

Morphologie et architecture des hêtres tortillards à Verzy (*Fagus sylvatica* var. *tortuosa*)

B. THIÉBAUT¹

*Institut de botanique, Université des sciences et techniques du Languedoc, 163, rue Auguste Broussonnet,
34 000 Montpellier Cédex, France*

et

*Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive, Centre national de la recherche scientifique, B.P. 5051, 34 033 Montpellier
Cédex, France*

P. BUJON ET S. HADDAD

*Institut de botanique, Université des sciences et techniques du Languedoc, 163, rue Auguste Broussonnet,
34 000 Montpellier Cédex, France*

B. COMPS

Département de biologie des végétaux ligneux, Université de Bordeaux I, avenue des Facultés, 33 405 Talence, France

ET

J. MERCIER

Le champs au Chêne, 51160 Germaine, France

Reçu le 9 juin 1992

THIÉBAUT, B., BUJON, P., HADDAD, S., COMPS, B., et MERCIER, J. 1993. Morphologie et architecture des hêtres tortillards à Verzy (*Fagus sylvatica* var. *tortuosa*). *Can. J. Bot.* **71** : 848–862.

Le développement du hêtre est comparé chez l'arbre ordinaire et chez le tortillard en forêt de Verzy, près de Reims en France. Les modalités de la croissance, annuelle et pluriannuelle, sont les mêmes à quelques variantes près chez les deux arbres. Mais les sinuosités des tiges sont davantage marquées au moment de leur élongation et persistent chez le tortillard alors qu'elles sont atténuées puis rectifiées dès les premières années du développement dans l'arbre ordinaire. Dans ce dernier cas, une régulation au niveau des branches ramifiées et du houppier est responsable de ces rectifications et établit une hiérarchie bien stricte entre les tiges selon leur ordre dans la ramification, alors que dans un tortillard, l'absence de cette régulation se manifeste par la disparition des rectifications des tiges et aussi par des redressements verticaux de tiges latérales et le développement de réitérations. En sorte, que la charpente est simple et formée par une seule séquence morphogénétique dans un arbre ordinaire, avant sa métamorphose, alors qu'elle est composée de plusieurs séquences chez le tortillard.

Mots clés : morphologie, architecture, hêtre tortillard, Verzy, *Fagus sylvatica* var. *tortuosa*.

THIÉBAUT, B., BUJON, P., HADDAD, S., COMPS, B., and MERCIER, J. 1993. Morphologie et architecture des hêtres tortillards à Verzy (*Fagus sylvatica* var. *tortuosa*). *Can. J. Bot.* **71**: 848–862.

Growth is analysed both in ordinary and twisted beeches located in Verzy near Reims, France. Most variables of annual and multiannual growth are the same in the two types of trees. Stems in the twisted tree are markedly sinuous from the moment they begin to develop and remain so, whereas in the ordinary tree the sinuosities are attenuated and then the stems are straightened, right from the first years of development. In the ordinary tree, the straightening of the stems is regulated at the level of the ramified branches and the crown; this regulation establishes a strict hierarchy among the stems according to the order of the stems in the ramification. However, in the twisted beech, this regulation is absent and consequently sinuous stems are not straightened, lateral stems stand up, and reiterations start. Therefore, the frame of the ordinary tree is simple and only composed of one morphogenetic sequence before metamorphosis whereas frame development in the twisted tree consists of several sequences.

Key words: morphology, architecture, Verzy, twisted beech, *Fagus sylvatica* var. *tortuosa*.

Introduction

Le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) développe spontanément une forme exceptionnelle, le tortillard, dans trois stations principales situées à Verzy en France (Rol 1955; Laplace 1977), à Dalby-Söderskogs en Suède (Bülow 1921, 1929; Weimarck 1953; Sgard 1991) et à Süntel en Allemagne (Wehrhahn 1910; Ney 1912; Schwier 1930; Lange 1974). Cependant, de nombreux tortillards isolés ont été signalés au Jutland (Danemark), en Scanie (Suède) et en Lorraine (France) (Oppermann 1908; Schotte 1908; Bülow 1929; Kraft 1969). Actuellement, les tortillards sont très nombreux à Verzy où l'on a recensé plus de 800 individus sur une surface supérieure à 30 ha (Metz 1989). Dans ces trois stations, des tortillards et des arbres ordinaires

se développent côte à côte, dans le même milieu. Malgré la diversité de leur architecture, les tortillards présentent une forme commune « en parasol » (Lacatte-Joltrois 1830–1840). Sans être précisément connu, le déterminisme génétique du caractère tortillard a été mis en évidence (Carrière 1864; Mathieu 1897; Krahl-Urban 1962; Lange 1974; Van Hoey Smith 1980) et justifie la création d'une variété, *tortuosa* Pepin (1861), dont l'existence a été reconnue par plusieurs botanistes (Mathieu 1858; Munchhausen 1911; Rol 1955; Becker 1981; Jacamon 1984).

Au-delà d'une simple description morphologique, des auteurs ont essayé d'expliquer comment les tortillards pouvaient édifier leur houppier (Povillon-Pierard 1828–1834; Henrot 1903; Parrot 1959; Dumont 1958a, 1958b; Lange 1974; Mercier et Capet 1987; Mercier 1989; Metz 1989). Mais jusqu'ici, ces

1. Auteur correspondant.

tentatives n'ont pu aboutir à une vision logique et complète du développement des tortillards. Pourtant, quelle que soit sa forme, l'édification d'un arbre repose obligatoirement sur un programme logique, imposé par des lois physiques et biologiques incontournables. Nous allons essayer de décrire ce programme, en comparant la croissance des arbres ordinaires à celle des tortillards qui poussent à Verzy. Pour simplifier l'exposé, nous distinguerons ces deux formes en parlant respectivement de hêtre et de tortillard.

Définitions et méthodes

Définitions

En région tempérée, les arbres caducifoliés ont une croissance rythmique. Deux rythmes peuvent se manifester, un rythme inter-annuel régulier et un rythme intra-annuel irrégulier (Späth 1912; Kozłowski 1971; Thiébaud *et al.* 1990). Le premier s'exprime par la production de pousses annuelles, séparées les unes des autres par des bourgeons hivernés. En l'absence de rythme intra-annuel, les pousses sont monocycliques, et lorsque ce rythme se manifeste, les pousses sont polycycliques; les cycles successifs sont alors séparés par des bourgeons fugaces ou par des zones à entre-noeuds et à feuilles réduits indiquant un ralentissement de la croissance. Par convention, les premiers cycles sont dits primaires et les autres secondaires. Certains arbres, dont le hêtre, produisent deux types de pousses, des longues et des courtes, selon leur longueur relative (Kozłowski 1971; Renard 1971) mais aussi selon leur aptitude à la ramification, leur fonctionnement (allocations de ressources) et leur capacité à fleurir (Thiébaud *et al.* 1985; Thiébaud et Comps 1991). Les pousses courtes sont toujours monocycliques alors que les pousses longues peuvent être monocycliques ou polycycliques.

Au sommet d'une pousse annuelle, le bourgeon terminal (BT) poursuit l'édification de l'axe principal alors que les bourgeons latéraux (BL) donnent naissance à de nouveaux axes, à l'extrémité desquels ils jouent le rôle de bourgeons terminaux. Il existe trois types de ramifications en relation avec les rythmes de croissance : une ramification différée de 1 an, toujours proleptique car issue d'un bourgeon hiverné situé à la base de l'axe latéral, et deux types de ramifications anticipées, proleptique si un bourgeon fugace apparaît à la base de l'axe latéral ou sylleptique en l'absence de bourgeon (Späth 1912; Tomlinson et Gill 1973; Thiébaud *et al.* 1990). À chaque ramification, une préséance, plus ou moins marquée, se manifeste entre le BT et le BL pour jouer le rôle du bourgeon apical (BA) qui édifie la tige principale. Et il existe plusieurs modalités de ramification en relation avec cette préséance. Après la ramification, lorsque le BT poursuit l'édification de la tige principale, la ramification est monopodique; au contraire, quand le BL remplace le BT pour construire la tige principale, la ramification est sympodique. Chez le hêtre, lorsque la préséance est très marquée, la tige principale est droite et plus grande que la tige latérale; par contre, quand la préséance est peu nette ou absente, la tige principale est à peine plus grande que la tige latérale, et une fourche apparaît (Thiébaud *et al.* 1985). Ainsi on peut distinguer quatre modalités de ramification chez le hêtre : monopodique droit ou fourchu, sympodique droit ou fourchu (fig. 1, D). Les ramifications peuvent être analysées selon deux points de vue : d'abord quantitatif, en dénombrant les effectifs de chaque mode de ramification dans une branche ramifiée, et ensuite qualitatif, en dénombrant les types de pousses annuelles ou de tiges. Dans ce dernier cas, on considère qu'une pousse ou une tige avec au moins une fourche est « fourchue » et qu'une pousse ou une tige avec une seule ramification sympodique est « sympodique ». De ce fait, les pousses et les tiges droites n'ont aucune fourche et les pousses et les tiges monopodiques aucune ramification sympodique.

Au cours de son développement, l'arbre met en place des tiges de plus en plus différenciées suivant une séquence morphogénétique précise (Hallé *et al.* 1978). Dans cette séquence, les tiges se développent conformément à leur ordre dans la ramification; leur taille et leur forme correspondent à un état de différenciation progressive des

méristèmes apicaux (Edelin 1977). L'ensemble des tiges appartenant à une même séquence morphogénétique constitue une unité, le diagramme architectural (Edelin 1977). Au cours de sa vie, un arbre peut développer une seule ou plusieurs séquences (Hallé 1986). Dans le premier cas, son houppier est simple alors que dans le second cas, la réitération du modèle initial conduit à un complexe réitéré après métamorphose de l'arbre (Edelin 1984). Dans un houppier complexe, le modèle initial est répété partiellement (réitération partielle) ou totalement (réitération totale), à partir de méristèmes fonctionnels réactivés (réitération sylleptique) ou de méristèmes latents et néoformés (réitération proleptique) (Oldeman 1972). Enfin, la réitération peut se manifester à la suite d'un traumatisme (réitération traumatique) ou non (réitération adaptative) (Edelin 1984, 1986). Par ces procédés, une tige réitérée acquiert la forme d'une tige appartenant à un ordre inférieur dans la ramification; elle est plus ramifiée que les tiges du même ordre. Les réitérations totales se redressent et acquièrent les caractères du tronc, faisant apparaître à l'intérieur du houppier de « petits arbres ».

Reconstitution du développement d'une tige

L'étude de la croissance repose sur la reconstitution du développement des tiges chaque année. Le long des axes, les cicatrices laissées par le BT permettent de repérer toutes les pousses annuelles sur les parties les plus jeunes pendant une période de 15 à 20 ans, avant que les cicatrices ne s'effacent. Donc, le développement des organes plus âgés ou des houppiers est inféré à partir des modalités de croissance observées sur de jeunes tiges et peut être éventuellement confirmé par des observations complémentaires.

Matériel végétal

Les échantillons étudiés proviennent de la forêt de Verzy (49° 14' N. 3° 59' E.), installée sur un matériel géologique varié, crayeux à limoneux, à 300 m d'altitude environ.

Les modalités de la croissance ont été comparées en analysant des tiges prélevées sur des hêtres et sur des tortillards, à raison de 30 arbres dans chaque cas et d'une tige par individu. Sur chaque arbre, ces tiges avaient une position comparable dans le houppier : extrémité de branches maîtresses d'ordre II, situées à la même hauteur relative et exposées à la lumière. Ces branches présentaient un stade de développement précis, caractérisé par une croissance végétative importante et une exploration active du milieu (Thiébaud *et al.* 1981).

Résultats

Les modalités de la croissance

Jusqu'ici, les modalités de la croissance ont été décrites uniquement chez le hêtre (Thiébaud 1981, 1982, 1986; Thiébaud *et al.* 1981, 1985, 1990; Thiébaud et Comps 1990). Nous allons examiner maintenant celles du tortillard, d'une part, en soulignant les ressemblances et les différences entre ces deux arbres et, d'autre part, en insistant sur les modalités indispensables à connaître pour comprendre le développement de leur houppier.

La croissance annuelle

Comme le hêtre, le tortillard produit des pousses courtes, monocycliques, (fig. 1, A₁) et des pousses longues monocycliques (fig. 1, B₁) ou polycycliques (fig. 1, C). Ces deux types de pousses apparaissent sur toutes les tiges et conservent leurs caractères propres, quel que soit l'ordre des tiges dans la ramification. Mais les pousses, longues ou courtes, sont plus grandes dans les ordres inférieurs et plus petites dans les ordres supérieurs.

Chez les deux arbres, dans une pousse longue monocyclique, les feuilles et les bourgeons latéraux sont alternes. À la base (partie proximale), les feuilles sont petites et rapidement caduques et les bourgeons sont peu développés (fig. 1, B₁), alors que sur la majeure partie de la pousse (partie distale), les feuilles sont plus grandes et se maintiennent pendant toute la saison de végétation, et les bourgeons sont de plus en plus gros vers le

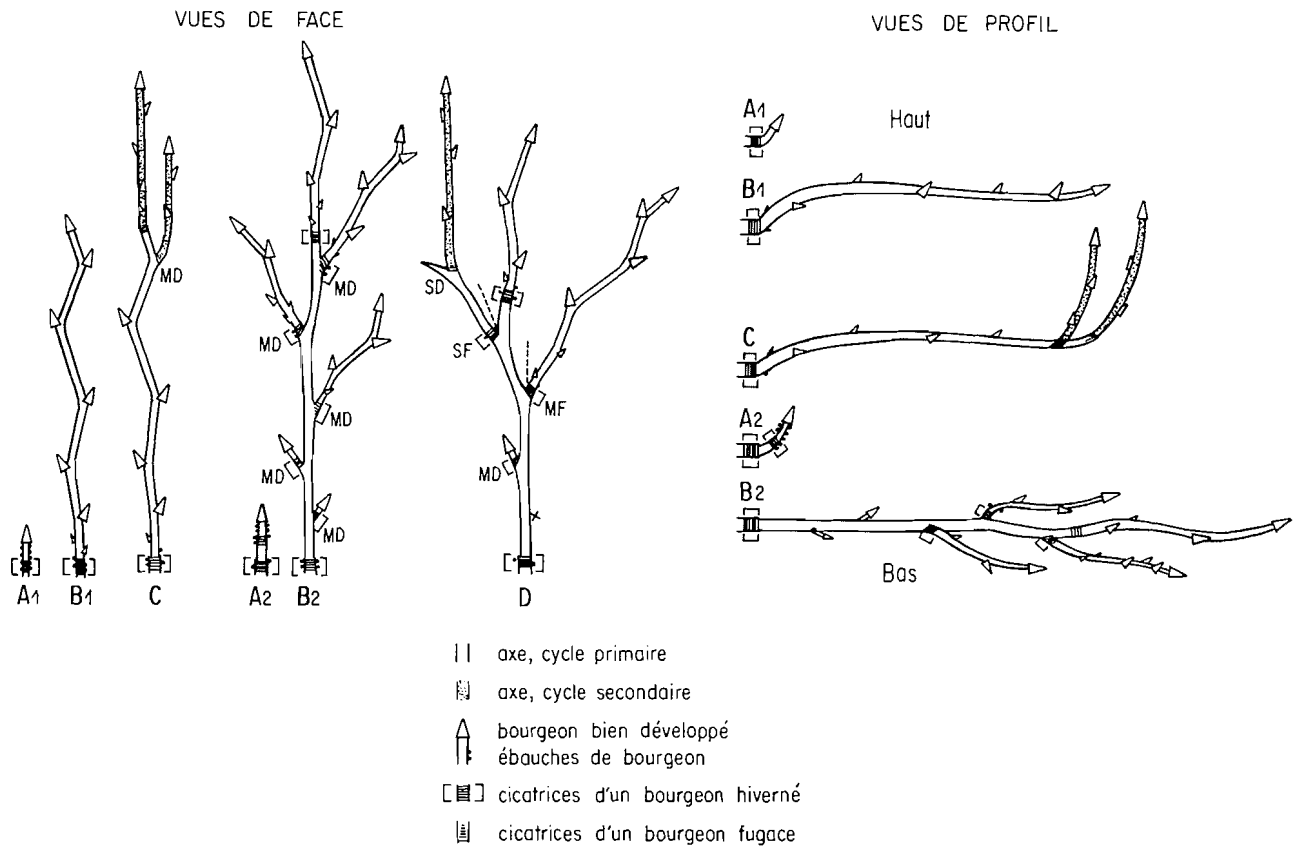


FIG. 1. Pousses annuelles du hêtre et du tortillard (de Thiébaud *et al.* 1992). Année (n) : A₁, pousse courte monocyclique; B₁, pousse longue monocyclique; C, pousse longue polycyclique. Année ($n + 1$) : A₂, deux pousses courtes monocycliques; B₂, deux pousses longues monocycliques et ramifications; D, deux pousses longues, monocyclique puis polycyclique, et ramifications. Ramifications : M, monopodique; S, sympodique; D, droite; F, fourchue.

TABLEAU 1. Rectifications de la position des pousses le long des tiges principales selon leur âge, entre 1 et 9 ans, sur 30 branches par type d'arbre

(A) Plan vertical, proportion des pousses annuelles successives alignées l'une par rapport à l'autre

	Âge (années)							
	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9
Hêtre	46,6	66,6	80,3	83,3	90,3	≈ 100	≈ 100	≈ 100
Tortillard	30,0	33,3	20,0	36,6	43,5	30,0	33,3	35,7
χ^2	ns	**	***	***	**	***	***	***

(B) Plan horizontal, longueur relative de la partie rectiligne par rapport à la longueur totale de la pousse (en pourcentage)

	Âge (années)							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Hêtre	15,3	24,6	42,8	72,8	90,6	98,2	100	100
Tortillard	14,3	13,0	13,4	16,0	15,4	15,7	17,5	14,9
M-W-W	ns	*	**	***	***	***	***	***

NOTA : χ^2 a été calculé sur les effectifs. M-W-W, test de Mann-Whitney-Wilcoxon; *, $p < 0,05$; **, $p < 0,01$; ***, $p < 0,001$.

sommet. Vue de face dans le plan horizontal ou oblique, au niveau de chaque bourgeon latéral bien développé, la tige est rejetée du côté opposé au bourgeon et forme un « coude ». En sorte que la tige est rectiligne à la base puis forme une ligne

brisée vers le sommet. Ces coudes sont plus marqués au niveau des ramifications anticipées, proleptiques et sylleptiques.

Par ailleurs, un gradient se dessine le long du cycle primaire. Décrit ici pour la première fois, il est très marqué chez

le tortillard où il joue un rôle important dans son développement. Vue de profil sur le plan vertical, la partie proximale est dirigée vers le haut alors que la partie distale est inclinée ou horizontale. L'axe dessine ainsi une courbe. La partie proximale, droite et verticale, est généralement trop courte pour décrire à l'oeil nu la phyllotaxie. Mais elle devient plus longue dans certaines pousses vigoureuses de tortillard, par exemple, après recépage : les entre-noeuds sont longs et les feuilles et les bourgeons latéraux sont bien développés et se maintiennent pendant la saison de végétation. Dans ce cas, la phyllotaxie est spiralée et les limbes sont disposés selon une symétrie radiale, alors que dans la partie distale, zigzagante et horizontale, la phyllotaxie est distique et les limbes sont disposés selon une symétrie dorsiventrale. L'orientation verticale de la partie proximale apparaît avant l'ouverture des bourgeons, car ceux-ci sont souvent arqués et dirigés vers le haut, présentant ainsi une tendance à sortir du plan de symétrie dorsiventrale, alors que la direction oblique ou horizontale de la partie distale n'apparaît qu'après l'ouverture du bourgeon, au moment de l'élongation. Si les bourgeons du tortillard ont une morphologie comparable à ceux du hêtre (Schumann 1904; Lorenzen 1972; Lange 1974), leur forme arquée et leur propension à sortir du plan de symétrie dorsiventrale sont plus fortes que chez ce dernier (Lange 1974). Dans le cycle primaire, un gradient se dessine ainsi entre une partie proximale plutôt orthotrope et une partie distale nettement plagiotrope. Il est très marqué chez le tortillard et reste atténué chez le hêtre.

Chez les deux arbres et dans une pousse longue, polycyclique, la sinuosité de la tige s'accroît car un ou plusieurs cycles secondaires, orthotropes, apparaissent à l'extrémité du cycle primaire plagiotrope et forment de nouveaux coudes dans le plan vertical (fig. 1, C). Dans les cycles secondaires, la phyllotaxie est spiralée (2/5) et les limbes sont disposés selon une symétrie radiale. Une hétérophyllie accentue les différences entre les cycles primaires et secondaires.

Chez les deux arbres et dans une pousse courte, les entre-noeuds sont petits et les bourgeons latéraux absents; il est donc difficile de décrire la phyllotaxie des feuilles, (fig. 1, A₁). Cependant, la tige semble correspondre ici à la partie proximale du cycle primaire dans une pousse longue, car elle est droite et dirigée vers le haut. Cette tendance orthotrope apparaît clairement dans une branche 1-ramifiée horizontale où les tiges latérales ne sont formées que de pousses courtes et se redressent verticalement, donnant à la branche une forme caractéristique en « écouvillon ».

La croissance pluriannuelle

Les tiges sont constituées de plusieurs pousses annuelles et elles se ramifient (fig. 1, A₂, B₂, et D). De nouveaux coudes apparaissent entre les pousses. La morphologie des tiges dépendra donc de la position des pousses successives, des modes de ramification, de la nature et de la longueur des pousses annuelles et, enfin, du rapport entre les tiges dans un système ramifié.

Dans une branche de hêtre, la dominance apicale est souvent forte. En conséquence, les tiges deviennent droites dès les premières années (tableau 1 et fig. 2). Dans le plan vertical, les sinuosités s'atténuent avec l'âge; les parties proximales et distales des cycles primaires, les pousses et les cycles successifs s'alignent les uns par rapport aux autres. Cependant, cette rectification est plus lente dans une pousse polycyclique. Dans le plan horizontal, les coudes disparaissent aussi mais, si la dominance apicale est faible, le coude se maintient au niveau d'une fourche. Chez le tortillard, ces rectifications ne sont pas

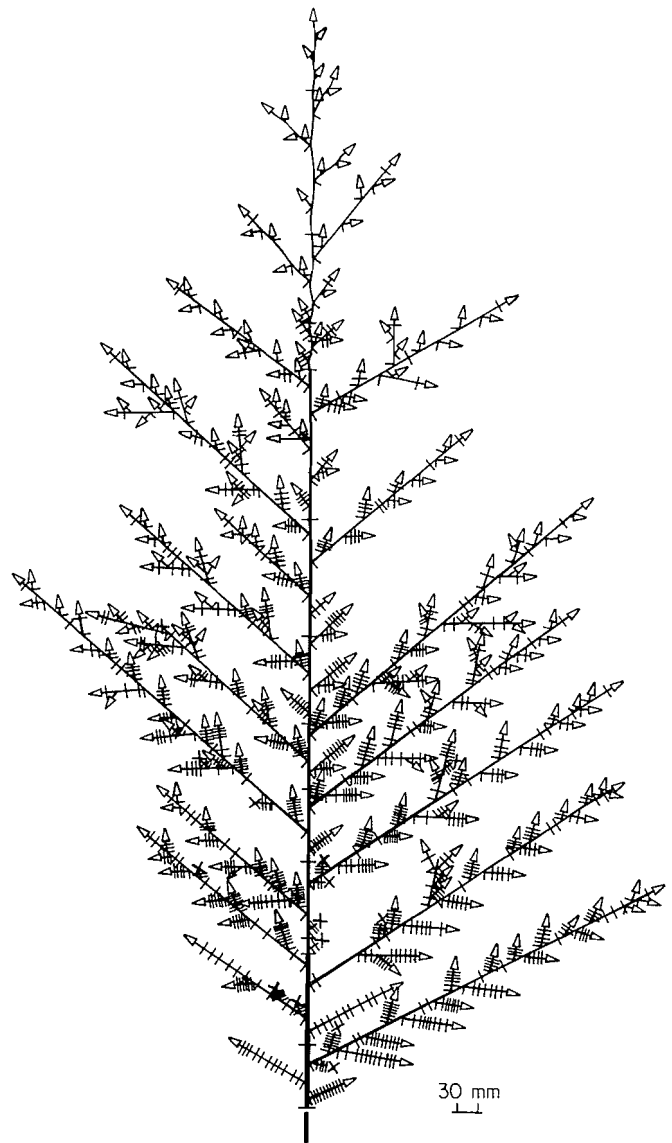


FIG. 2. Branche de hêtre âgée de 13 ans (de Thiébaud *et al.* 1992). Ligne solide, axe de cycle I; ligne brisée, axe de cycle II; Δ , bourgeon hiverné; —, cicatrice de bourgeon hiverné; —X, avortement d'une tige; —X, élagage.

régulières (tableau 1 et fig. 3). Les sinuosités dans le plan vertical et les coudes dans le plan horizontal persistent souvent, quel que soit l'âge des pousses. Dans les branches étudiées, sur les tiges principales d'ordre II, les courbes et les coudes sont rectifiés dans 100% des cas chez le hêtre vers 7–8 ans, alors que les courbes ne sont rectifiées que dans 35% des cas et les coudes dans 15% des cas seulement chez le tortillard vers 9 ans (tableau 1).

Le mode de ramification monopodique-droit est le plus répandu, notamment dans les tiges d'ordre II (tableau 2). Chez le hêtre, les autres modalités sont rares et les avortements d'axes sont peu fréquents, en sorte que sur les tiges principales, 96% des pousses annuelles et 76% des tiges sont monopodiques (tableau 3), alors que chez le tortillard, les sympodiques droits et les fourches, monopodiques ou sympodiques, sont plus fréquents (tableau 2). Les avortements se produisent à tous les niveaux de la ramification, surtout dans les ordres supérieurs, en sorte que sur les tiges principales, 72% des pousses seule-

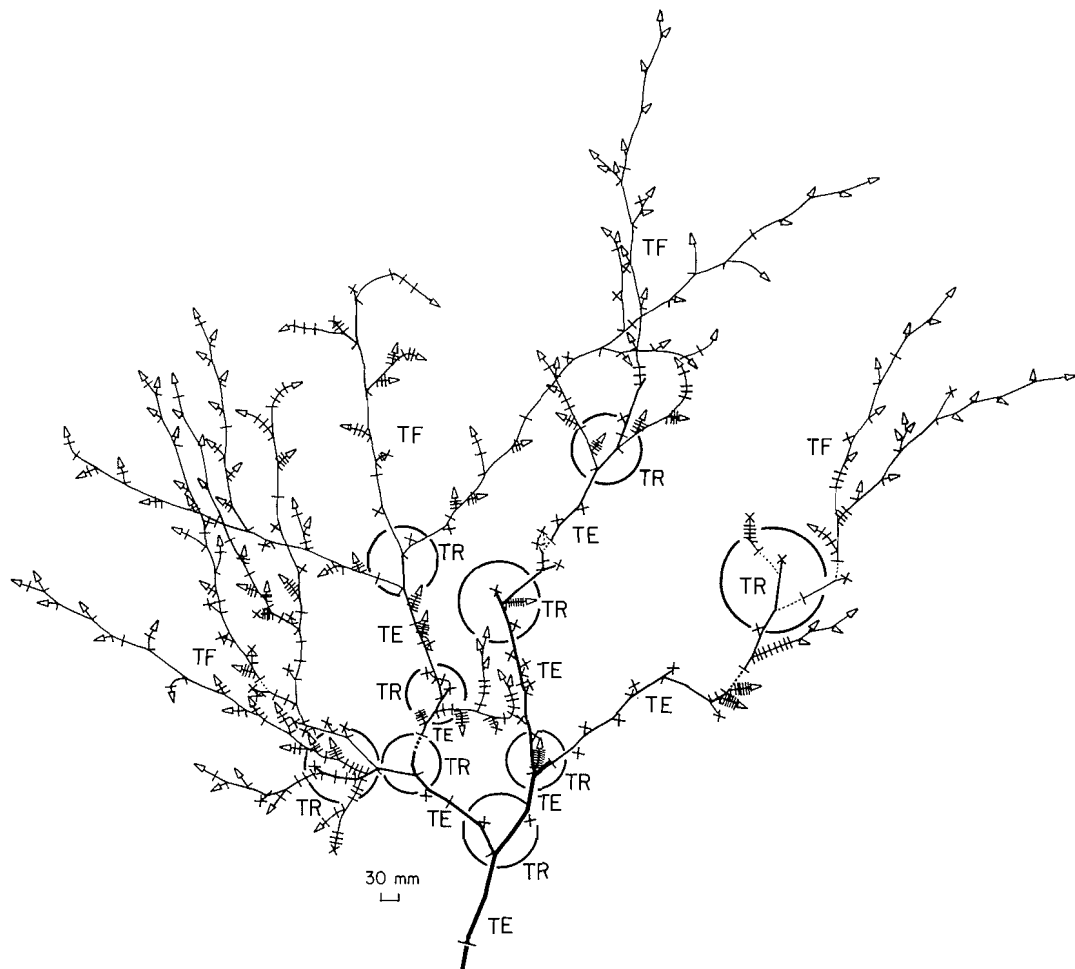


FIG. 3. Branche de tortillard, âgée de 13 ans (de Thiébaud *et al.* 1992). Le long des tiges : TE, zone verticale peu ramifiée et vite élaguée; TR, zone ramifiée à fourches permanentes; TF, zone horizontale et feuillée. Voir la légende de la figure 2 pour les symboles.

TABLEAU 2. Caractères morphologiques de branches âgées de 13 ans : modalités de la ramification dans toutes les tiges (en pourcentage)

Ordre des tiges	Ramifications										Nombre de tiges analysées	
	MD		SD		MF		SF		Avortée			
	Hêtre	Torti.	Hêtre	Torti.	Hêtre	Torti.	Hêtre	Torti.	Hêtre	Torti.	Hêtre	Torti.
II	87,0	80,0	0,9	1,9	0,7	2,7	0,2	3,2	11,2	12,2	30	30
III	89,5	68,9	0,8	1,5	0,1	6,3	0,1	4,1	9,5	19,2	200	200
IV	100,0	76,9	0,0	0,6	0,0	2,1	0,0	2,2	0,0	18,2	200	200
V	—	81,6	—	0,6	—	0,3	—	0,1	0,0	17,4	—	200
VI	—	72,8	—	0,0	—	0,0	—	0,0	—	27,2	—	200
VII	—	69,1	—	0,0	—	0,3	—	0,5	—	30,1	—	200

NOTA : MD, monopodique droit; SD, sympodique droit; MF, monopodique fourchu; SF, sympodique fourchu; Torti., tortillard. Toutes les tiges d'ordre II ont été étudiées, mais dans les ordres supérieurs, 200 tiges ont été échantillonnées.

ment et 6% des tiges sont monopodiques (tableau 3).

Dans une branche de hêtre, la tige principale est droite et indivise jusqu'à l'extrémité du système ramifié (fig. 2). La ramification est rythmique et acrotonique. Toutes les tiges s'inscrivent dans un plan horizontal comprenant la tige principale. À l'extrémité d'une branche d'ordres II, âgée de 13 ans, la ramification atteint l'ordre V. Seules les tiges d'ordres II et III atteignent les bords du système ramifié et ont un rôle structurant dans l'édification de la charpente. Les tiges latérales

présentent un schéma de développement comparable à celui de la tige principale mais leur dimension et leur âge diminuent de l'ordre inférieur vers l'ordre supérieur (tableau 4). Les pousses longues sont plus abondantes dans les ordres inférieurs, et les pousses courtes dans les ordres supérieurs (tableau 5). Enfin, toutes les pousses ont tendance à être de plus en plus petites en s'élevant dans la ramification, en sorte que la longueur, le diamètre et le degré de ramification des tiges diminuent quand leur ordre augmente. Ces variations régulières organisent les

TABLEAU 3. Caractères morphologiques de branches âgées de 13 ans : nature des tiges principales selon leur mode de ramification (en pourcentage)

	Pousses annuelles						Tiges					
	Type					χ^2	Type					χ^2
	MD	SD	MF	SF	N		MD	SD	MF	SF	N	
Hêtre	96,2	2,1	1,2	0,5	240	***	76,7	13,3	6,7	3,3	30	***
Tortillard	72,1	5,4	12,9	9,6	240		6,7	6,7	46,6	40,0	30	

NOTA : MD, monopodique droit; SD, sympodique droit; MF, monopodique fourchu; SF, sympodique fourchu; ***, $p < 0,001$.

tiges les unes par rapport aux autres dans un système ramifié, simple. Cet ensemble de tiges correspond à une seule séquence morphogénétique. Au contraire, chez le tortillard, la tige principale est fourchue et se distingue mal (fig. 3). À l'extrémité d'une branche d'ordre II, âgée de 13 ans, la ramification atteint l'ordre VIII. Toutes les tiges ne s'inscrivent plus dans un seul plan. Elles se regroupent en systèmes ramifiés élémentaires, plus ou moins importants et hiérarchisés, qui s'individualisent les uns vis-à-vis des autres après chaque courbe permanente dans le plan vertical. Ces systèmes sont donc disposés sur plusieurs plans horizontaux, décalés les uns par rapport aux autres. Plusieurs tiges bien développées, d'ordre II à IV, sont structurantes et atteignent les bords du système ramifié. Après une fourche, sympodique ou monopodique, les tiges latérales peuvent se développer autant que la tige principale. En sorte que, en s'élevant dans la ramification, les diminutions de longueur, de diamètre et du degré de ramification ne sont plus aussi régulières que chez le hêtre. Les tiges latérales demeurent vigoureuses en longueur et en diamètre jusqu'à un ordre élevé (tableau 4), et les pousses longues continuent à apparaître jusqu'aux tiges d'ordre VII (tableau 5). La branche est un système ramifié, composé. Cet ensemble de tiges correspond à plusieurs séquences morphogénétiques ou réitérations, partielles ou totales.

Chez le hêtre, quelle que soit leur position initiale, toutes les tiges deviennent obliques ou horizontales, sauf le tronc. Les ramifications fourchues sont rares mais elles deviennent plus fréquentes à l'ombre et dans la flèche de l'arbre adulte quand le tronc se divise (Thiébaud 1986). Dans ces deux cas, la fourchaison est liée au ralentissement puis à l'arrêt du développement d'une tige principale. Et, dans ces zones à croissance ralentie, en arrière des parties jeunes et feuillées, des parties à ramifications fourchues permanentes alternent avec des parties à ramifications droites, éphémères. En effet, les ramifications droites produisent une tige latérale dont la taille est conforme à son ordre dans la ramification et qui est rapidement élaguée, alors qu'au niveau d'une fourche, la tige latérale présente souvent un regain de vitalité qui se manifeste par un développement plus important et par une durée de vie plus longue. Mais le phénomène réitératif est toujours atténué chez le hêtre car ces fourches apparaissent dans des branches en fin de développement, d'une part, et parce que tous ces axes demeurent obliques ou horizontaux sans se redresser, d'autre part.

Chez le tortillard, ce schéma général est modifié par des redressements au niveau des courbes permanentes (fig. 4). Dans ce cas, l'orientation des axes prend le pas sur leur ordre dans la ramification. En effet, après une ramification, l'axe dirigé vers le haut est de taille plus importante et vit plus longtemps que l'axe horizontal, quel que soit leur ordre respectif (fig. 4). Ces redressements sont souvent émis par des bour-

TABLEAU 4. Caractères morphologiques de branches âgées de 13 ans : longueurs et diamètres à la base

Ordre des tiges	Longueur moyenne (cm)		Longueur maximale moyenne (cm)		Diamètre maximum moyen (mm)		Nombre de tiges analysées	
	Hêtre	Torti.	Hêtre	Torti.	Hêtre	Torti.	Hêtre	Torti.
	II	158,4	172,8	—	—	17,6	12,7	30
III	19,8	30,6	56,1	127,8	6,9	12,5	200	200
IV	3,9	18,9	11,4	105,6	3,7	8,5	200	200
V	1,1	9,1	2,7	69,0	2,2	5,9	200	200
VI	—	3,1	—	30,6	—	4,8	—	200
VII	—	4,1	—	9,6	—	2,9	—	90
VIII	—	1,4	—	5,1	—	1,8	—	30

NOTA : Pour les tiges d'ordre II, la longueur et le diamètre de la tige principale à 13 ans ont été mesurés; pour les tiges des ordres III à VIII, la longueur et le diamètre de la tige latérale la plus développée chaque année ont été mesurés. Toutes les tiges principales d'ordre II ont été étudiées; dans les ordres III, IV et V, 200 tiges ont été échantillonnées; dans les ordres ultimes VII et VIII, le matériel disponible a été étudié. Torti., tortillard.

geons fonctionnels et se produisent toujours au niveau d'un organe orthotrope non rectifié. À leur base, on reconnaît soit la partie proximale d'un cycle primaire (R_1), soit une succession de pousses courtes (R_2), soit un cycle secondaire (R_3) ou bien une combinaison de plusieurs de ces facteurs (R_4 et R_5). Ces réitérations sylleptiques et adaptatives sont partielles ou totales, sans exclure tous les cas intermédiaires. Elles présentent donc une gamme variée, depuis l'édification d'une simple fourche (fig. 4A et 4B) jusqu'à celle d'un arbuscule en forme de parasol où l'on peut distinguer une partie verticale aux ramifications droites, réduites et vite élaguées, terminée par une ou plusieurs fourches permanentes, d'où partent un nombre plus ou moins grand de tiges horizontales et feuillées (fig. 4C, 4D, 9 et 10). Les tiges feuillées semblent parfois rayonner à partir du même point à la manière des baleines d'un parapluie. Cette structure rayonnante se manifeste lorsque les pousses annuelles deviennent petites dans la zone ramifiée et quand les fourches se répètent chaque année.

L'architecture des arbres

Le houppier du hêtre se développe comme une branche et présente une architecture simple, chez l'arbre adulte et jeune, avant sa métamorphose (fig. 5). Seul le tronc (ordre I) et les tiges d'ordre II atteignent la périphérie du houppier et ont un rôle structurant. Le tronc, droit, vertical et indivis, traverse le houppier. Il se subdivise une seule fois dans la flèche lorsque la croissance en hauteur s'achève. Toutes les autres branches sont obliques ou horizontales et de plus en plus petites en s'élevant dans la ramification (tableau 6). Après la germination et à partir de la seconde année du développement de l'arbre, sur

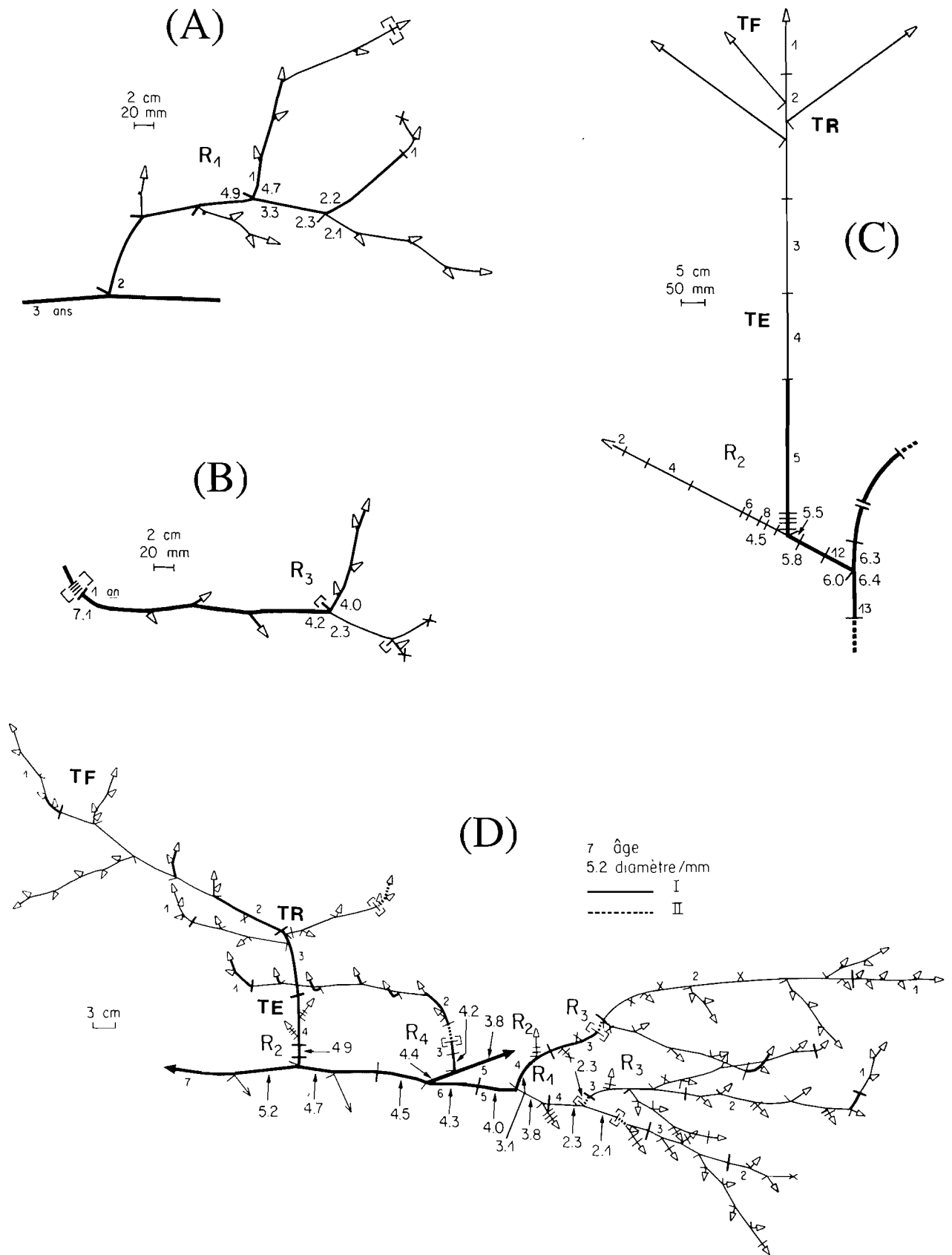


FIG. 4. Redressements verticaux et modalités morphologiques chez le tortillard. Redressements à partir d'organes orthotropes non rectifiés : R₁, partie proximale d'un cycle primaire de pousse longue; R₂, succession de pousses courtes orthotropes; R₃, cycles secondaires; R₄, pousses courtes et polycyclisme; R₅, partie proximale d'un cycle primaire et polycyclisme. Voir la légende des figures 2 et 3 pour les autres abréviations et les symboles.

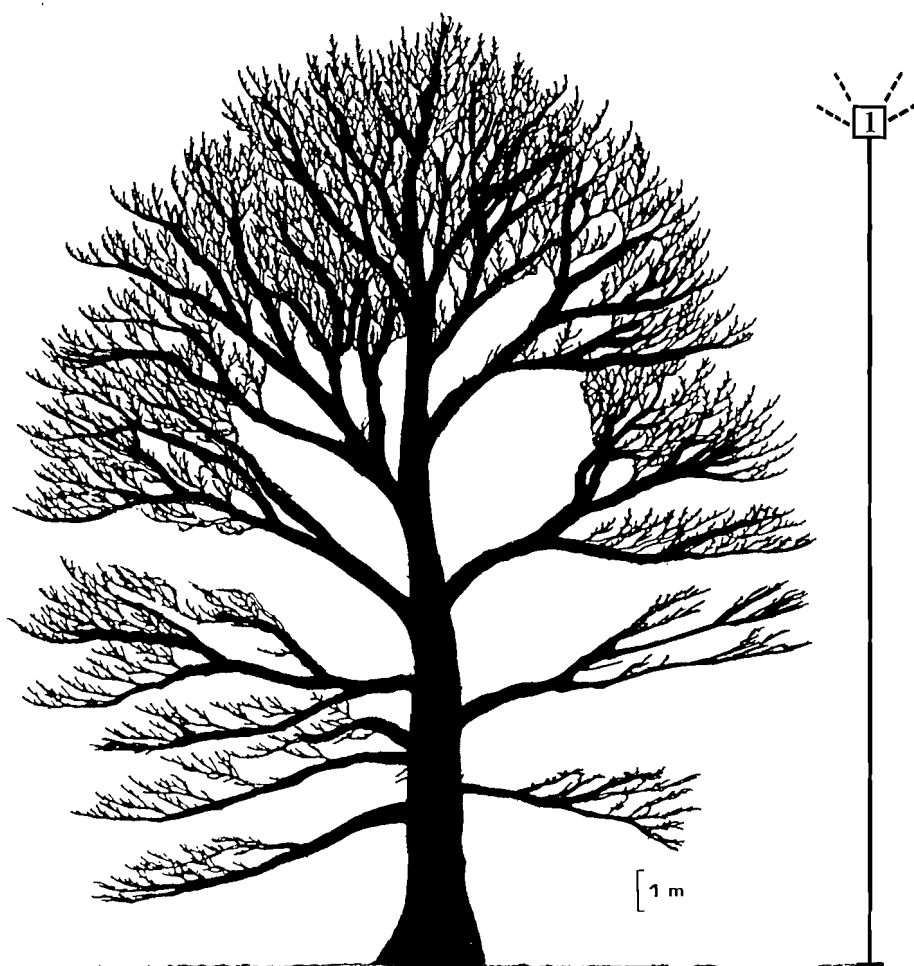


FIG. 5. Hêtre adulte à houppier simple et reconstitution de son développement (de Thiébaud *et al.* 1992). Ligne solide, TE; ligne brisée, TF; chiffre encadré, TR. Les chiffres indiquent l'ordre de succession chronologique des points de division du tronc.

TABLEAU 5. Caractères morphologiques de branches âgées de 13 ans : nature des pousses annuelles sur toutes les tiges

Ordre des tiges	Pousses annuelles (% moyen par individu)				Nombre de pousses analysées	χ^2
	Hêtre		Tortillard			
	Longues	Courtes	Longues	Courtes		
II	87,7	12,3	76,9	23,1	390	***
III	36,3	63,7	48,0	52,0	200	*
IV	5,5	94,5	20,0	80,0	200	***
V	0,0	100,0	7,8	92,2	200	*
VI	—	—	22,8	77,2	35	—
VII	—	—	3,1	96,9	32	—
VIII	—	—	0	100	21	—

NOTA : Dans les ordres II, VI et VIII, le nombre de pousses analysées correspond à l'effectif total des pousses annuelles dans notre matériel. Dans les ordres III à V, cet effectif total étant très grand 200 pousses ont été échantillonnées. Le test χ^2 est une comparaison des effectifs entre le hêtre et le tortillard. *, $p < 0,05$; **, $p < 0,01$; ***, $p < 0,001$.

la tige d'ordre I toutes les pousses horizontales au moment de leur apparition se redressent pour édifier le tronc vertical (Thiébaud 1982). Donc, l'orthotropie augmente ici avec l'âge des pousses. Le redressement des pousses s'atténue sur les tiges d'ordre II où les organes plagiotropes le demeurent et où les

parties orthotropes deviennent horizontales. L'angle d'insertion des tiges II sur le tronc est aigu vers le sommet, où elles sont obliques, et obtus vers la base, où elles deviennent horizontales. Donc, au contraire du tronc, la plagiotropie s'accroît avec l'âge. Enfin, dans les ordres supérieurs, toutes les pousses

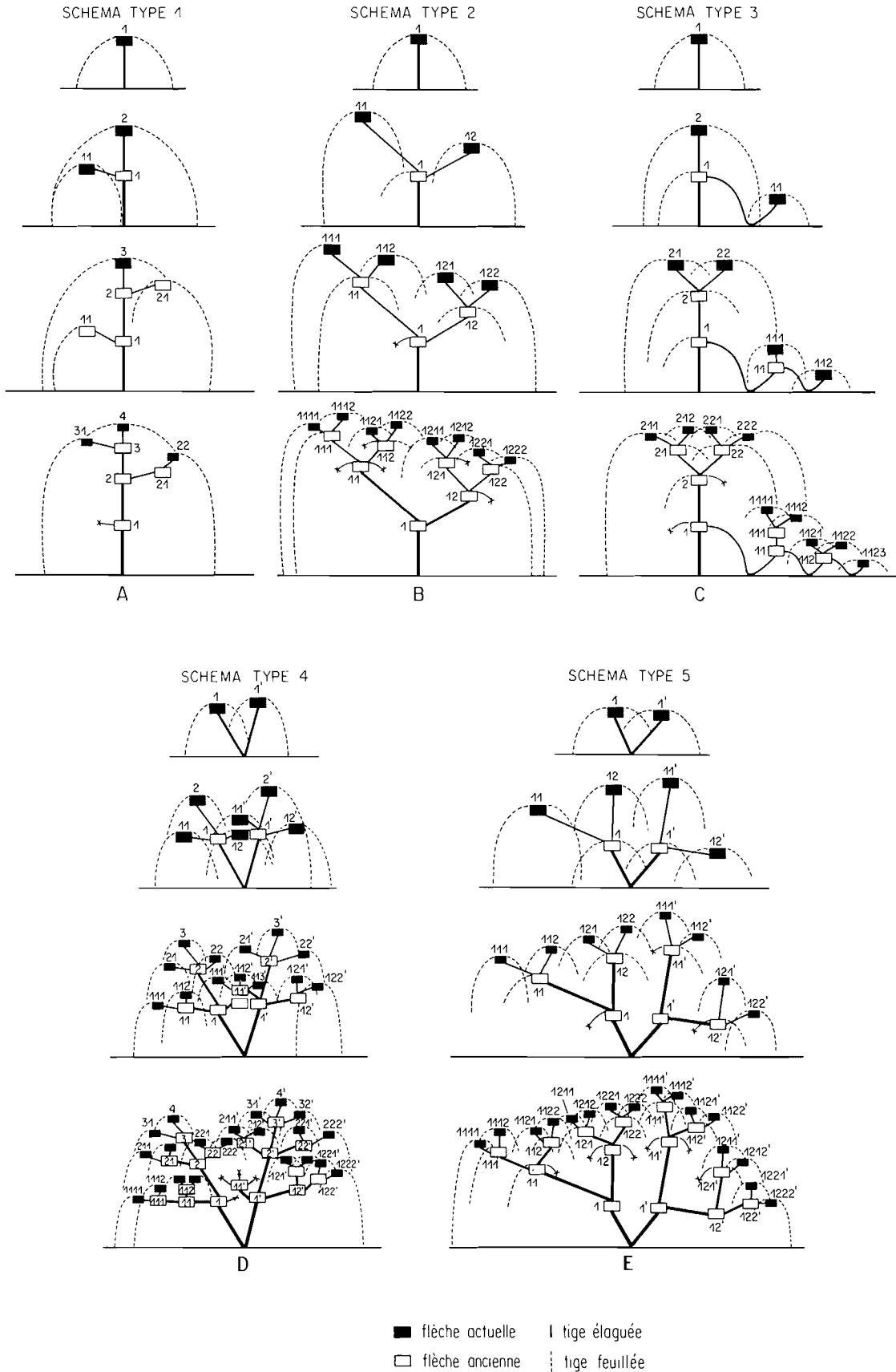


FIG. 6. Différents types de tortillards à houppiers réitérés et reconstitution de leur développement, schémas. Voir la légende de la figure 5 pour les symboles.

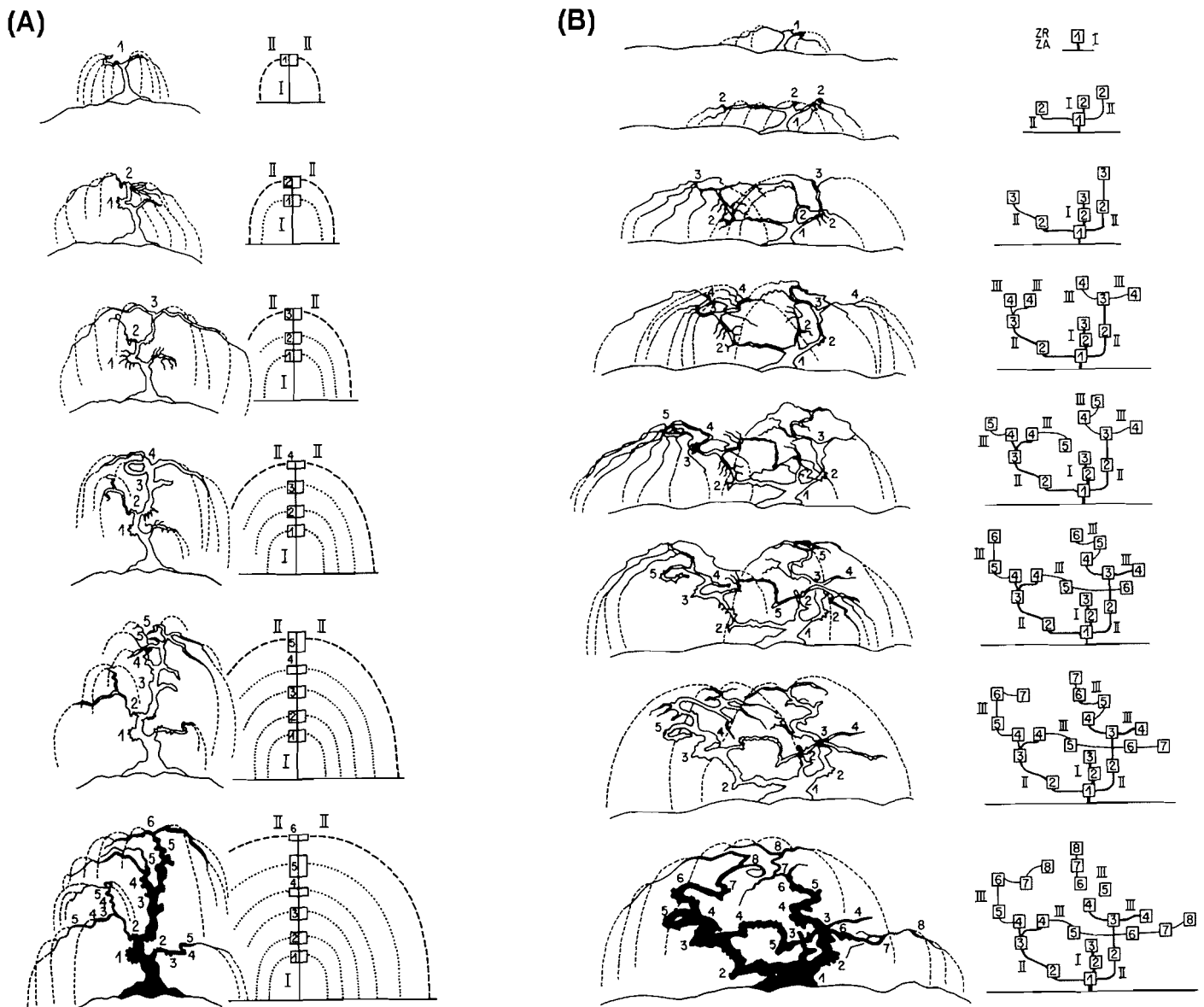


FIG. 7. Tortillards à houppiers réitérés et reconstitution de leur développement (de Thiébaud *et al.* 1992). (A) Tronc simple. (B) Tronc composé. Le croquis réel est en noir et le schéma interprété est en blanc. Voir la légende de la figure 5 pour les symboles.

sont ou deviennent horizontales et s'inscrivent toutes dans un seul plan horizontal comprenant la tige II porteuse, en sorte que chaque arbre est un système ramifié simple, édifié au cours d'une seule séquence morphogénétique.

Le houppier du tortillard présente une architecture plus complexe car de nombreuses réitérations se produisent à des degrés divers, à tous les niveaux et à n'importe quel âge de l'arbre. Les réitérations partielles ne modifient pas de manière significative la structure du houppier. Elles introduisent uniquement des variations qui modulent le schéma précédent, décrit chez le hêtre. Alors que les réitérations totales transforment la charpente et peuvent provoquer, en se multipliant, une métamorphose de l'arbre. Mais, entre ces deux cas extrêmes, toutes les situations intermédiaires sont possibles. Après une première division du tronc, les branches horizontales peuvent émettre une tige verticale qui sert de point de départ à une réitération sylleptique, partielle ou totale. Les réitérations totales se manifestent dans trois positions remarquables : (i) dans la

flèche où un nouveau module se constitue au-dessus du premier et prolonge le tronc qui reste indivis (fig. 6A, 7A, 11, 12 et 13); (ii) loin de la flèche, où le tronc se subdivise en plusieurs branches maîtresses qui se redressent et se divisent à leur tour (fig. 6B, 7B, 8A et 14); (iii) à l'extrémité de la tige feuillée au contact du sol, après marcottage éventuellement (fig. 6C). De nombreuses réitérations apparaissent ainsi au cours du développement de l'arbre sur le tronc et sur les branches. Plus elles sont tardives, plus elles sont situées à la périphérie du houppier et plus leurs dimensions diminuent (fig. 9 et 10). Ainsi le houppier est constitué de vagues successives de modules qui forment des étages de plus en plus petits. Les branches feuillées partent presque toujours de la flèche de l'arbre ou des deux ou trois derniers étages, car celles des étages inférieurs, situées à l'ombre, sont plus ou moins vite élaguées (fig. 11 – 13). Mais ces dernières laissent des bourrelets et des cicatrices caractéristiques le long du tronc, qui indiquent les flèches successives. Le port du tortillard varie selon

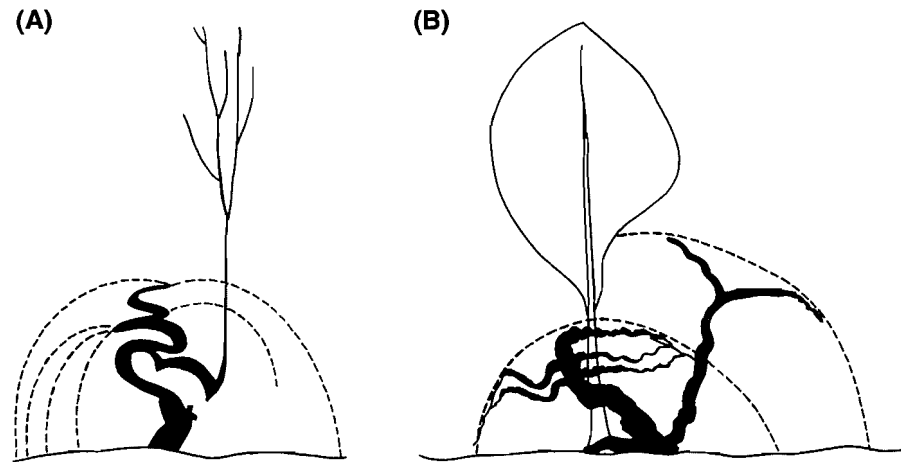


FIG. 8. Tortillards avec redressements verticaux. (A) Tortillard n° 40, parcelle 34, jeune individu en cours de réitération, présentant une partie inférieure en forme de parasol et une partie supérieure droite. (B) Tortillard n° 7, parcelle 33, composé de trois rejets de souche dont l'un développe un houpier ordinaire. L'identité génétique de ces trois brins a été confirmée sur 11 loci polymorphes, alloenzymatiques (Démésure 1991).



FIG. 9. Tortillard n° 45, parcelle 33, houpier présentant deux étages successifs en forme de parasol (Verzy, mars 1992). Barre = 1 m. FIG. 10. Tortillard, houpier à trois étages successifs en forme de parasol (Verzy, mars 1992). Barre = 0.50 m.

la hauteur totale relative des parties verticales. Lorsque celle-ci est faible, le port est rampant et, au contraire, quand cette hauteur verticale est importante, le port est érigé. Et, selon les individus, ces parties verticales ou obliques du tronc et des branches maîtresses sont linéaires (fig. 13) ou enroulées en hélice (fig. 12). Enfin, un tortillard peut se recéper ou drageonner et présenter plusieurs troncs, indivis (fig. 6D, 8B et 15) ou divisés (fig. 6E). Ainsi, chaque arbre a une charpente ramifiée complexe. Et selon le nombre d'étages réitérés, de branches maîtresses, de marcottes, de rejets et de drageons impliqués

dans l'édification du tortillard, la charpente se complique et les formes se multiplient.

Discussions et conclusions

Modalités de la croissance des tiges

Mises à part les rectifications de forme et la fréquence de la fourchaison et des avortements, les modalités de la croissance sont identiques dans un hêtre et dans un tortillard (tableau 6). Elles sont donc bien inscrites dans le programme de dévelop-

FIG. 11. Tortillard n° 1, parcelle 34, tronc simple (Verzy, octobre 1990). Barre = 0,70 m. FIG. 12. Jeune tortillard, tronc simple enroulé en spirale (Verzy, mars 1991). Barre = 30 cm. FIG. 13. Tortillard du trépaill, tronc simple droit et plusieurs étages feuillés. (Verzy, mars 1991). Barre = 1 m. FIG. 14. Tortillard à tronc subdivisé enroulé en spirale (Verzy, mars 1991). Barre = 1 m. FIG. 15. Tortillard à trois rejets (Verzy, octobre 1990). Barre = 1 m.

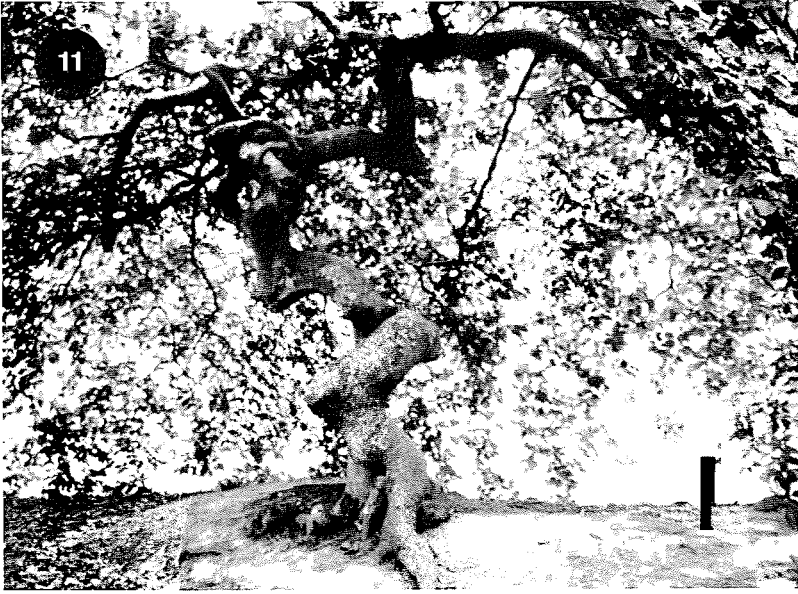


TABLEAU 6. Diagramme architectural du hêtre et du tortillard

Première année de développement de l'arbre		
Germination épigée, tige principale orthotrope, disposition opposée-décussée des deux cotylédons et des deux premières feuilles, puis feuilles alternes à symétrie radiale		
Deuxième année de développement et années suivantes		
(A) Position initiale au moment de l'élongation de la pousse		
Quel que soit l'ordre des tiges dans la ramification : cycles primaires orthotropes—plagiotropes, phyllotaxie distique et symétrie dorsi-ventrale; cycles secondaires orthotropes, phyllotaxie spiralee et symétrie radiale		
(B) Position finale dans le houppier de l'arbre		
	Tige I	Tiges II au n ^e ordre
Croissance	Souvent monopodique et parfois sympodique, surtout à l'extrémité dans la flèche (fin de développement)	Souvent monopodique et parfois sympodique, surtout à l'ombre (développement en longueur faible)
Port	Droit et vertical à l'exception des fourches fréquentes à l'extrémité (fin de développement)	Droit et horizontal dans un seul plan comprenant la tige principale d'ordre II; fourches fréquentes à l'ombre (développement en longueur faible)
Ramification	Acrotonique, souvent monopodique droite; sympodiques droites, monopodiques et sympodiques fourchues rares mais plus fréquentes dans la flèche (fin de développement)	Acrotonique, monopodique à sympodique droite; acrotonie atténuée et ramifications sympodiques droites, monopodiques et sympodiques fourchues à l'ombre (développement en longueur faible)
Plagiotropie—orthotropie	Les parties plagiotropes se redressent et les parties orthotropes restent verticales	Les parties plagiotropes restent horizontales et les parties orthotropes s'inclinent
Nature des pousses	Pousses longues nombreuses et pousses courtes rares, pousses annuelles relativement longues; dans la flèche, pousses courtes plus fréquentes et pousses annuelles de plus en plus courtes (fin de développement)	En s'élevant dans la ramification, pousses longues de moins en moins nombreuses et pousses courtes de plus en plus nombreuses, pousses annuelles de plus en plus courtes
Floraison	Latérale à l'extrémité du tronc	Latérale à l'extrémité de toutes les tiges

NOTA : La première année commence au moment de l'élongation de la pousse.

pement de l'espèce à laquelle ces deux arbres appartiennent.

Pendant la première année, chez le hêtre (Thiébaud 1981, 1982) et le tortillard (Lange 1974 et cultures en cours), la plante développe une tige principale orthotrope. Puis, à partir de la seconde année, un lien étroit apparaît entre les rythmes de croissance inter- et intra-annuel et la position initiale des organes (cycles primaires plagiotropes et cycles secondaires orthotropes), chez le hêtre (Thiébaud 1981, 1982; Thiébaud *et al.* 1990) ainsi que chez le tortillard comme nous venons de le voir. Les observations sur ce dernier révèlent en plus l'existence d'un gradient dans le cycle primaire entre la partie proximale orthotrope et la partie distale plagiotope. Ce gradient, peu visible chez le hêtre, se manifeste clairement chez le tortillard pour trois raisons : (i) les caractères, orthotrope et plagiotope, y sont plus accusés que dans le hêtre; (ii) l'orthotropie et la plagiotropie initiales des organes se maintiennent sans rectification; (iii) la partie proximale peut se développer et envahir la totalité de la pousse dans certains cas. Enfin, dans ces deux arbres, les pousses courtes semblent correspondre à la partie proximale d'un cycle primaire. Ainsi le même méristème émet successivement des organes orthotropes et plagiotropes. L'origine de ces changements entre les cycles d'une pousse polycyclique a été recherchée dans des états physiologiques distincts au moment de la morphogénèse des organes primaires, à initiation précoce, et des organes secondaires, à initiation tardive (Thiébaud *et al.* 1990; Thiébaud et Comps 1991). Quelle hypothèse peut-on formuler pour expliquer l'origine du gradient orthotrope—plagiotope du cycle primaire? Tous les organes de ce cycle sont initiés dans le bourgeon avant son éclosion, la partie proximale vraisemblablement plut

tôt que la partie distale. Et, au printemps, la partie proximale ne grandit guère alors que la partie distale s'allonge. La première semble orthotrope dès le début ou, en tout état de cause, avant l'ouverture du bourgeon, puis elle se maintient ainsi après la croissance de la pousse. On peut se demander si la seconde est orthotrope ou plagiotope au début? Seule une étude histologique des méristèmes permettrait de répondre à cette question. Mais sa plagiotropie ne se manifeste à l'oeil nu qu'au moment de son élongation. Deux hypothèses sont alors possibles : si la partie distale est orthotrope au départ, l'élongation serait responsable de la plagiotropie acquise secondairement; par contre, si elle est d'emblée plagiotope, seule une initiation légèrement décalée dans le temps expliquerait cette transformation en relation, là encore, avec des états physiologiques de la pousse différents au début et à la fin de l'initiation du cycle primaire. Des cultures *in vitro* réalisées à l'Université de Reims permettront peut-être de trancher entre ces deux hypothèses.

L'orientation initiale des organes ne persiste pas dans le houppier du hêtre car leur position se modifie dans l'espace et dans le temps. Ces rectifications se réalisent mal chez le tortillard où les positions initiales se maintiennent. Tout se passe comme s'il existait deux systèmes de régulation antagonistes chez le hêtre, d'abord, au moment de l'initiation et de la croissance des organes et, plus tard, selon leur position dans la ramification. Au début, les états physiologiques distincts de la pousse seraient responsables des changements observés dans les pousses âgées de 1 an. Puis, l'influence de la pousse s'effacerait devant celle du système ramifié ou de la séquence morphogénétique. Chez le tortillard, il semblerait que seul le premier

système ait un rôle efficace. Le second ne se manifeste guère ou est masqué par l'absence de rectification et par l'importance que prennent alors la position des axes et des réitérations. L'apparition de réitérations adaptatives, partielles à totales, traduirait un affaiblissement de la dominance apicale (Champagnat 1961), vraisemblablement lié à une redistribution des ressources et des hormones végétales selon l'orientation des axes, comme cela a été montré dans les arbres fruitiers (Wareing et Nasr 1961).

Développement des arbres

Les principaux caractères du hêtre et du tortillard sont décrits au tableau 6. Ces deux formes d'arbres ont une croissance rythmique et indéfinie, une sexualité latérale; une ramification discontinue, acrotonique proleptique; et une différenciation morphologique du tronc et des branches; et enfin, des axes mixtes à plagiotropie bien marquée. Tous ces caractères permettent de les rattacher au modèle architectural de Troll (Hallé *et al.* 1978).

Mais dans un hêtre, le houppier est simple et formé au cours d'une seule séquence morphogénétique alors que chez le tortillard, le houppier est toujours composé de plusieurs séquences.

Cependant, à la suite d'un traumatisme, le hêtre peut réitérer à partir de bourgeons fonctionnels (réitérations sylleptiques) ou de bourgeons néoformés (réitérations proleptiques) (Thiébaud *et al.* 1981). Mais ses réitérations sont très limitées jusqu'à l'âge adulte. Elles se généralisent dans un arbre âgé après sa métamorphose (Edelin 1984) (réitérations adaptatives) ou bien dans des conditions écologiques particulières, après avortement du tronc (Broyer 1948; Pacaud 1950; Parrot 1959; Koop 1987) (réitérations traumatiques).

Chez le tortillard, le houppier devient complexe très tôt, après l'apparition de réitérations partielles à totales. Or lorsque les réitérations sont faibles ou partielles, la distinction entre les différentes séquences morphogénétiques s'atténue et finit par disparaître. Seules des réitérations importantes ou totales permettent de repérer différentes séquences, sans ambiguïté. Or tous les cas intermédiaires existent entre ces deux extrêmes et se manifestent au cours du développement de l'arbre à tous les niveaux du houppier. Nous avons là une réalité complexe, dans laquelle les limites s'estompent entre les séquences morphogénétiques, et dans laquelle la frontière s'efface entre deux périodes importantes dans la vie d'un arbre : avant et après sa métamorphose.

L'aptitude à la réitération existe donc chez les deux arbres. Finalement, la différence fondamentale entre les deux types est le caractère précoce des réitérations adaptatives chez le tortillard, où elles se généralisent et deviennent une véritable modalité de croissance. La logique du développement réitéré est donc poussée jusqu'au bout et à tous les niveaux d'organisation du tortillard : dans les tiges, dans les branches et dans le houppier. Les tortillards ont la réputation d'être très longévifs (Henrot 1903). Cette assertion est difficile à contrôler car les cernes ligneux annuels sont minces (Rol 1955; Dumont 1958; Mercier et Capet 1987; Démesure 1991), mais ce caractère s'accorderait bien avec un développement réitéré qui assure une certaine pérennité aux individus. Enfin, la nature réitérative de ces édifices explique, à la fois, la régularité de la forme en berceau hémisphérique (Lacatte-Joltrois 1830, 1840) ou en parasol (Mathieu 1858) et la diversité des tortillards rencontrés sur le terrain (Carrière 1864; Thiébaud *et al.* 1992). Mais, cette forme générale en parasol traduit bien une manière propre de disposer les réitérations dans le houppier qui constitue alors un ensemble intégré. La position d'une réitération n'est pas sans rapport avec celle des autres et révèle un développe-

ment ordonné, vraisemblablement d'origine endogène (Oldeman 1972; Barthelemy 1986; Caraglio 1986; Edelin 1986; Hallé 1986). Donc une régulation existerait bien à l'échelle du houppier dans le tortillard.

Remerciements

Ce travail a été réalisé avec l'aide du ministère chargé de l'environnement, comité Écologie et gestion du patrimoine naturel, contrat Les faux de Verzy : biologie, génétique, programme de développement; de l'Office national des forêts; de la région Champagne-Ardenne; et des Amis de la montagne de Reims. Les auteurs remercient M. R. Ferris pour la réalisation des nombreux dessins.

- Barthelemy, D. 1986. Relation entre la position des complexes réitérés sur un arbre et l'expression de leur floraison, l'exemple de 3 espèces tropicales. *Dans* L'arbre. Colloque international, Institut de botanique et Université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier, 9-14 septembre 1985. *Naturalia Monspeliensia*, n° h.s. pp. 71-100.
- Becker, M. 1981. Taxonomie et caractères botaniques. *Dans* Le Hêtre. *Éditeurs* : E. Teissier-du-Cros, F. Le Tacon, G. Nepveu, J. Pardé, R. Perrin et J. Timbal. Institut national de la recherche agronomique, Département des recherches forestières, Paris. pp. 35-46.
- Broyer, C. 1948. Les gogants de Suisse. *Nature* (Paris). n° 3159. pp. 208-210.
- Bülow, W. 1921. Gamla träd i Skane. Skanes Naturskyddsfören. *Arsberättelse*. 9 : 8-22.
- Bülow, W. 1929. Hängbogar i Skane. Skanes Naturskyddsfören. *Arsskrift Malmö*, 16 : 24-30.
- Caraglio, Y. 1986. Apparition du port buissonnant chez certains *Ficus*. L'arbre. Colloque international, Institut de botanique et Université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier, 9-14 septembre 1985. *Naturalia Monspeliensia*, n° h.s. pp. 125-137.
- Carrière, 1864. Les hêtres monstrueux de la forêt de Verzy. *Rev. Hortic.* pp. 127-131.
- Champagnat, P. 1961. Dominance apicale, tropisme, épimastie. *Dans* Encyclopedia of plant physiology. Vol. 14. *Éditeur* : W. Ruhland. Springer-Verlag, Berlin. pp. 872-908.
- Démesure, B. 1991. Les faux de Verzy (Marne). Diplôme d'études approfondies, Dynamique des milieux naturels et humains, Université de Bordeaux III, Bordeaux.
- Dumont, R. 1958a. Contribution à l'étude des faux de Saint-Basle-Verzy (*Fagus sylvatica* var. *tortuosa* Mathieu et Fliche). *Rev. Hortic.* n° 2287. pp. 1636-1638.
- Dumont, R. 1958b. Contribution à l'étude des faux de Saint-Basle-Verzy (*Fagus sylvatica* var. *tortuosa* Mathieu et Fliche). *Rev. Hortic.* n° 2288. pp. 1660-1665.
- Edelin, C. 1977. Images de l'architecture des conifères. Thèse de doctorat du 3^e cycle, Université de Montpellier II, Montpellier.
- Edelin, C. 1984. L'architecture monopodiale : l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicales. Thèse de doctorat d'État, Université de Montpellier II, Montpellier.
- Edelin, C. 1986. Stratégie de réitération et édification de la cime chez les conifères. *Dans* L'arbre. Colloque international, Institut de botanique et Université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier, 9-14 septembre 1985. *Naturalia Monspeliensia*, n° h.s. pp. 139-158.
- Hallé, F. 1986. Deux stratégies pour l'arborescence : gigantisme et répétition. *Dans* L'arbre. Colloque international, Institut de botanique et Université des sciences et techniques de Languedoc, *Naturalia Monspeliensia*, n° h.s. pp. 159-170.
- Hallé, F., Oldeman, R.A.A., et Tomlinson, P.B. 1978. Tropical trees and forests. An architectural analysis. Springer-Verlag, Berlin.
- Henrot, J. 1903. Contribution à l'étude des Faux de Saint Basle ou hêtres tortillards de la montagne de Verzy. *Bulletin de la Société d'études des sciences naturelles de Reims*.

- Jacamon, M. 1984. Guide de dendrologie. II. Les feuillus. École nationale du génie rural, des eaux et des forêts, Nancy.
- Koop, H. 1987. Vegetative reproduction of trees in some European natural forests. *Vegetatio*, **72** : 103–110.
- Kozłowski, T.T. 1971. Growth and development of trees. I. Seed germination, ontogeny and shoot growth. Academic Press, New York.
- Kraft, J. 1969. Vrebokar I Skane. *Skanes Naturskyddsforen.* **3** : 80–85.
- Krahl–Urban, J. 1962. Buchen: Nachkommenschaften. *Allg. Forst. Jagdztg.* **133** : 29–38.
- Lacatte-Joltrou, A. 1830–1840. Statistiques du canton de Verzy. Bibliothèque d'Épernay, Épernay. DF, Cpe 1000. p. 40.
- Lange, F. 1974. Morphologische, Untersuchungen an der Süntelbuche. *Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges.* **67** : 24–44.
- Laplace, Y. 1977. Cinq semaines auprès des faux de Verzy. Stage élève ingénieur de 2^e année, École nationale du génie rural, des eaux et des forêts, Nancy.
- Lorenzen, H. 1972. Physiologische Morphologie der höheren Pflanzen. Uni-Taschenbücher GmbH 65, Stuttgart, Germany.
- Mathieu, A. 1858. Flore forestière. 1^{re} éd. J.B. Baillièrre et fils, Paris.
- Mathieu, A. 1897. Flore forestière. 4^e éd. J.B. Baillièrre et fils, Paris.
- Mercier, J. 1989. Les faux en 1828. *L'écho forêt*, **4** : 1–27.
- Mercier, J., et Capet, H. 1987. Les faux de Verzy. *L'écho forêt*, **1** : 1–30.
- Metz, R. 1989. Des arbres pas comme les autres : les faux de Verzy. *Dans Arborescences*. Vol. 20. Office national des forêts, Paris. pp. 9–13.
- Munchhausen, C. 1911. Die Süntelbuche (*Fagus silvatica tortuosa* Willkomm). *Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges.* **20** : 267–270.
- Ney, K.E. 1912. Die Süntelbuche. *Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges.* **21** : 110–114.
- Oldeman, R.A.A. 1972. L'architecture de la forêt guyanaise. Thèse de doctorat d'État, Université de Montpellier II, Montpellier.
- Oppermann, A. 1908. Vrange Boge i det nordostlige Spaelland. *Det. forstlige Forsogsvaesen Danmark*, **2** : 29–256.
- Pacaud, H. 1950. À propos des gogants. *Nature (Paris)*. n° 3182. p. 182.
- Parrot, A.G. 1959. Cornefichiers, cornillards, fous, gogants et tortillards. *Cah. Nat.* **15** : 21–27.
- Pepin, 1861. Les hêtres tortueux de Verzy. *Rev. Hortic.* p. 84.
- Povillon-Pierard, A. 1828–1834. Le hêtre ou fau de Saint-Basle. Cabinet des manuscrits n° 1885. Disponible de la Bibliothèque municipale, Reims.
- Renard, C. 1971. Quelques caractères des auxiblastes chez le hêtre en Haute-Ardenne. *Lejeunia*, **59** : 1–14.
- Rol, R. 1955. Les faux de Verzy. *Bull. Soc. Bot. Fr.* **102** : 25–29.
- Schotte, G. 1908. Meddelanden om naturminnen. 16. Vildt växandre hängbokar (*Fagus silvatica* L. *tortuosa* Dipp.). *Skogsvardsforen. Tiskrift. Arg* 6 Stockholm, Sweden.
- Schumann, K. 1904. Praktikum für morphologische und systematische Botanik. Fisher, Jena.
- Schwier, H. 1930. Süntelbuchen. *Abh. Landesmus. Naturkd. Muenster Westfalen*, **4** : 8–11.
- Sgard, J. 1991. Les faux de Verzy, sauvegarde et mise en valeur. Ministère de l'Environnement, Direction de la protection de la nature, Paris.
- Späth, H.L. 1912. Der Johannistrieb. Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde. Friedrich-Wilhelms-Universität, Berlin.
- Thiébaud, B. 1981. Observations sur le polymorphisme des axes du hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.), orthotropie et plagiotropie. *C.R. Séances Acad. Sci. Sér. 3*, **293** : 483–488.
- Thiébaud, B. 1982. Observations sur le développement de plantules de Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) cultivées en pépinière, orthotropie et plagiotropie. *Can. J. Bot.* **60** : 1292–1303.
- Thiébaud, B. 1986. Approche morphologique des hêtres (*Fagus sylvatica* L.) : diversité intraspécifique, approches qualitative et quantitative. *Dans L'arbre. Colloque international, Institut de botanique et Université des sciences et techniques du Languedoc*, 9–14 septembre 1985. *Naturalia Monspeliensia* n° h.s. pp. 241–261.
- Thiébaud, B., et Comps, B. 1991. Répartition de la matière sèche entre les organes végétatifs et reproducteurs dans les pousses annuelles du hêtre européen (*Fagus sylvatica* L.). *Can. J. Bot.* **69** : 2225–2231.
- Thiébaud, B., Payri, C., Vigneron, P., et Puech, S. 1981. Observations sur la croissance et la floraison du Hêtre (*Fagus sylvatica* L.). *Naturalia Monspeliensia, Sér. Bot.* **48** : 1–25.
- Thiébaud, B., Cuguen, J., et Dupré, S. 1985. Architecture des jeunes hêtres *Fagus sylvatica* L. *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.
- Thiébaud, B., Bujon, P., Comps, B., et Mercier, J. 1992. Développement réitératif des faux de Verzy (*Fagus sylvatica* L. var. *tortuosa* Pepin). *C.R. Acad. Sci. Sér. 3*, **315** : 213–219.
- Tomlinson, P.B., et Gill, A.M. 1973. Growth habits of tropical trees: some guiding principles. *Dans Tropical forest ecosystem in Africa and South America: a comparative review. Éditeurs* : J. Betty, E.S. Meggers, A. Ayensu et W.D. Duckworth. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp. 129–143.
- Van Hoey Smith, J.R.P. 1980. The fastigate copper beech. *J. R. Hortic. Soc.* **105** : 292–293.
- Wareing, P.F., et Nasr, T.A.A. 1961. Gravimorphism in trees. I. Effects of gravity on growth and apical dominance in fruit trees. *Ann. Bot. (London)*, **25** : 321–340.
- Wehrhahn, W. 1910. Die Süntelbuchen. *Heimatzeitschr. Hannoverland*, S. pp. 33–35.
- Weimarck, H. 1953. De enligt naturskyddslagen skyddade botaniska objekten i Skane. *Skanes Naturskyddsforen.* **11** : 17–74.