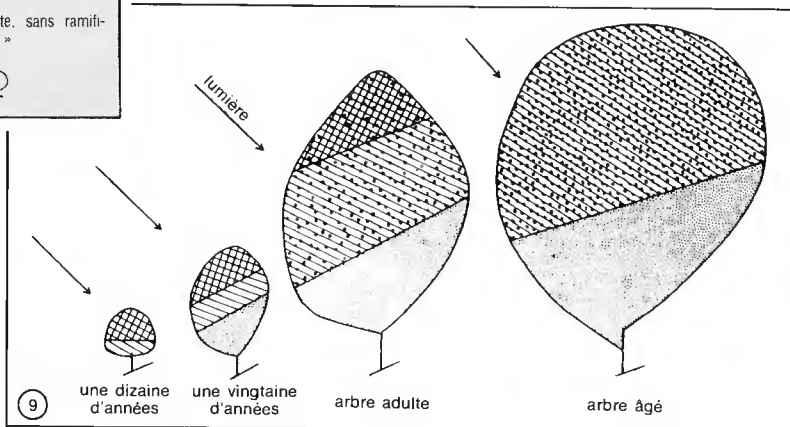
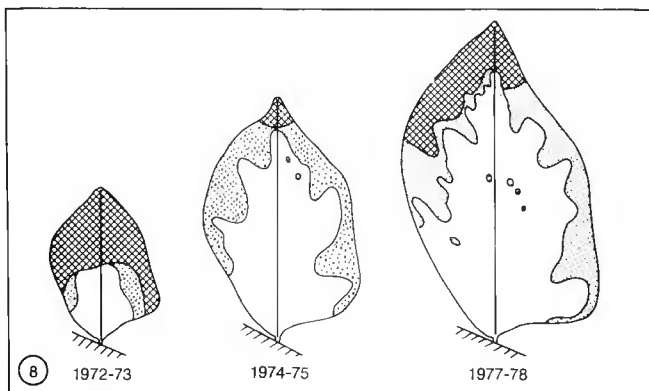
Dans un arbre qui tend vers le terme de sa croissance, il semble que les deux premières zones en élévation et en ramification se réduisent et s'estompent, l'extrémité du tronc (la *flèche*) présente alors une croissance irrégulière plus ou moins stabilisée.

Figures 8 et 9 :

LES DIFFÉRENTES ZONES DE DÉVELOPPEMENT.

⑧ dans un arbre isolé situé en pleine lumière (ci-contre) ; ⑨ dans un arbre situé à découvert au cours de sa vie (ci-dessous).

	axe en élévation et en ramification, zone « d'exploration »
	axe en élévation et à ramification réduite, zone « d'exploitation »
	axe à élévation réduite, sans ramification, zone « stabilisée »
	position des fleurs ♀



L'étude des axes est effectuée en partant de leur extrémité quel que soit le niveau dans l'arbre. Donc seule la périphérie de la couronne est décrite et toutes les parties figurées ont le même âge. A l'extrémité distale des axes seul le mode de fonctionnement est différent selon la position et l'âge des axes (les plus anciens vers le bas).

DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL REPRODUCTEUR

Dans les conditions naturelles, le hêtre se reproduit de manière sexuée. Les fleurs mâles (σ^7) et femelles (φ) se trouvent sur le même arbre, pour cette raison la plante est dite *monoïque* ; ces fleurs sont regroupées dans des inflorescences ne contenant que des fleurs σ^7 (inflorescences σ^7) ou uniquement des fleurs φ (inflorescences φ), exceptionnellement les deux à la fois.

La majorité des publications traitent surtout de la sexualité φ du hêtre, la sexualité σ^7 est encore peu connue. En effet, le développement des fleurs φ est suivi de celui des fruits (faînes) qui fournissent un matériel observable pendant une grande partie de l'année, en outre, la production de graines intéresse beaucoup les forestiers... Au contraire, les inflorescences σ^7 ne sont visibles que très peu de temps ; elles tombent dès que le pollen est disséminé et la cicatrice de leur insertion s'estompe rapidement.

La floraison du hêtre est soumise à l'influence de certains facteurs *exogènes* qui commencent à être connus (E. Hølmgaard et H.C. Olsen, 1960, 1961 et 1966 ; K. Borchers et al. 1964 ; K. Hausser, 1971 ; F. Le Tacon et H. Oswald, 1977). L'action de facteurs *endogènes* sur la floraison paraît évidente, mais ces derniers n'ont guère été étudiés jusqu'à présent.

La maturité sexuelle du hêtre n'est atteinte qu'entre 60 et 80 ans pour un sujet en peuplement dense, alors qu'elle peut se produire avant, entre 40 et 50 ans, pour un sujet isolé (A. Mathieu, 1897). Donc l'arbre commence à porter des fleurs vers 40 ans, au plus tôt. Lorsque cet âge est atteint, l'arbre ne fleurit cependant pas tous les ans ; des facteurs exogènes, le climat ainsi que la richesse du sol en azote et en phosphates influent sur le rythme et sur l'abondance de la floraison φ et des faînes. Seuls les arbres âgés fleurissent fréquemment tous les 2 ans, voire même tous les ans (M. Schaffalitzky-de-Muckadell, 1955), les facteurs externes semblent avoir moins d'influence à partir d'un certain âge. L'état physiologique de l'arbre jeune est d'abord orienté vers la croissance végétative puis, avec l'âge, une part de plus en plus importante des ressources de l'arbre est investie dans la floraison.

Dans un arbre florifère, les inflorescences se développent sur les parties les plus jeunes des axes. Elles occupent à la périphérie de la couronne une place assez précise dans l'appareil végétatif, en sorte que **certaines parties de l'arbre ont, plus que d'autres, une vocation sexuelle**. Ce qui suggère une liaison entre l'*architecture* de l'arbre et la position des organes reproducteurs. Notre propos est de décrire cette liaison. Dans cette première étude, nous parlerons essentiellement des fleurs φ et des faînes, nos observations sur les fleurs σ^7 étant encore insuffisantes.

Nous examinerons la position des inflorescences au niveau des unités annuelles, puis au niveau des axes et de la couronne. Nous envisagerons ensuite l'évolution des fructifications dans le temps.

La floraison sur les unités de croissance

Les inflorescences apparaissent uniquement sur des unités de l'année où elles occupent une position latérale, les axes florifères poussant à l'aisselle des écailles du bourgeon et de certaines feuilles. Le développement de l'axe porteur végétatif et celui des axes florifères sont donc simultanés. Le fonctionnement des axes reproducteurs latéraux est ainsi très différent de celui des axes végétatifs latéraux, au développement toujours retardé, sauf exception (axe « anticipé » ou « simultané »).

Dès les mois d'août et de septembre, les bourgeons du hêtre sont complètement organisés (P. Colombo-Mariani, 1971) et l'on peut y reconnaître tous les éléments du rameau qui sortira au printemps suivant : feuilles, bourgeons et même fleurs dans les bourgeons florifères. A l'approche de l'hiver ces derniers se distinguent aisément des bourgeons végétatifs par leur forme plus renflée (D.W. Brett, 1963).

Les inflorescences ♂ et ♀ peuvent se trouver réunies sur les mêmes unités : elles occupent alors des positions différentes. Les inflorescences ♂, au nombre de 1 à 10, naissent à la base de l'unité, à l'aisselle des écailles du bourgeon ou des premières feuilles ; tandis que les inflorescences ♀, au nombre de 1 à 4, poussent à l'aisselle des feuilles de la partie supérieure.

Les inflorescences ♂ et ♀ sont souvent portées par des unités d'exploitation. Lorsque des inflorescences apparaissent sur des unités d'exploration, elles n'occupent pas toutes les aisselles foliaires et un bourgeon végétatif latéral, au moins, subsiste alors à l'aisselle d'une feuille. En fait, les inflorescences ♂ sont assez fréquentes sur des unités d'exploration, les inflorescences ♀, elles, y sont rares. D'après nos comptages les unités d'exploration ne portent guère plus de 2 à 3 % des inflorescences ♀ d'un arbre. La localisation des inflorescences ♂ est donc moins stricte et plus diffuse que celle des inflorescences ♀. **La sexualité ♂ demandant moins d'énergie que la sexualité ♀, il est normal qu'elle soit moins exclusivement liée aux unités d'exploitation.** Par la suite, nous envisagerons uniquement la position des fleurs ♀ sur les axes et dans l'arbre.

La floraison ♀ sur les axes

La floraison ♀ se produit à la partie supérieure des axes, rarement au milieu et jamais vers la base à l'intérieur de la couronne.

L'intensité de la floraison varie selon la phase de développement en cours :

- sur une extrémité d'axe en élévation et en ramification (phase exploratoire) elle est faible et peut se produire sur des unités d'exploitation, comme sur des unités d'exploration (figure 10) ;
- sur une extrémité en élévation et à ramification réduite (phase d'exploitation) elle est plus abondante, presque toutes les unités d'exploitation sont alors fertiles (figure 11) ;
- sur une extrémité stabilisée elle est très faible à nulle (figure 12).

Ainsi la floraison ♀ se produit surtout sur des branches ayant acquis une certaine maturité qui se manifeste morphologiquement par une forme en « écouvillon » pendant la phase d'exploitation du milieu.

La floraison ♀ dans la couronne

Puisque la floraison ♀ se manifeste à l'extrémité de branches en élévation, il s'ensuit qu'au niveau de l'arbre, la floraison s'effectue à la périphérie de la couronne et dans la zone qui exploite le milieu. Les fleurs ♀ sont ainsi nettement moins nombreuses dans la zone supérieure qui explore le milieu, et quasiment absentes dans la zone inférieure, stabilisée et soumise à l'élégage.

Jusqu'ici toutes nos observations ne contredisent pas les résultats précédemment acquis sur la localisation de la floraison ♀, mais elles n'excluent pas pour autant l'intervention d'autres variables :

- pour un arbre isolé : l'âge, l'ordre des branches dans la ramification...,
- pour un arbre en massif : sa position dans la forêt (dominant, codominant, dominé...), le traitement forestier...

La fructification dans l'arbre au cours des années

Après leur chute, les faînes laissent des cicatrices caractéristiques sur l'axe. L'étude systématique de ces cicatrices sur un individu permet de connaître non seulement l'état de la dernière faînée, mais celui des faînées passées. Ce mode d'analyse offre de nouvelles possibilités d'investigation. Remarquons cependant que le nombre des cicatrices de faînes doit être inférieur au nombre d'inflorescences ♀, certaines ayant avorté avant la formation du fruit.

La phyllotaxie du Hêtre paraît plutôt distique et l'orientation des **axes** feuilles est plus ou moins horizontale. Sur ces schémas l'extrémité des **branches** est représentée sur un seul plan et, conventionnellement, les **axes** latéraux forment avec l'**axe** porteur un angle de 60°. Seule la longueur des **unités** de croissance et des **axes** ont été respectées. Les **réitérations** sont détachées de la ramification où leur point d'insertion est indiqué.

- ↗ bourgeons actuels
- ↑ cicatrices laissées sur un axe par les écailles d'un bourgeon ayant passé l'hiver
- ↖ cicatrices au début d'un axe latéral, leur absence permet d'identifier un **axe anticipé**
- ▬ unité d'exploration
- ▬ unité d'exploitation
- ⋈ axe élagué
- s numéro d'ordre des **unités** sur l'axe principal (n) à partir de l'extrémité
- (20) nombre d'**unités** annuelles sur les **axes** latéraux (n + 1) et suivants

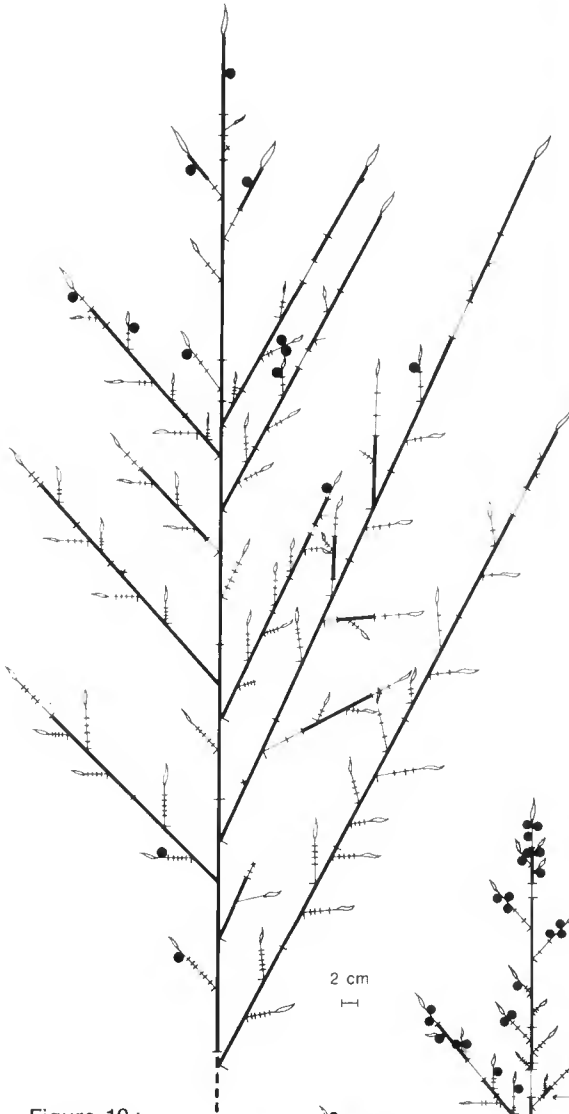
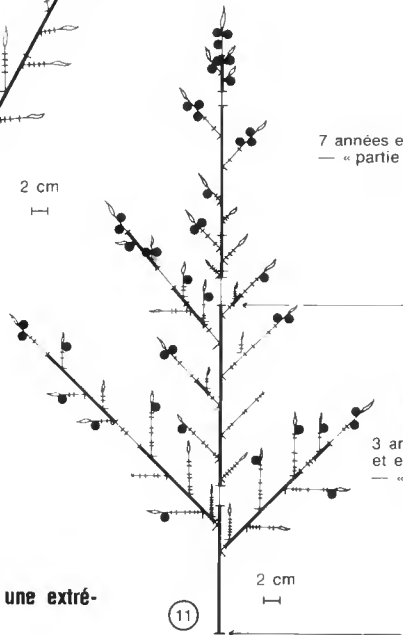


Figure 10 :
LES INFLORESCENCES ♀
sur une extrémité de branche en « élancement et ramification ».

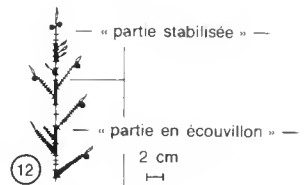


7 années en élancement seulement
— « partie en écouvillon » —

3 années en élancement
et en ramification
— « partie ramifiée » —

Figures 11 et 12 :
LES INFLORESCENCES ♀ sur une extrémité de branche.

- ⑪ « en élancement et ramification réduite ».
- ⑫ « à élancement réduite dans ramification ».



Les premières observations effectuées sur un vieil arbre confirment certains résultats énoncés antérieurement (figure 13) :

- chez l'arbre jeune, les fâinées sont espacées (70/73) et à partir d'un certain âge, elles se produisent régulièrement tous les deux ans (73/75/77 et 79) ;
- la production de fâinées augmente avec l'âge de l'arbre et paraît se stabiliser ensuite, même si le nombre d'unités annuelles continue à augmenter ;
- dans la couronne, la zone la plus fructifère est la zone d'exploitation ;
- la production de fruits a été plus élevée dans la « flèche » depuis 1975, année vers laquelle l'extrémité du tronc a changé de fonctionnement, passant d'une croissance en élévation et en ramification (phase exploratoire) à une croissance en élévation et à ramification réduite (phase d'exploitation).

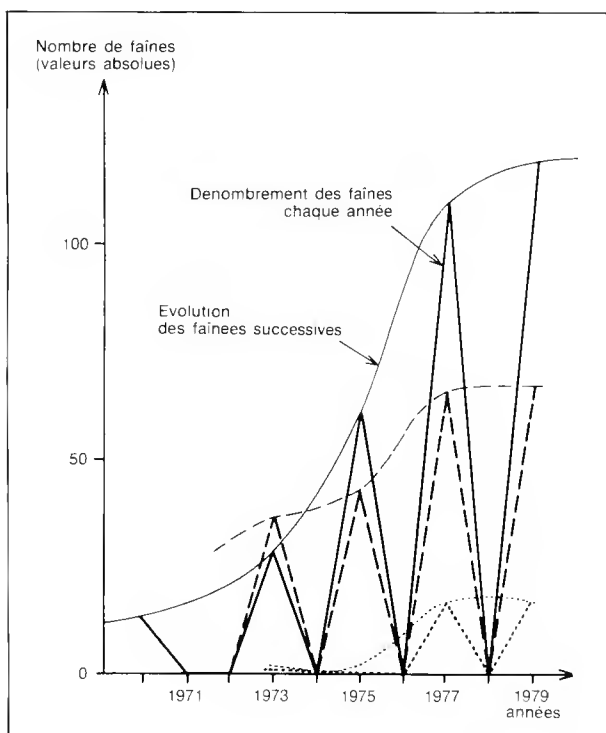
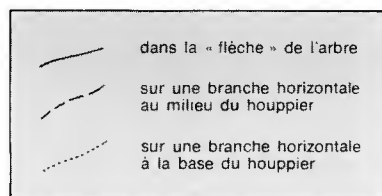


Figure 13 :
PRODUCTION DE FAINES DANS UN VIEIL ARBRE.



CONCLUSION

En définissant des *unités de croissance d'exploration* distinctes des *unités d'exploitation*, nous avons pu décrire différents types d'axes et plusieurs zones dans la couronne du hêtre.

Les notions « d'exploration » et « d'exploitation » du milieu s'avèrent particulièrement utiles dans le cas du hêtre. En effet, quel que soit le niveau auquel nous nous plaçons pour décrire un arbre : unités, axes, branches ou couronne, nous retrouvons ces deux notions car le mode de fonction-

nement des organes décrits met alternativement l'accent sur l'exploration, puis sur l'exploitation du milieu. La localisation des inflorescences ♀ montre que la fonction reproductrice est plutôt liée aux parties qui exploitent le milieu.

Cependant, toutes nos observations ont été effectuées sur des arbres isolés, il sera intéressant d'étudier des arbres en massif et les modifications apportées par les pratiques sylvicoles selon les régimes forestiers.

B. THIÉBAUT

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

BIBLIOGRAPHIE

- BONNET-MASIMBERT (M.), MULLER (C.). — Mise au point d'un test rapide de germination des fâines (*Fagus sylvatica* L.). — *Canadian Journal forest research*, vol. 6, n° 3, 1976, pp. 281-286.
- BORCHERS (K.), GUSSONE (H. A.), KRAMER (H.). — Ergebnisse von Stickstoffdüngungsversuchen in den niedersächsischen Forstämtern Boffzen Neutrans und Schöningen. — *Aus dem Walde*, 8, 1964, pp. 75-118.
- BRETT (D.W.). — The inflorescence of *Fagus* and *Castanea*, and the evolution of the cupules of the Fagaceae. — *The new phytologist*, vol. 63, n° 1, 1963, pp. 96-118.
- CHAMPAGNAT (P.). — Recherches sur les rameaux anticipés des végétaux ligneux. *Rev. Cytol. Biol. végét.*, 15, 1954, pp. 1-15.
- COLOMBO-MARIANI (P.). — Studio fosio-ecologico sul faggio (*Fagus sylvatica* L.) dell'altipiano del Cansiglio (Prealpi venete). — *Archivio botanico e biogeografico italiano*, 47, 4^e série, vol. 16, n° 1-2, 1971, pp. 1-20.
- C.T.G.R.E.F. Nogent-sur-Vernisson. — Influence du coefficient d'ombrage sur le comportement de semis de hêtre. — *Revue forestière française*, vol. 29, n° 1, 1973, pp. 42-44.
- DAGNELIE (P.). — Productivité des hêtraies en relation avec les milieux écologiques. — *Bull. Agro. et Stat. Rech. Gembloux*, vol. XXVIII, n° 1, 1960, pp. 93-110.
- EDELIN (C.). — Images de l'architecture des Conifères. — Académie de Montpellier, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, thèse spécialité, 1977, 254 p.
- GALOUX (A.). — La variabilité génécologique du hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) en Belgique. — *Travaux. Station de Recherches des Eaux et Forêts Groenendaal*, Sér. A, 11, 1966, 121 p.
- HALLE (F.), MARTIN (R.). — Etude de la croissance rythmique chez l'Hévèa (*Hevea brasiliensis* Mull. Arg.). — *Adansonia*, Sér. 2, vol. 8, n° 4, 1968, pp. 475-503.
- HALLE (F.), OLDEMAN (R.A.A.), TOMLINSON (P.B.). — Tropical trees and forests. An architectural analysis. — Berlin ; Heidelberg, New York : Springer-Verlag, 1978, 441 p.

B. THIÉBAUT - S. PUECH

- HAUSSER (K.). — Düngungsversuche zu 70-90 jährigen Buchenbeständen aut Schwäbischen. — *Alb. AFJZ*, n° 8-9, 1971, pp. 225-233.
- HOLMSGAARD (E.), OLSEN (H.C.). — Vægrets indflydelse ja bogens frugtasaetring [The influence of weather on beech mast]. — *Forsøgsv. Danm.*, 26, 1960.
- HOLMSGAARD (E.), OLSEN (H.C.). — On the influence of the weather on beech mast and the employment of artificial drought as a means to produce beech mast. — International Union of Forest Research Organization Proceedings 13th Congress, Wien, 1961.
- HOLMSGAARD (E.), OLSEN (H.C.). — Experimental induction of flowering in beech. — *Forsøgsv. Danm.*, 30, 1966.
- LE TACON (F.). — La plantation en plein découvert : une des causes de la mauvaise forme du hêtre dans le Nord-Est de la France. — *Revue forestière française*, volume 35, n° 6, 1983, pp. 452-459.
- LE TACON (F.), OSWALD (H.). — Influence de la fertilisation minérale sur la fructification du hêtre (*Fagus sylvatica* L.). — *Annales des Sciences forestières*, vol. 34, n° 2, 1977, pp. 89-109.
- MATHIEU (A.). — Flora forestière. — 4° ed., Paris : Baillières et fils, 1897, 705 p.
- SCHAFFALITZKY-de-MUCKADELL (M.). — A development stage in *Fagus sylvatica* L. characterized by abundant flowering. — *Physiologie plantarum* ; 8, 1955, pp. 370-373.
- SITBON (R.). — L'architecture, la dynamique de croissance et la réaction aux éclaircies du hêtre. — Nancy : E.N.G.R.E.F., 1982, 23 p. photocopiées.
- THIÉBAUT (B.). — Observations sur le polymorphisme des axes du hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.), orthotropie et plagiotropie. — *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences*, n° 293, série III, 1981, pp. 483-488.
- THIÉBAUT (B.). — Observations sur le développement de plantules de Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) cultivées en pépinière, orthotropie et plagiotropie. — *Canadian Journal of Botany*, vol. 60, n° 8, 1982, pp. 1292-1310.
- THIÉBAUT (B.), PAYRI (C.P.), VIGNERON (Ph.), PUECH (S.). — Observations sur la croissance et la floraison du Hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.). — *Naturalia monspeliensia*, série botanique, 48, 1981, pp. 1-25.
- THIÉBAUT (B.), MOYEN (G.). — Observations sur le développement de plantules du « hêtre commun » (*Fagus sylvatica* L.), cultivées en pépinière, mode de croissance et forme des plants. — Colloque « Sciences et industries du bois », 20-22 septembre 1982, Grenoble. — (à paraître).
- TOMLINSON (P.B.), GILL (A.M.). — Growth habits of tropical trees: some guiding principles. — *Tropical forest ecosystems in Africa and South Africa: a comparative review*, 1973, pp. 129-143.
- WIECKOWSKA (I.). — (Etudes de la morphogenèse des feuilles d'arbres. II. Présence de formes juvéniles des feuilles dans les cimes des hêtres *Fagus sylvatica* L.). — *Acta Soc. Botanicorum Pol.*, vol. 41, n° 4, 1972, pp. 535-574. (en polonais)