

L'influence de divers caractères architecturaux sur l'apparition de la fourche chez le *Fagus sylvatica*, en fonction de l'absence ou de la présence d'un couvert

ÉRIC NICOLINI ET YVES CARAGLIO

Unité de modélisation des plantes, Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement – Groupe d'études et de recherche pour le développement de l'agronomie tropicale, parc Euromédecine II, bâtiment G, 95, rue Pierre Flourens, B. P. 5035, 34 032 Montpellier Cédex 01, France

Reçu le 15 septembre 1993

NICOLINI, É., et CARAGLIO, Y. 1994. L'influence de divers caractères architecturaux sur l'apparition de la fourche chez le *Fagus sylvatica*, en fonction de l'absence ou de la présence d'un couvert. *Can. J. Bot.* **72** : 1723–1734.

L'analyse architecturale qualitative de jeunes hêtres (*Fagus sylvatica* L.), bénéficiant ou non de l'abri d'un couvert végétal, a permis de replacer, au sein d'une structure plus globale, des caractères architecturaux susceptibles d'influencer la mise en place d'axes latéraux verticaux entrant en concurrence directe avec le tronc et contribuant à la formation d'une fourche. Selon l'absence ou la présence d'un abri supérieur, les arbres fourchus ont des structures très différentes. Les fourches apparaissent lors de la réalisation d'événements de natures diverses : lors du fonctionnement monocyclique (formation d'une seule unité de croissance par an) et polycyclique (formation de plusieurs unités de croissance par an) du méristème terminal édificateur de l'axe principal, lors de la destruction de ce méristème terminal et lors d'une forte diminution ou augmentation du taux de croissance annuel. Aucun de ces caractères pris séparément n'est déterminant dans la mise en place d'une fourche. Néanmoins, le taux de croissance, au travers de ses fluctuations annuelles, semble avoir une influence prépondérante. Au terme de l'analyse quantitative de deux groupes d'individus âgés de 18 ans et situés respectivement en pleine lumière (plein découvert) et à l'ombre (sous futaie dense), il s'avère que la fréquence d'axes latéraux verticaux est plus importante en pleine lumière (0,18–0,45) qu'à l'ombre (0,03–0,1). De même, le pourcentage de pousses polycycliques est plus important en pleine lumière (51%) qu'à l'ombre (14%). Cependant, ce fonctionnement polycyclique ne semble pas avoir une influence directe sur la mise en place d'axes latéraux verticaux. En revanche, il pourrait avoir une influence par l'intermédiaire des mortalités apicales, puisqu'en pleine lumière, le pourcentage de pousses estivales traumatisées est plus important (31%) qu'à l'ombre (21%). Les mortalités apicales semblent être un stimulant de la mise en place de branches verticales. Cependant, cette formation d'axes latéraux verticaux semble largement gérée par les fluctuations du taux de croissance annuelle et tout particulièrement par le taux de croissance atteint par la plante. En pleine lumière, les pousses annuelles ont une taille moyenne (40–75 cm) globalement supérieure à 50 cm. C'est au-delà de ce seuil de développement que les arbres observés présentent des fréquences annuelles d'apparition des axes latéraux verticaux importantes. À l'ombre, la taille moyenne des pousses annuelles, qui oscille entre 20 et 55 cm, n'a jamais dépassé la taille de 50 cm de manière durable. La fréquence annuelle d'apparition des axes latéraux verticaux est négligeable.

Mots clés : hêtre, *Fagus sylvatica*, architecture, fourche, croissance, couvert forestier.

NICOLINI, É., and CARAGLIO, Y. 1994. L'influence de divers caractères architecturaux sur l'apparition de la fourche chez le *Fagus sylvatica*, en fonction de l'absence ou de la présence d'un couvert. *Can. J. Bot.* **72**: 1723–1734.

A qualitative architectural analysis conducted on young beech (*Fagus sylvatica* L.), benefiting from the protection of a leaf canopy or exposed to full sunlight, revealed architectural characteristics susceptible of influencing the arrangement of vertical lateral axes entering in direct competition with the trunk and contributing to the formation of forked axes. The distinct structures of the forked trees are dependent on the absence or the presence of a superior forest canopy. Forks are formed when the following events occur in nature: monocyclic growth (formation of a single growth unit per year) and polycyclic growth (formation of numerous growth units per year) of the terminal meristem originating from the main axis, destruction of this terminal meristem, and large increases or decreases in the annual growth rate. None of these characteristics alone will determine the arrangement of a forked branch. Nonetheless, the annual fluctuations in growth rate seem to have the strongest influence. A quantitative analysis conducted on two 18-year-old groups exposed to either full sunlight (no canopy) or shade (under dense high forest) revealed that the frequency in vertical lateral axes is greater in full sunlight (0.18–0.45) than in shade (0.03–0.1). Similarly, the percentage of polycyclic shoots is greater in full sunlight (51%) than in shade (14%). However, this polycyclic growth does not seem to have a direct influence on the formation of vertical lateral axes. On the other hand, there may be an intermediary influence on apical mortality since in full sunlight the percentage of seasonally traumatized stems is greater (31%) than in shade (21%). The apical mortalities seem to stimulate the organization of the vertical branches. However, this formation of vertical lateral axes seems mainly controlled by the fluctuations in annual growth rates and more specifically by the rate of growth reached by the plant. In full sunlight, the annual stems have an average size (40–75 cm) notably superior to 50 cm. It is beyond this threshold of development that the observed trees produced greater annual frequencies in the appearance of vertical lateral axes. In the shade, the average size of annual stems ranged from 20 to 55 cm, but seldomly surpassed 50 cm. The annual frequency in the appearance of vertical lateral axes is negligible.

Key words: beech, *Fagus sylvatica*, architecture, forked branch, growth, forest canopy.

[Journal translation]

Introduction

Dès 1946, Kurth établit un lien entre le caractère fourchu de hêtres (*Fagus sylvatica* L.) adultes et l'absence d'un abri latéral ou vertical. Il associe, à ce caractère morphologique, une fréquence élevée du polycyclisme et des gelées tardives ou précoces. Ces observations seront confirmées par de nombreuses

études (Van Miegroet 1956; Hubert 1968; Aussenac 1975; Le Tacon et al. 1981; Le Tacon 1983; Teissier du Cros et Thiébaud 1988; etc.).

Le polycyclisme du hêtre a été largement défini dans des travaux antérieurs (Thiébaud et al. 1981, 1985, 1990; Thiébaud 1982; etc.) : « son apparition simultanée sur la tige princi-

pale et sur des axes latéraux atténue la dominance apicale » (Thiébaud et al. 1985), favorisant ainsi la fourchaison (Moyen et Thiébaud 1982).

Par ailleurs, les cycles secondaires de croissance (unités de croissance estivales souvent tardives) présentent des problèmes d'aoûtement. Le résultat en est la destruction accidentelle, par le froid en début d'automne, du méristème terminal édificateur et d'une partie de la pousse. Les méristèmes latéraux sous-jacents entrent alors en compétition et produisent, au printemps, des brins équivalents qui formeront, là encore, une fourche (Le Tacon 1983).

Il a également été observé que la plantation du hêtre sous abri diminue la proportion d'arbres fourchus mais ralentit également leur croissance en hauteur (Falcone et al. 1986). Cette situation laisse présager de l'influence d'un caractère supplémentaire pouvant induire la mise en place de fourches, la croissance en hauteur.

Cette étude de la fourchaison du hêtre a pour objectif :

(i) d'une part, de décrire par l'analyse architecturale, les différentes modalités d'installation de la fourche chez de jeunes hêtres bénéficiant ou non de l'abri d'un couvert végétal, afin de replacer ces caractères que sont le fonctionnement polycyclique, l'occurrence de la mortalité apicale d'un axe et la croissance annuelle en hauteur, dans le contexte du développement des arbres;

(ii) d'autre part, de quantifier l'expression des différents caractères architecturaux cités et de préciser leur influence sur la mise en place d'axes latéraux verticaux lors du développement de jeunes hêtres issus de régénérations naturelles bénéficiant ou non d'un abri supérieur.

Matériel et méthode

Le lieu de l'étude

Nos observations se sont déroulées en France, dans le département de la Meuse, en région nord-est calcaire. Les arbres observés se trouvent dans deux forêts en situation de plateau peu accidenté, la forêt privée du Marquis (48°32' de latitude nord, 5°25' de longitude est, 380 m d'altitude) située près du village de Bonnet, et la forêt de Vaudeville (48°27' de latitude nord, 5°33' de longitude est, 430 m d'altitude), non loin de Gondrecourt-le-Château.

Les arbres étudiés

Les individus observés constituent deux groupes principaux.

Le groupe I est uniquement destiné à illustrer les principales modalités de mise en place de la fourche et à établir une liste des caractères architecturaux qui seraient susceptibles d'influencer sa formation. Les individus qui le constituent, pouvant être d'âges différents, sont issus de régénérations naturelles bénéficiant d'un couvert dont l'importance est variable; quatre arbres par condition ont été complètement décrits :

(i) En demi-lumière : Les arbres sont situés dans une futaie entretenue et exploitée. Ce milieu, dans lequel ils se développent, évolue au rythme des coupes d'exploitation qui suppriment progressivement le couvert.

(ii) En pleine ombre : Les arbres sont situés dans une futaie dense dont l'exploitation n'a pas encore commencé.

(iii) En pleine lumière : Les arbres décrits sont en bord de pistes forestières entourées par de jeunes régénérations naturelles. Les individus qui y ont élu domicile ne bénéficient ni d'un abri latéral, ni d'un abri vertical.

(iv) En pleine ombre puis en pleine lumière : Les arbres ont grandi à l'abri de grands semenciers ne dispensant que peu de lumière, puis ils ont poursuivi leur développement en pleine lumière lors d'une coupe d'exploitation qui a brutalement supprimé la strate supérieure.

Le groupe II est destiné à quantifier les différents caractères architecturaux qui pourraient avoir une influence sur l'apparition d'axes

latéraux verticaux et à comparer leur importance relative les uns par rapport aux autres. Les individus qui le composent ont tous le même âge et constituent deux sous-groupes :

(i) le sous-groupe IIA, issus d'une régénération naturelle équienne dense (90 000 individus/ha) située sous une futaie relativement dense (150–200 individus/ha) en forêt de Vaudeville; ce sous-groupe comprend 50 individus âgés de 18 ans et ayant une hauteur moyenne de 6 m;

(ii) le sous-groupe IIB, situé en forêt du Marquis, issus d'une régénération naturelle équienne dense (60 000 – 70 000 individus/ha) qui ne bénéficie d'aucun abri vertical; ce sous-groupe comprend 40 individus également âgés de 18 ans et ayant une hauteur moyenne de 9 m.

La méthode de mesure

La méthode d'analyse architecturale (Hallé et Edelin 1987; Barthélémy 1988) qui intègre les concepts d'architecture (Hallé et Oldeman 1970; Hallé et al. 1978; Barthélémy et al. 1989) consiste en une description morphologique globale et précise du système ramifié aérien d'individus dans des milieux variés. Cette analyse nous permet d'identifier des catégories d'axes (tronc, branches, rameaux, etc.) et de les caractériser par un ensemble de critères (aptitude à la ramification, direction de croissance, floraison, etc.). Cette analyse est rendue possible grâce à la reconnaissance de marqueurs morphologiques qui résultent du fonctionnement des méristèmes et qui subsistent durant plusieurs années. Ces marqueurs morphologiques sont les cicatrices laissées par les écailles d'un bourgeon, les cataphylles et les feuilles caduques, les rameaux élagués naturellement, un coude de l'axe à l'emplacement d'une nécrose apicale ou d'un traumatisme, la texture de l'écorce, etc.

La lecture de quelques-uns de ces marqueurs morphologiques présents sur les différentes structures des individus nous a permis de distinguer, d'une part, des pousses qui, en fin de saison de végétation, résultent d'une seule vague de croissance printanière. L'unité de croissance (UC; Hallé et Martin 1968) ainsi mise en place est délimitée à sa base par un grand nombre de cicatrices de paires d'écailles (7–11) laissées par le bourgeon hivernal. D'autre part, on peut identifier des pousses annuelles qui sont le résultat de deux vagues de croissance. L'une, printanière, met en place une UC semblable à celle décrite précédemment; l'autre, estivale (juin), issue d'un bourgeon écaillé fugace formé en fin de printemps, se traduit à sa base par un nombre réduit de cicatrices d'écailles (1–4). À partir de ce caractère, on peut ainsi identifier les pousses monocycliques (vague de croissance printanière) et les pousses polycycliques (vagues de croissance printanière et estivale) (Thiébaud 1982). Si la première UC (vague de croissance printanière) peut être qualifiée de préformée (au sens de Hallé et al. 1978 : présence de tous les organes foliaires de la future UC dans le bourgeon avant son débourement) grâce aux travaux de Colombo-Mariani (1971), Paganelli-Cappelletti et Paganelli (1975) et Roloff (1987), la deuxième UC, quand elle existe, ne peut être qualifiée sur cet aspect car l'on a une trop grande méconnaissance sur l'organogénèse et le contenu du bourgeon estival. L'un des auteurs de la présente étude ayant entrepris des travaux dans ce sens, les résultats acquis feront l'objet d'un prochain article. Aussi, les termes préformation et néoformation relatifs à la relation entre organogénèse et allongement ne seront pas employés dans cet article.

Grâce à cette méthode de reconnaissance permettant de dater les différentes structures mises en place par la plante, il est possible de quantifier leur développement annuel par des mesures de longueur des pousses annuelles, par un comptage du nombre de leurs feuilles, etc.

L'analyse architecturale de jeunes hêtres dans différentes conditions d'éclaircissement a donc débuté par une description morphologique complète du système ramifié aérien d'un petit nombre d'individus qui composent le groupe I. Puis, les hypothèses émises à la suite de ces descriptions détaillées ont été validées par des observations ponctuelles sur plus d'une centaine d'individus qui constituent le voisinage des individus décrits. Les individus observés les plus représentatifs ont également fait l'objet d'une représentation graphique où seuls les axes situés dans un plan ont été retenus, ceci par souci de clarté.

En ce qui concerne les individus du groupe II, les observations ont principalement porté sur l'axe principal qui a fait l'objet d'une description complète. Les critères morphologiques pris en compte sont

la longueur (en centimètres) de chaque unité de croissance ainsi que la présence ou non d'une mortalité apicale, ceci sur les 10 dernières années de la vie des arbres choisis. Les axes latéraux n'ont été que partiellement décrits. Notre intérêt s'est porté sur un seul axe latéral pour chaque unité de croissance du tronc, l'axe choisi étant le plus développé. Les critères choisis sont l'angle d'insertion de l'axe latéral sur le tronc qui le porte et la direction de croissance globale de cet axe latéral par rapport à celle de l'axe principal qui est verticale; trois catégories ont été distinguées : les axes latéraux verticaux ($0^\circ - 20^\circ$), les axes latéraux obliques ($21^\circ - 50^\circ$) et les axes latéraux horizontaux ($51^\circ - 90^\circ$). Ces deux caractères, angle d'insertion et direction de croissance, ont été retenus car ils traduisent convenablement le degré de compétition entre le tronc et ses productions axillaires. Nous considérons une fourche comme étant le résultat :

(i) soit du développement de plusieurs rameaux latéraux à port presque vertical, de dimensions et de comportements semblables à ceux de l'axe principal qui les porte,

(ii) soit du développement exclusif de plusieurs rameaux latéraux à port presque vertical, de dimensions et de comportements semblables qui assurent la poursuite de la croissance après mortalité apicale du tronc.

Cependant, cette concurrence entre le tronc et ses productions axillaires ou entre des axes latéraux n'est pas irréversible. Il arrive souvent qu'un des deux composants de la fourche soit rapidement dominé par l'autre. Dès lors, l'ensemble ne peut plus être désigné par le terme de fourche. Quelques caractères morphologiques attestent toutefois de l'occurrence passée d'un tel événement. Ces caractères que nous avons cités auparavant, à savoir un angle d'insertion très fermé sur le tronc et une direction de croissance proche de la verticale, nous ont permis de désigner les « axes latéraux verticaux » comme des axes qui sont entrés en concurrence avec le tronc ou se sont concurrencés durant une période donnée, aussi courte soit-elle, et ont participé à la mise en place de fourches plus ou moins durables au cours du développement des arbres observés. Aussi, ce travail porte essentiellement sur l'apparition d'axes latéraux verticaux ayant contribué à la mise en place de fourches plus ou moins durables et n'aborde pas la pérennité d'une telle structure.

Résultats

Structures de hêtres fourchus dans différentes conditions d'éclairément

En demi-lumière

Un jeune arbre (fig. 1), lorsqu'il est fourchu, est composé d'un tronc vertical puissant qui porte un houppier conique bien développé. Cet axe principal est constitué d'une succession de pousses annuelles édifiées par un méristème dont le fonctionnement est rythmique et indéfini. Chaque pousse est ramifiée, mise à part la pousse de l'année en cours. Selon la physionomie de la ramification, trois parties se distinguent :

(i) une partie basse dépourvue de branches latérales qui se sont desséchées et sont tombées, laissant de grosses cicatrices;

(ii) une partie médiane présentant des branches horizontales ou obliques disposées suivant un gradient acrotone sur les pousses annuelles du tronc; les branches les plus basses de cette zone sont horizontales et portent deux à trois catégories d'axes latéraux tandis que les plus hautes sont obliques et portent trois catégories d'axes latéraux;

(iii) une partie haute, où le tronc forme une fourche, qui apparaît au terme d'un redressement graduel de la ramification de l'arbre; ces deux axes verticaux équivalents n'ont pas la même origine (fig. 2) : l'un d'eux provient de la continuité de l'axe principal A1 tandis que l'autre est issu du redressement de l'axe latéral A2 le plus proche de l'arrêt de croissance.

À l'ombre

Un arbre situé à l'ombre (fig. 3A) est composé d'un tronc vertical grêle qui porte un houppier étroit et peu développé. Le

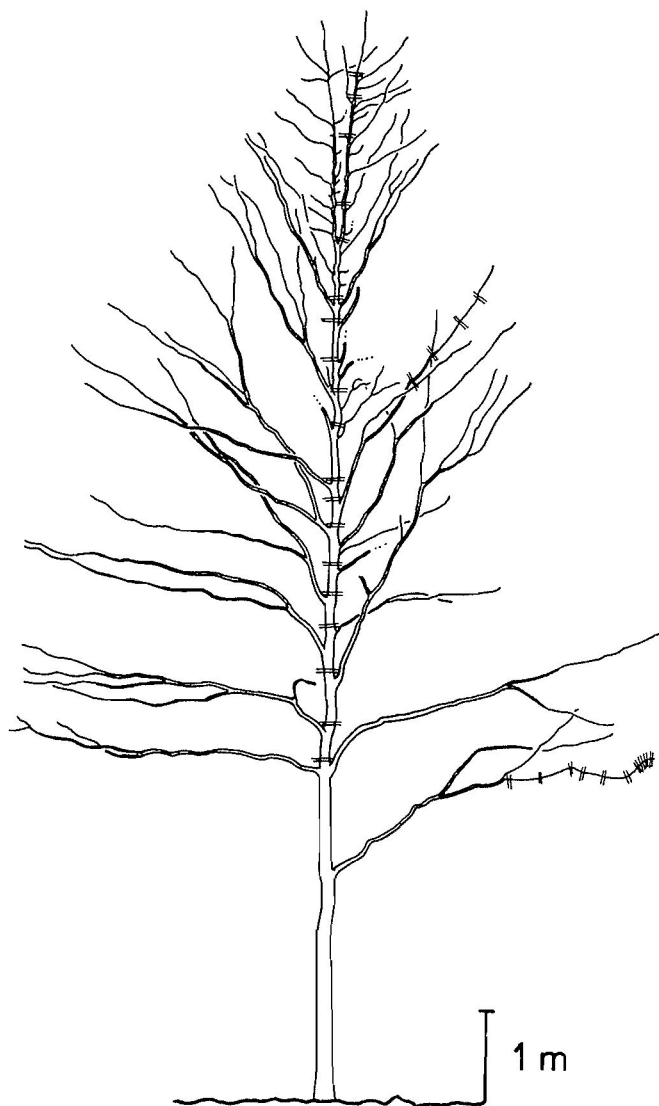


FIG. 1. Structure d'un hêtre fourchu en demi-lumière. Les arrêts de croissance hivernaux (=) ou estivaux (-) n'ont été représentés que sur quelques-uns des axes latéraux portés par le tronc.

tronc orthotrope est constitué d'une succession de pousses annuelles ramifiées petites à la base de l'arbre et de taille variable pour le reste du tronc. Selon la physionomie de la ramification, deux sortes de branches se distinguent :

(i) des branches horizontales sèches ou vivantes qui portent deux catégories d'axes latéraux,

(ii) une branche verticale dont la pousse basale a une taille similaire à celle du tronc tandis que les suivantes sont plus petites, semblables à celles des axes latéraux horizontaux. Cet axe vertical est situé sur une pousse traumatisée. La poursuite du tronc et l'édification de cet axe ont été assurées par des bourgeons latéraux voisins sous-jacents au traumatisme. Le résultat est l'apparition d'une fourche plus ou moins pérenne.

En pleine ombre

Un individu (fig. 3B) situé dans des conditions plus difficiles est constitué d'un tronc vertical grêle quasiment dépourvu de branches, qui porte un petit houppier en plateau. À ce niveau de l'arbre, le tronc forme une fourche composée de deux axes qui adoptent progressivement une direction de croissance horizontale. Ce changement de direction est accompagné d'une

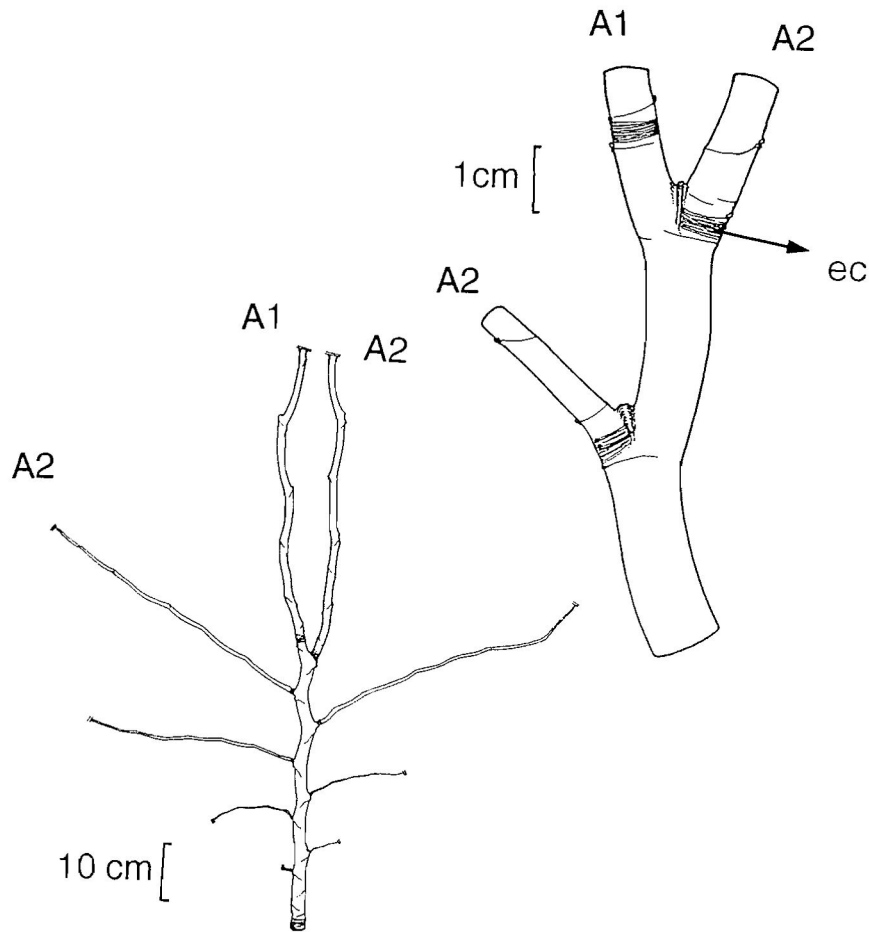


FIG. 2. Vue générale de la fourche (en bas, à gauche) et détail de l'insertion et de la position des deux brins de la fourche sur la pousse annuelle sous-jacente (en haut, à droite). A1, axe principal; A2, axe latéral; *ec*, cicatrices laissées par les écailles caduques du bourgeon.

diminution graduelle de la taille des pousses successives qui les constituent et d'une diminution de leur degré de ramification. Les pousses périphériques de ces deux axes sont des pousses courtes non ramifiées.

En pleine lumière

En condition de plein découvert (fig. 4A), un arbre est constitué d'un tronc puissant qui porte un houppier important. Le tronc est constitué de pousses annuelles monocycliques et polycycliques. Les pousses polycycliques comportent plusieurs UC dont la première résulte de la vague de croissance printanière, tandis que la suivante provient de la vague de croissance estivale.

Ces pousses annuelles successives ont une taille qui augmente depuis la base de l'arbre jusqu'à sa zone médiane où elles atteignent de grandes dimensions. Cette augmentation s'accompagne de la mise en place d'axes latéraux plus redressés et ramifiés qui reproduisent les caractéristiques de développement de leur porteur. De nombreuses fourches apparaissent à différents niveaux de l'arbre. Ces axes latéraux verticaux qui portent entre trois et quatre ordres de rameaux latéraux sont issus de pousses de structures différentes : avec ou sans mortalité apicale et polycycliques ou monocycliques.

Structure d'un hêtre de pleine ombre brutalement exposé à la pleine lumière

Le tronc vertical (fig. 4B) est constitué de pousses annuelles

ramifiées de tailles variables. À partir de ce caractère, l'arbre peut être divisé en deux parties distinctes :

(i) une partie basale (*a*) qui correspond à son développement en pleine ombre. Le tronc est alors constitué de pousses de plus en plus petites à mesure que l'on progresse vers le haut de cette partie. Cette diminution s'accompagne de la présence de branches latérales plus redressées et plus ramifiées.

(ii) une seconde partie (*b*), qui représente son développement en pleine lumière. Le tronc est alors constitué de pousses de plus en plus grandes à mesure que l'on progresse vers le haut de cette partie. Cette augmentation s'accompagne de l'édification de branches latérales plus redressées et ramifiées.

En résumé, l'arbre présente des axes très redressés reproduisant en tout ou en partie les caractéristiques du tronc dans deux zones précises, l'une où la croissance a été la plus faible (flèche 1, fig. 4B), et l'autre, où elle a été la plus forte (flèche 2, fig. 4B). En condition de pleine ombre, l'arbre a subi une forte diminution de sa croissance. Au plus fort de cette diminution, tous les axes de l'arbre présentent un même développement caractérisé par des pousses courtes peu ou pas ramifiées. En pleine lumière, l'axe principal a subi une forte augmentation de sa croissance. Au plus fort de son développement, il met en place des axes latéraux qui entrent en concurrence directe avec lui (flèche 2). Au cours de cette reprise de la croissance, les axes latéraux situés juste au-dessous de la zone de plus faible croissance ont un fort développement (flèche 1) tandis que les plus éloignés de ce point se développent peu.

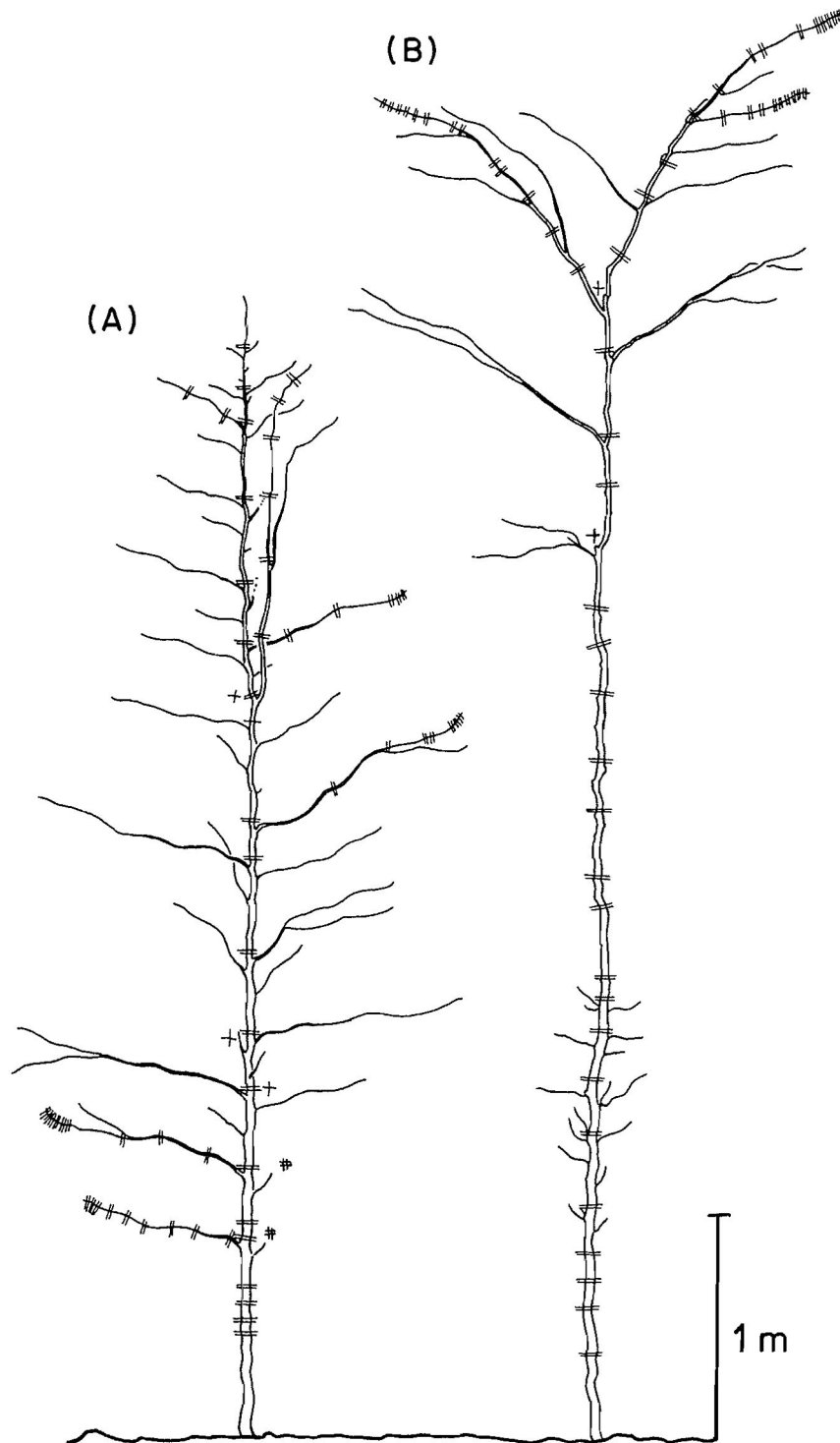


FIG. 3. Structure d'un hêtre fourchu à l'ombre (A) et en pleine ombre (B). Les arrêts de croissance hivernaux (=) ou estivaux (-) n'ont été représentés que sur quelques-uns des axes latéraux portés par le tronc. +, mortalité apicale.

Synthèse

Les arbres que nous venons de décrire présentent des physiologies très différentes dictées par les conditions environnementales. En passant de la pleine ombre vers la pleine lumière, les arbres ont un axe principal de plus en plus développé, qui porte un houppier de plus en plus important. Celui-ci est constitué de branches plus redressées et développées qui entrent en concurrence avec le tronc et contribuent à la formation de

fourches plus ou moins pérennes. Ces axes latéraux verticaux apparaissent lors de la réalisation d'évènements de natures diverses : (i) au terme d'un redressement graduel des rameaux latéraux successifs mis en place par le tronc, (ii) lors du fonctionnement monocyclique et polycyclique du méristème terminal édificateur de l'axe principal, (iii) lors de la disparition du méristème apical édificateur du tronc et (iv) lors d'une croissance en hauteur très forte ou très faible.

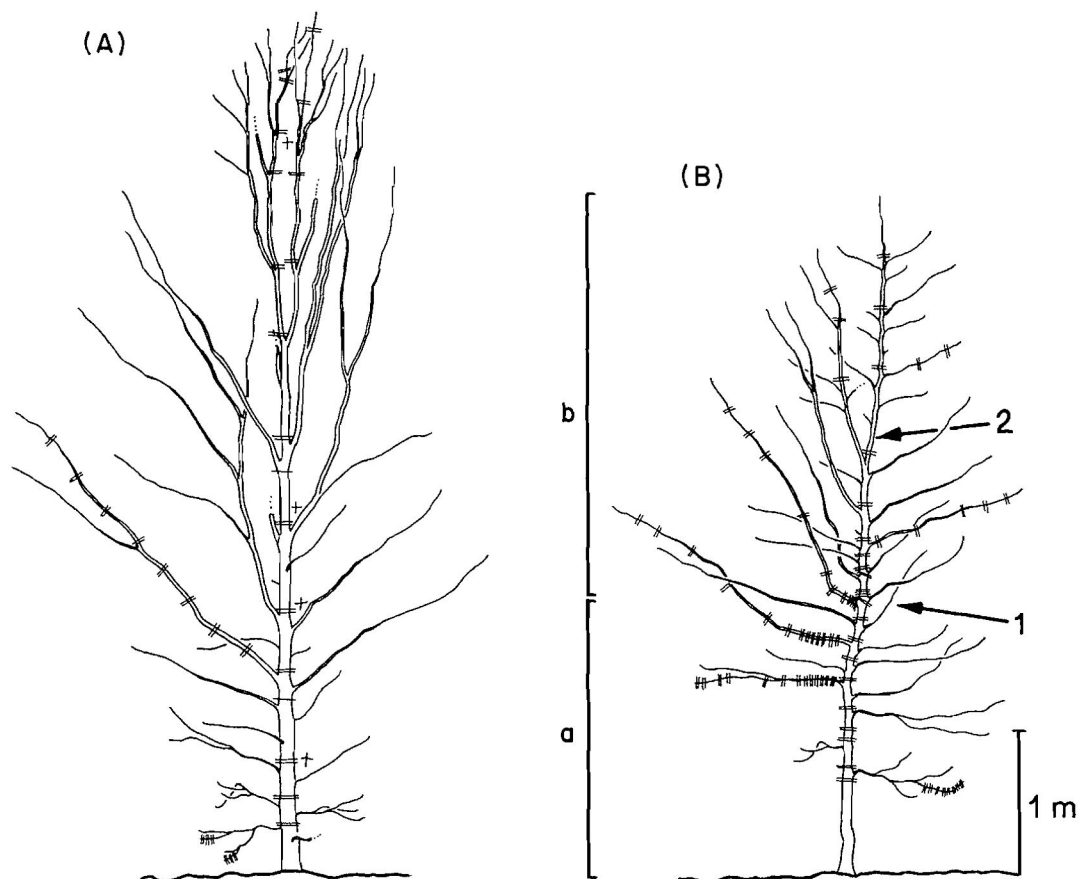


FIG. 4. Structure d'un hêtre fourchu en pleine lumière (A) et de pleine ombre brutalement exposé à la pleine lumière (B). Les arrêts de croissance hivernaux (=) ou estivaux (-) n'ont été représentés que sur quelques-uns des axes latéraux portés par le tronc. +, mortalité apicale. Fig. 4B. L'arbre est constitué de deux parties, une partie basale (a), qui correspond à son développement en pleine ombre, et une partie haute (b), qui résulte de son développement en pleine lumière. Deux zones précises (flèches 1 et 2) de l'arbre portent des axes latéraux très redressés : une zone où la croissance a été la plus faible et une zone où elle a été la plus forte.

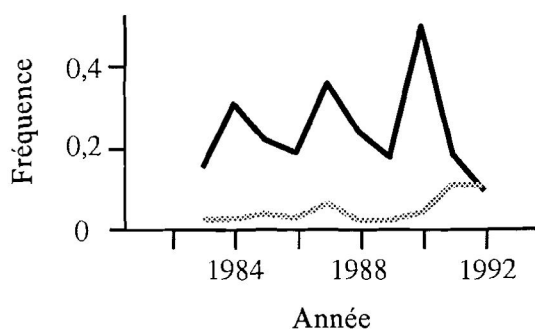


FIG. 5. Fréquence des axes latéraux verticaux par pousse annuelle du tronc pour deux ensembles d'arbres, respectivement à l'ombre (trait gris) et en pleine lumière (trait noir).

Ces différents caractères, déjà reconnus mais impliqués globalement dans l'apparition d'une fourche, semblent avoir une influence variable sur la structure des arbres en fonction du milieu. En pleine ombre, une mort d'apex induit l'apparition d'un axe latéral vertical bien que certaines soient sans effet. En pleine lumière, les axes latéraux verticaux sont présents aussi bien sur des pousses dont l'apex est mort que sur des pousses indemnes ainsi que sur des pousses polycycliques ou monocycliques. Par ailleurs, lors du passage de la pleine

ombre vers la pleine lumière, la forte fluctuation de la croissance semble être la cause essentielle de l'apparition d'axes latéraux verticaux, polycyclisme et mort d'apex étant absents.

À partir de l'analyse de deux groupes d'individus situés dans deux environnements très différents, nous nous proposons, dans la seconde partie de cette étude, de quantifier et comparer l'influence des différents paramètres impliqués dans la mise en place d'axes latéraux verticaux.

L'influence des différents caractères architecturaux sur la formation des axes latéraux verticaux

La répartition des axes latéraux verticaux le long du tronc

À l'ombre, les arbres ont une structure bien hiérarchisée où le tronc vertical porte des branches obliques à horizontales peu développées. Ces dernières sont constituées d'environ trois ordres d'axes et forment un houppier très étroit et peu important. Les axes latéraux verticaux y sont rares (fig. 5, trait gris clair).

En pleine lumière, les arbres sont constitués d'un tronc puissant qui porte un houppier étroit mais plus développé que celui des individus à l'ombre. Ce houppier est formé de branches plus ou moins redressées à développement variable qui sont constituées d'environ quatre ordres d'axes latéraux. Les axes latéraux verticaux sont relativement fréquents (fig. 5, trait noir). Par ailleurs, l'évolution de cette fréquence au cours du temps montre de fortes fluctuations annuelles.

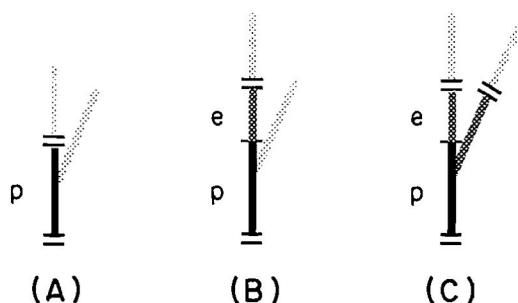


FIG. 6. Structures des pousses monocyclique (A) ou polycyclique (B) et (C) du tronc sans mortalité apicale, portant des axes latéraux verticaux. *e*, unité de croissance estivale; *p*, unité de croissance printanière; =, arrêt de croissance hivernal; —, arrêt de croissance estival; trait noir, unité de croissance printanière de l'année $n - 1$; trait gris foncé, unité de croissance estivale de l'année $n - 1$; trait gris clair, unité de croissance printanière de l'année n .

Le fonctionnement polycyclique et l'apparition d'axes latéraux verticaux

Deux types de fonctionnement sont possibles : monocyclique et polycyclique. Le fonctionnement monocyclique se résume de la façon suivante : au terme de l'allongement de la pousse printanière de l'année en cours (fig. 6A, trait noir), le méristème terminal et les méristèmes latéraux sous-jacents restent dormants à l'abri de bourgeons écaillés jusqu'au printemps de l'année suivante, durant lequel ils produiront chacun un axe feuillé en avril (fig. 6A, trait gris clair). Pour ce qui est du fonctionnement polycyclique, deux cas se présentent : au terme de l'allongement de la pousse printanière de l'année en cours (fig. 6B et 6C, trait noir), (i) soit le méristème terminal seul entre en activité en été après avoir séjourné à l'abri d'un bourgeon écaillé fugace et produit un axe feuillé (fig. 6B, trait gris foncé) en juin tandis que les méristèmes latéraux restent dormants jusqu'au printemps de l'année suivante, durant lequel ils produiront chacun un axe feuillé (fig. 6B, trait gris clair), (ii) soit le méristème terminal et un méristème latéral sous-jacent fonctionnent simultanément et produisent chacun un axe feuillé (fig. 6C, trait gris foncé) en juin.

La comparaison entre les pourcentages d'axes latéraux verticaux issus de pousses monocycliques ou polycycliques sans mortalité apicale (tableau 1) montre qu'il y a autant sinon plus d'axes latéraux verticaux issus de pousses monocycliques. La proportion d'axes latéraux verticaux portés par des pousses polycycliques du tronc semble plutôt se rapprocher de la proportion des pousses polycycliques (tableau 2). Ces dernières, plus fréquentes en pleine lumière qu'à l'ombre, apparaissent sur l'axe principal selon une fréquence donnée, et les axes latéraux verticaux selon leur propre fréquence, indépendamment de la structure de la pousse qui les porte. Si un axe principal présente plus de pousses monocycliques que de pousses polycycliques, les axes latéraux verticaux auront plus de chances d'être portés par des pousses monocycliques que par des pousses polycycliques, et vice-versa.

La relation entre l'expression du polycyclisme et la fréquence des mortalités apicales

Si l'apparition d'axes latéraux verticaux ne semble pas induite par un type de fonctionnement du méristème édificateur du tronc, un lien semble toutefois exister entre l'expression du polycyclisme et la fréquence des mortalités apicales. Une mortalité (fig. 7) peut se produire chaque année au terme de l'allongement de l'unité de croissance printanière et au terme

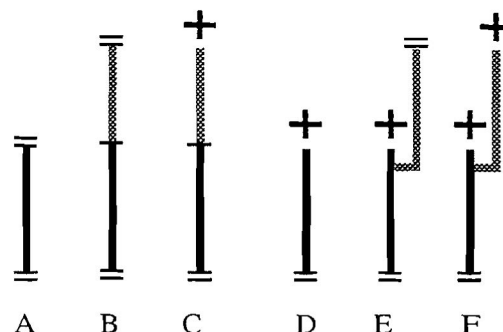


FIG. 7. Occurrence de la mortalité apicale sur les différents types de pousses (A-F). =, arrêt de croissance hivernal; —, arrêt de croissance estival; +, mortalité apicale.

TABLEAU 1. Pourcentages d'axes latéraux verticaux issus de pousses monocycliques ou polycycliques sans mortalité apicale, appartenant à des arbres d'ombre et de pleine lumière

	A	B	C
Ombre	82	18	0
Lumière	47	17	36

NOTA : Les pourcentages sont déduits par rapport au nombre d'axes latéraux verticaux issus de pousses annuelles sans mortalité apicale, toutes années confondues et pour tous les arbres mesurés. A, B et C désignent les cas exposés à la figure 6.

TABLEAU 2. Pourcentages de pousses monocycliques et polycycliques constituant le tronc des arbres d'ombre et de pleine lumière

	A	B
Ombre	86	14
Lumière	49	51

NOTA : Les pourcentages sont déduits par rapport au nombre de pousses annuelles mesurées par arbre, toutes années confondues et pour l'ensemble des arbres observés. A, pousses monocycliques; B, pousses polycycliques.

de l'allongement de l'unité de croissance estivale si cette dernière existe. En ce qui concerne l'unité de croissance printanière (tableau 3), à l'ombre comme en pleine lumière, le pourcentage des unités de croissance traumatisées est le même, soit 20% environ.

En ce qui concerne l'unité de croissance estivale (tableau 4), la comparaison des pourcentages des unités de croissance estivales traumatisées montre que celles-ci sont plus fréquentes en pleine lumière qu'à l'ombre. Ainsi, par le biais des mortalités, si celles-ci ont une éventuelle influence, les pousses polycycliques pourraient influencer sur l'apparition d'axes latéraux verticaux.

Les mortalités apicales et l'apparition d'axes latéraux verticaux

La destruction accidentelle d'une partie de la pousse et de son méristème terminal édificateur peut conduire à deux situations : (i) le méristème latéral le plus proche de la mortalité

TABLEAU 3. Pourcentages des unités de croissance printanières avec mortalité apicale et indemnes, appartenant à des arbres à l'ombre et en pleine lumière

	A	B	C	D	E	F
Ombre	68	8	2	18	3	1
Lumière	37	31	15	12	4	1

NOTA : Les pourcentages sont déduits par rapport au nombre de pousses annuelles mesurées constituant le tronc des arbres observés, toutes années confondues. A, B, C, D, E et F désignent les types de pousses répertoriées à la figure 7.

TABLEAU 4. Pourcentages des unités de croissance estivales avec mortalité apicale (C et F) et indemnes (B et E), appartenant à des arbres à l'ombre et en pleine lumière

	BE	CF	BE	CF
Ombre				
Pousses annuelles	14	11	3	
Pousses polycycliques	—	79	21	
Lumière				
Pousses annuelles	51	35	16	
Pousses polycycliques	—	69	31	

NOTA : Les pourcentages sont déduits par rapport au nombre de pousses annuelles mesurées et constituant le tronc des arbres observés, toutes années confondues, ou par rapport au nombre de pousses polycycliques. B, E, C et F désignent une partie des cas répertoriés à la figure 7.

apicale produit un axe feuillé vertical qui assure la continuité de l'axe principal tandis que les méristèmes situés sur des aiselles foliaires inférieures produisent des axes feuillés obliques (fig. 8A, régénération sans fourche); (ii) les méristèmes latéraux sous-jacents à ce traumatisme entrent en concurrence et produisent, au printemps, des axes feuillés verticaux équivalents (fig. 8B, apparition d'une fourche).

Afin de savoir si une mortalité apicale a un effet sur l'apparition d'un axe latéral vertical, nous avons comparé la proximité d'une mortalité apicale avec un axe latéral horizontal à celle d'une mortalité apicale avec un axe latéral vertical. Pour quantifier cette proximité, nous avons mesuré le nombre de pousses édifiées par le méristème édificateur du tronc au-dessus de l'insertion d'un axe latéral horizontal ou vertical et avant l'occurrence d'une mortalité apicale (fig. 9C, trait noir). Différentes situations sont possibles (fig. 9C) : (i) l'axe latéral horizontal ou vertical est directement issu d'une pousse du tronc avec mortalité apicale; le nombre de pousses annuelles de l'axe principal édifiées avant l'occurrence d'une mortalité apicale et au-dessus de l'insertion de cet axe latéral est nul; l'axe latéral appartient à la classe 0; (ii) l'axe horizontal ou vertical porté par le tronc est issu d'une pousse du tronc sans mortalité apicale; le nombre de pousses annuelles de l'axe principal édifiées avant l'occurrence d'une mortalité apicale et au-dessus de l'insertion de cet axe latéral est variable; l'axe peut appartenir aux classes allant de 1 à 12.

Chaque axe latéral horizontal ou vertical (un axe par pousse annuelle) d'un arbre a été pris en compte, ceci pour tous les arbres observés. Ce comptage a permis de réaliser des distributions du nombre de pousses du tronc mises en place avant

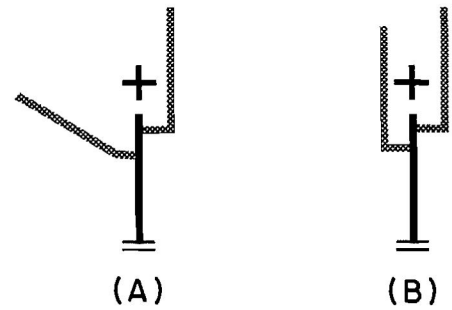


FIG. 8. Mortalité apicale et redressement des axes sous-jacents à ce traumatisme. (A) Régénération sans fourche. (B) Apparition d'une fourche. Trait noir, année $n - 1$; trait gris, année n ; +, mortalité apicale.

l'occurrence d'une mortalité apicale et au-dessus de l'insertion d'un axe latéral, selon qu'il soit horizontal ou vertical (fig. 9A et 9B). L'examen de ces distributions montre que dans le cas des axes latéraux verticaux, la classe la plus représentée est la classe 0, classe des axes latéraux portés par une pousse avec mortalité apicale; les classes supérieures (1, 2, 3, 4, ...), qui représentent les axes latéraux portés par une pousse sans mortalité apicale, ont des effectifs beaucoup plus réduits. En revanche, en ce qui concerne les axes latéraux horizontaux, la classe 0 n'est pas exclusivement la plus représentée. Parmi les classes qui ont les effectifs les plus importants, nous avons aussi les classes 1 et 2. Cette comparaison entre axes latéraux horizontaux et axes latéraux verticaux montre qu'un axe latéral vertical est toujours plus proche d'une mortalité apicale qu'un axe horizontal. Cette différence indique que l'apparition d'un axe latéral vertical pourrait être liée à l'occurrence d'une nécrose apicale.

Toutefois, si l'on examine uniquement les distributions concernant les axes latéraux verticaux, on constate que le pourcentage d'axes latéraux verticaux issus de pousses sans mortalité apicale (tableau 5) est peu différent du pourcentage d'axes latéraux verticaux issus de pousses avec mortalité apicale, ce qui signifie que la seule influence des mortalités apicales ne saurait totalement justifier la présence de ces branches redressées.

La croissance en hauteur

Les fluctuations du taux de croissance et l'apparition d'axes latéraux verticaux — Afin de voir si les fluctuations annuelles du taux de croissance avaient une influence sur l'apparition de branches latérales verticales, nous avons recherché une forme de résultat qui traduise les fluctuations annuelles de la longueur des pousses et qui soit directement comparable aux fréquences d'apparition des axes latéraux verticaux (fig. 5). Au cours de la construction de son axe principal, un arbre met en place des pousses annuelles successives constituées d'une ou deux unités de croissance. Ces pousses annuelles sont de taille variable. Trois situations se présentent : la taille d'une nouvelle pousse annuelle peut être inférieure, égale ou supérieure à la précédente, ceci année après année. L'axe principal de chaque arbre choisi a été analysé en qualifiant la nature de chaque fluctuation annuelle, ceci pour toutes les années qui ont été décrites. À partir de là, ont été déduites des fréquences annuelles de diminution, de stagnation et d'augmentation du taux de croissance. En ce qui concerne l'évolution de la fréquence annuelle d'augmentation de la taille des pousses, nous l'avons superposée à l'évolution de la fréquence annuelle d'apparition des

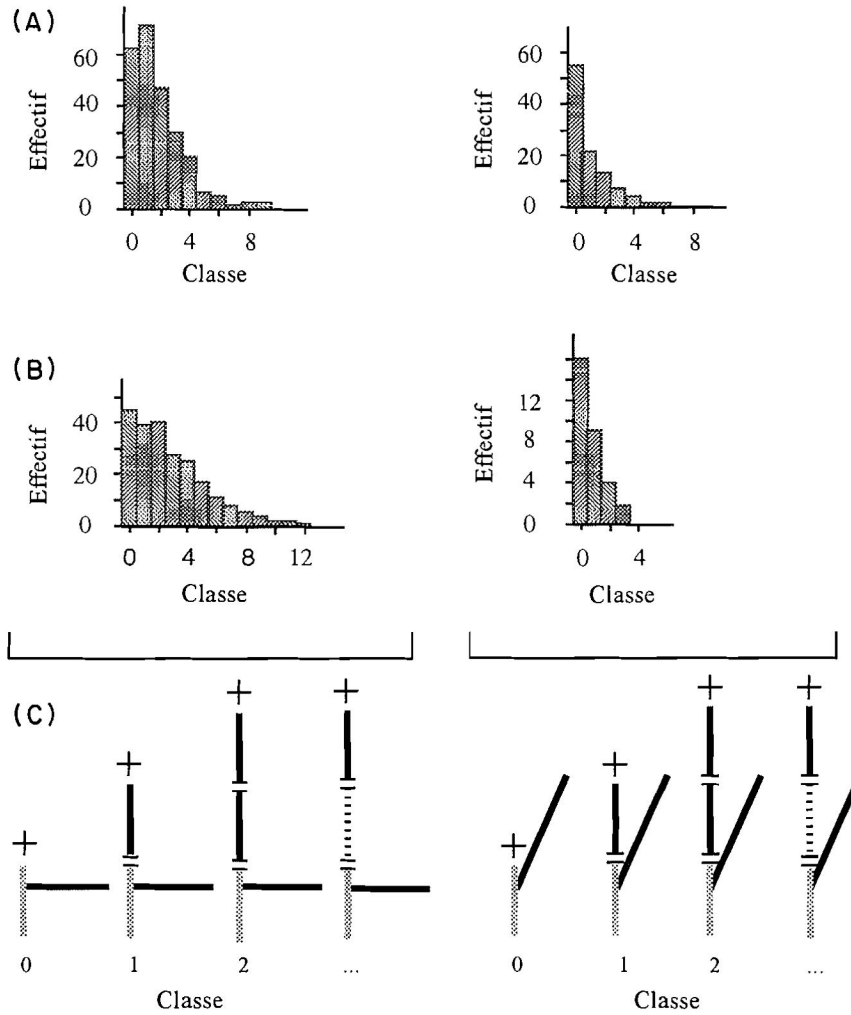


FIG. 9. Distributions du nombre de pousses annuelles mises en place par le méristème édificateur du tronc avant l'occurrence d'une mortalité apicale et au-dessus de l'insertion d'un axe latéral horizontal (à gauche) ou vertical (à droite), pour des arbres en pleine lumière (A) et à l'ombre (B). Chaque classe, qui représente le nombre de pousses annuelles, en abscisse de chaque distribution, est schématisée en (C). =, arrêt de croissance hivernal; +, mortalité apicale.

axes latéraux verticaux présentée auparavant (fig. 5). En pleine lumière (fig. 10A), les deux courbes présentent chacune trois pics : les pics de la première courbe (en gris), qui indiquent les années où la majorité des individus a connu une augmentation du taux de croissance, semblent associés aux pics de la seconde courbe (en noir) qui soulignent les années durant lesquelles la fréquence d'apparition des axes latéraux verticaux est relativement importante. Cependant, les pics de la première courbe sont postérieurs à ceux de la seconde courbe. En effet, un examen de la position des axes latéraux verticaux par rapport aux fluctuations annuelles du taux de croissance a montré que la majorité des axes latéraux verticaux sont formés au cours d'une augmentation du taux de croissance annuel du tronc. Cette augmentation peut s'effectuer sur plusieurs années, chaque pousse annuelle étant plus importante que la précédente. Dès lors, les axes latéraux verticaux peuvent être formés (i) soit au début de cette augmentation (fig. 11A), lorsque le taux de croissance est au plus bas, (ii) soit au cours de cette augmentation (fig. 11B), lorsque le taux de croissance est moyen, (iii) soit à la fin de cette augmentation (fig. 11C), lorsque le taux de croissance atteint son niveau le plus important. Ceci expliquerait le décalage entre le moment d'apparition d'un axe

TABLEAU 5. Pourcentages d'axes latéraux verticaux issus de pousses avec (classe 0) ou sans (classes 1-6) mortalité apicale, à l'ombre et en pleine lumière

	Classe						
	0	1	2	3	4	5	6
Ombre	51	32	13	4	0	0	0
Lumière	52	20	13	7	4	2	2

NOTA : Les classes sont celles décrites à la figure 9; les pourcentages sont déduits des effectifs présentés par chaque classe en abscisse des histogrammes.

latéral vertical et le moment où le taux de croissance atteint son point culminant. Nous avons réalisé la même opération pour les arbres à l'ombre (fig. 10B). La courbe représentant les fluctuations positives du taux de croissance présente de fortes variations. Cependant, la courbe d'évolution de la fréquence d'apparition des axes latéraux verticaux est régulière, sans écart annuel significatif. Dans ce cas, l'augmentation de la croissance ne semble pas associée à la mise en place d'axes latéraux

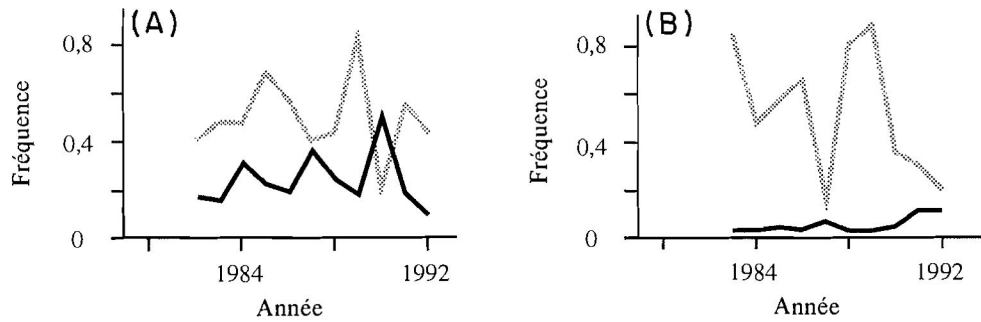


FIG. 10. Comparaison, le long de l'axe principal, de l'évolution de la fréquence annuelle des axes latéraux verticaux (trait noir) et de la fréquence annuelle d'augmentation de la taille des pousses du tronc (trait gris) en pleine lumière (A) et à l'ombre (B).

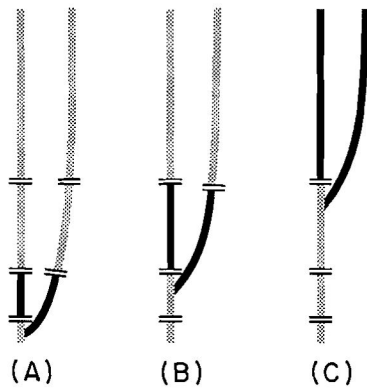


FIG. 11. Moment de la formation d'un axe latéral vertical par rapport aux fluctuations de croissance annuelle du tronc. En règle générale, la formation a lieu au cours d'une augmentation plus ou moins durable du taux de croissance du tronc; elle peut se produire, soit au début (A), soit au cours (B), soit à la fin (C) de cette augmentation. Trait noir, moment de formation d'un axe latéral vertical; =, arrêt de croissance hivernal.

verticaux. Les fluctuations du taux de croissance ne suffisent plus à expliquer l'apparition des axes latéraux verticaux.

Le taux de croissance annuel et l'apparition des axes latéraux verticaux — En pleine lumière, (fig. 12A), les pousses annuelles sont d'autant plus longues que l'on progresse vers le haut de l'arbre. Cette augmentation se fait par paliers. Les pousses annuelles ont une taille moyenne globalement supérieure à 50 cm (pointillés). C'est au-delà de ce seuil de développement que les arbres observés présentent des fréquences annuelles d'apparition des axes latéraux verticaux relativement importantes (flèches). À l'ombre (fig. 12B), les pousses annuelles sont là aussi globalement plus longues, aux fluctuations annuelles près, à mesure que l'on progresse vers le haut de l'arbre. Cette évolution est irrégulière, chaque augmentation importante de la longueur des pousses étant suivie d'une diminution de la longueur des pousses annuelles suivantes. Les pousses annuelles n'ont jamais dépassé la taille de 50 cm de manière durable. La fréquence annuelle d'apparition des axes latéraux verticaux est négligeable.

Synthèse et discussion

Les différents caractères architecturaux, polycyclisme, mort d'apex et taux de croissance ne semblent pas avoir le même effet sur l'apparition des axes latéraux verticaux, selon le milieu dans lequel les arbres évoluent. Le polycyclisme ne semble

avoir aucun effet direct sur la mise en place des axes latéraux verticaux. Cependant, un lien pourrait les relier aux mortalités apicales, les unités de croissance estivales étant plus fréquemment traumatisées en plein découvert qu'à l'ombre. Les morts d'apex, en revanche, semblent stimuler l'apparition des axes latéraux verticaux. Leur influence est toutefois largement gérée par les fluctuations annuelles du taux de croissance et tout particulièrement par le taux de croissance global atteint par la plante. À partir de là, le développement des arbres dans différentes conditions d'éclaircissement et la mise en place de la fourche se résument de la manière suivante :

(i) Au cours de ses premiers stades de développement en clairière (demi-lumière) (fig. 13A), les jeunes hêtres passent par une phase d'installation de leur structure aérienne. À mesure qu'ils grandissent, les accroissements annuels de leur axe principal sont de plus en plus importants. Cette augmentation s'accompagne de la mise en place de différentes catégories d'axes latéraux plagiotropes de plus en plus développés et ramifiés.

(ii) Si le milieu est rapidement ouvert (pleine lumière) (fig. 13B), l'augmentation des accroissements annuels du tronc se poursuit. Cette évolution se fait par paliers. À chaque passage à un niveau supérieur, les arbres acquièrent de nouvelles potentialités, telles que des catégories d'axes latéraux supplémentaires. À partir d'un certain niveau de développement, caractérisé par un taux de polycyclisme, un taux d'accroissement annuel et un degré de ramification important, que l'on pourrait appeler « niveau de vigueur de réitération » (Hallé et al. 1978), les fluctuations de la croissance aboutissent à l'édification d'axes latéraux verticaux qui apparaissent par vagues et réitèrent tout ou une partie des caractéristiques du tronc qui les porte. Ces différents ordres d'axes contribuent à la formation de fourches par enrichissement des structures.

(ii) Si le milieu n'est pas ouvert (ombre) (fig. 13C), l'augmentation des accroissements annuels du tronc et le développement des axes latéraux se stabilisent rapidement. Dès lors, les arbres présentent un système ramifié aérien réduit et bien hiérarchisé. Ils sont quasiment incapables d'édifier des axes latéraux verticaux même lorsque leur croissance présente de fortes fluctuations. Pour que ces fluctuations soient effectives, il est nécessaire qu'elles permettent à ces individus de dépasser, de manière durable, un niveau de développement permettant d'acquérir une structure ramifiée plus complète, ce qui n'est pas le cas. En effet, ceux-ci montrent une augmentation en dents de scie de la taille de leurs pousses annuelles ce qui a pour effet de maintenir leur structure ramifiée à un même niveau de développement.

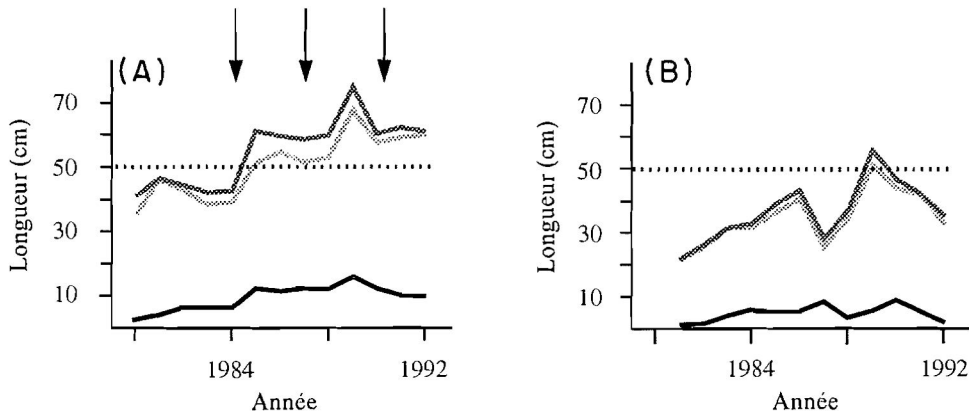


FIG. 12. Évolution de la taille des pousses annuelles du tronc en pleine lumière (A) et à l'ombre (B). Trait noir, unité de croissance estivale; trait gris clair, unité de croissance printanière; trait gris foncé, pousse totale. Les flèches indiquent les années au cours desquelles ont été mis en place le plus d'axes latéraux verticaux.

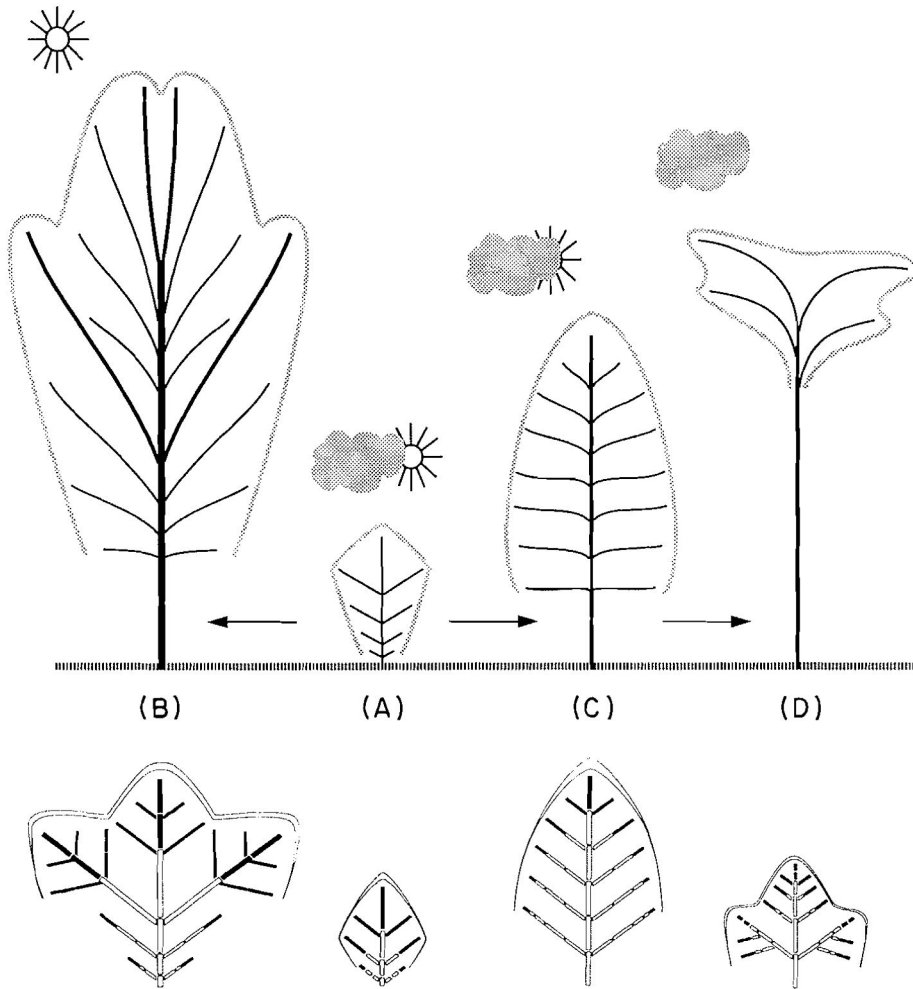


FIG. 13. Synthèse du développement des arbres, en fonction des conditions d'éclairage : en demi-lumière (A), en pleine lumière (B), à l'ombre (C) et en pleine ombre (D). La série de schémas du haut de la figure représente la structure globale des arbres; celle du bas représente les accroissements annuels des différents ordres d'axe qui constituent la structure des arbres schématisés au-dessus. Figuré rectangulaire, pousse annuelle; figuré soleil, pleine lumière; figuré soleil et nuage, de la demi-lumière à l'ombre; figuré nuage, pleine ombre.

(iii) Lorsque le milieu se referme un peu plus (pleine ombre) en raison de la croissance des arbres de la strate supérieure (fig. 13D), les accroissements annuels du tronc diminuent rapidement. Cette diminution, qui touche toutes les catégories

d'axes, s'accompagne d'une diminution de leur degré de ramification et d'un affaissement général des axes, lesquels adoptent une direction de croissance horizontale. Tronc et branches présentent un développement similaire lorsque la croissance

atteint son niveau le plus bas. Ce niveau que l'on pourrait appeler « niveau de vigueur de latence » (Hallé et al. 1978) est caractérisé par des pousses courtes peu ou pas ramifiées. Ces différents ordres d'axe contribuent à la formation de fourches par appauvrissement des structures.

Il est à remarquer, outre l'importance relative du polycyclisme et de la mortalité, que le facteur croissance n'agit pas dans l'absolu. Ce n'est pas tant l'amplitude de la fluctuation que les valeurs mêmes atteintes par la fluctuation du taux de croissance qui ont une importance sur la mise en place d'une fourche. Autrement dit, l'expression de nouvelles caractéristiques morphologiques (catégorie supplémentaire d'axes) ne se fait qu'après franchissement d'un seuil du taux de croissance.

Deux niveaux opposés du taux de croissance conduisent à la formation d'axes latéraux ayant des caractéristiques similaires à celles de l'axe principal : un niveau où le taux de croissance est très important et un niveau où le taux de croissance est très faible, le niveau intermédiaire contribuant au maintien d'une structure aérienne bien hiérarchisée tronc-branches. Cette situation paradoxale nous amène à envisager l'existence de plusieurs seuils qui, lorsqu'ils sont franchis, conduisent à la formation de fourches : le passage au-delà d'un seuil supérieur du taux de croissance conduit à la formation de fourches par enrichissement des structures, tandis que le passage en dessous d'un seuil inférieur du taux de croissance conduirait à la formation de fourches par appauvrissement des structures. Quoique le seuil supérieur ait été appréhendé et quantifié au cours de la présente étude, le seuil inférieur reste à définir. Néanmoins, la réalisation de travaux sur ce sujet et l'obtention de résultats concluants, qui pourront faire l'objet d'une publication, nous confortent dans le sens d'une telle hypothèse.

Remerciements

Les auteurs remercient M. Berte, directeur du GEDEFOR 55 (Gestion des forêts), qui a permis la réalisation de ce travail en mettant gracieusement à leur disposition la forêt du Marquis ainsi que toute son équipe qui les a guidés dans cette forêt. Ils remercient également D. Barthélémy et Odile Chouillou pour la lecture critique qu'ils ont faite du manuscrit.

- Aussenac, G. 1975. Couverts forestiers et facteurs du climat : leurs interactions, conséquences écophysiologicals chez quelques résineux. Thèse d'État, Université de Nancy I, Nancy.
- Barthélémy, D. 1988. Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales : le concept de floraison automatique. Thèse de doctorat, Université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier.
- Barthélémy, D., Edelin, C., et Hallé, F. 1989. Architectural concepts for tropical trees. *Dans* Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity. *Éditeurs* : L.B. Holm-Nielsen et H. Balslev. Academic Press, London. pp. 89–100.
- Colombo-Mariani, P. 1971. Studio fisio-ecologico sul faggio (*Fagus sylvatica* L.) dell'Altipiano del Cansiglio (Prealpi Venete). 2. Alcuni aspetti della differenziazione delle gemme durante un ciclo annuale,

- in relazione al livello nella chioma e all'esposizione di versante. *Arch. Bot. e Biogeogr. Ital.* **47**, sér. 4, **XV** : 1–20.
- Falcone, P., Keller, R., Le Tacon, F., et Oswald, H. 1986. Facteurs influençant la forme des feuillus en plantations. *Rev. For. Fr.* **38** : 315–323.
- Hallé, F., et Edelin, C. 1987. L'analyse architecturale des arbres. 6^e Colloque sur les recherches fruitières, Bordeaux, 10 au 11 décembre 1987. Centre technique interprofessionnel fruits et légumes, Pont-de-la-Maye, et Institut national de la recherche agronomique, Paris. pp. 5–19.
- Hallé, F., et Martin, R. 1968. Étude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Muell. Aug.). *Adansonia*, sér. 2, **4** : 475–503.
- Hallé, F., et Oldeman, R.A.A. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson, Paris.
- Hallé, F., Oldeman, R.A.A., et Tomlinson, P.B. 1978. Tropical trees and forests. An architectural analysis. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Hubert, M. 1968. Quels espacements doit-on adopter dans les plantations? *Bull. Vulgarisation For.* **68**(9).
- Kurth, A. 1946. Untersuchungen über Aufbau und Qualität von Buchendickungen. *Ann. Rech. For. Suisse*, **24** : 581–658.
- 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** : 452–459.
- Le Tacon, F., Buffet, M., et Teissier du Cros, E. 1981. Comportement des plantations. *Dans* Le hêtre. Institut national de la recherche agronomique, Paris. pp. 264–266.
- Moyen, G., et Thiébaud, B. 1982. 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, Grenoble, 20 au 22 septembre 1982.
- Paganelli-Capelletti, E., et Paganelli, A. 1975. Physio-ecological study on the beech (*Fagus sylvatica* L.) of the Cansaglio Plateau (Venetian Pre-Alps). *Webbia*, **29** : 397–436.
- Roloff, A. 1987. Morphologie der Kronenentwicklung von *Fagus sylvatica* L. (Rotbuche) unter besonderer Berücksichtigung neuartiger Veränderungen. I. Morphogenetischer Zyklus, Anomalien infolge Prolepsis und Blattfall. *Flora (Jena)*, **179** : 355–378.
- Teissier du Cros, E., et Thiébaud, B. 1988. Variability in beech: budding, height growth and tree form. *Ann. Sci. For. (Paris)*, **45** : 383–398.
- Thiébaud, B. 1982. Observations sur le développement de plantules de hêtre (*Fagus sylvatica*) cultivées en pépinières, orthotropie et plagiotropie. *Can. J. Bot.* **60** : 1292–1303.
- Thiébaud, B., Payri, C., Vigneron, P., et Puech, S. 1981. Observations sur la croissance et la floraison du hêtre (*Fagus sylvatica* L.). *Nat. Monspel.* **48** : 1–25.
- Thiébaud, B., Cuguen, J., et Dupré S. 1985. Architecture des jeunes hêtres *Fagus sylvatica*. *Can. J. Bot.* **63** : 2100–2110.
- Thiébaud, B., Comps, B., et Teissier du Cros, E. 1990. Développement des axes des arbres : pousse annuelle, syllepsie et prolepsie chez le hêtre (*Fagus sylvatica* L.). *Can. J. Bot.* **68** : 202–211.
- Van Miegroet, M. 1956. Recherches sur l'influence des conditions de milieu et du traitement sur la structure, la qualité et la morphologie des fourrés de Frêne en Suisse. *Inst. Féd. Rech. For. Mém.* **32** : 229–370.