HAL open science

Approche morphologique du développement du hêtre (Fagus sylvatica L.)

Eric A. Nicolini

To cite this version:

Eric A. Nicolini. Approche morphologique du développement du hêtre (Fagus sylvatica L.). Interactions entre organismes. Université Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc, 1997. Français. NNT : . tel-00106751

HAL Id: tel-00106751

https://theses.hal.science/tel-00106751v1

Submitted on 16 Oct 2006

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

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

97 MON II

ACADEMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITE MONTPELLIER II

SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THESE

présentée à l'université de Montpellier II pour obtenir le diplôme de DOCTORAT

Spécialité : Biologie des Organismes
Formation doctorale : Biologie de l'Evolution et Ecologie
Ecole doctorale : Biologie des systèmes intégrés - Agronomie, Environnement

APPROCHE MORPHOLOGIQUE DU DEVELOPPEMENT DU HETRE (*Fagus sylvatica* L.)

Par

Eric NICOLINI

Soutenue le 11 Décembre 1997 devant le jury composé de :

M. DELAY Bernard, Professeur, université Montpellier II	président
M. OLDEMAN Roeloff, Professeur, université Wageningen, Pays Bas	rapporteur
M. TEISSIER DU CROS Eric, Directeur de Recherche, INRA, Avignon	rapporteur
Mme. MICHAUX-FERRIERE Nicole, Chargée de Recherche CNRS, Montpellier	examinatrice
M. HALLE Francis, Professeur, université Montpellier II	examinateur
M. EDELIN Claude, Chargé de Recherche CNRS, Montpellier	directeur de thèse

Le Charme d'à dent,
c'est d'Hêtre à poil.

(*maxime du forestier considérant la parure aérienne de ses sujets préférés*)

Pour Claudine, ma patiente et courageuse épouse,

et mes enfants, Mathilde, Caroline et Thomas.

Avant propos.

Au seuil de ce travail, je tiens à adresser l'expression de ma sincère reconnaissance à tous ceux qui, de près ou de loin, ont contribué à cet exercice.

Ce travail sur l'architecture du hêtre a été effectué au sein de l'Unité de modélisation des plantes du CIRAD de Montpellier. Je tiens à remercier son directeur, Philippe de Reffye, qui m'a permis de réaliser ce travail en préservant ma liberté d'entreprise.

Je suis très reconnaissant à Claude Edelin qui a accepté de diriger à nouveau mes recherches. Ses précieux conseils au cours de la rédaction de ce document m'ont permis d'éviter de nombreux écueils. Travailler avec lui a toujours été très enrichissant.

J'adresse mes sincères remerciements à Nicole Michaux-Ferrière, à Eric Teissier du Cros et à Bernard Delay qui m'ont fait l'honneur de participer au jury de cette thèse.

J'adresse mes sincères remerciements aux professeurs Francis Hallé et Roeloff Oldeman, dont j'admire la manière par laquelle ils abordent le monde des plantes. Leurs observations ont été des références constantes lors de l'étude architecturale du hêtre.

Je remercie M. Berte qui m'a encouragé à travailler dans les domaine forestiers dont il a la gestion. Je remercie aussi toute l'équipe du GEDEFOR55 pour son accueil chaleureux en forêt. Un grand merci à Gérard Armand et Marie-Françoise de la FVFE, ainsi qu'à toute la sympathique équipe du groupe d'étude «hêtre».

Je remercie M. Vernier de l'INRA de Champenoux et à toute son équipe qui ont permis la réalisation de certaines parties de ce travail, notamment les prélèvements de feuilles (au fusil) dans les grands arbres adultes.

Je remercie François Ningre de l'INRA de Champenoux qui nous a permis de disposer du dispositif de Lyons la Forêt.

Un grand merci au professeur Jean Galtier, à Yves Caraglio, à Daniel Barthélémy, à Goudurix (alias Coudurrrrrier), à Bernard Chanson, à Jean Dauzat, à Frédéric Blaise, à Claire Atger et Caroline Loup, à Messieurs Guédon & Godin pour les discussions constructives que j'ai pu avoir avec eux.

Un grand merci à Ô dile, à Madame Chouillou, à Marie-Hélène, à Menelas, à Marie-Anne, à Robin, à Pierre, à Paul, à Jean, à Marc, à Sylvie & Sylvie, à Alain, à Sylvain, à Messieurs Borianne & Barczi, à Hervé, à René et aux coustres, à Véronique et ses sortilèges ainsi qu'à Alexandre et sa polo,...

Mention spéciale au groupement du SDUC, à Doudou et ses p'tits loups, à l'Adjudant Tifris, à Mlle triscot, à Josiane, à Mlle Jeanne et à Mlle kiglouss sans oublier notre Pleurothallis national et préféré ainsi que Michel Leroidec pour sa remarquable constance face aux intemperies et calamités diverses.

Reconnaissance émue à CADELO dont l'approche picturale des choses a suscité la passion des fleurs chez de nombreux lecteurs par nature amoureux.

SOMMAIRE

Première partie : INTRODUCTION ET ELEMENTS D'ARCHITECTURE VEGETALE.

I. INTRODUCTION. ..... **p. 2**

II. QUELQUES CONCEPTS D'ARCHITECTURE VEGETALE. ..... **p. 5**
1. Le modèle architectural. ..... **p. 5**
2. L'Unité architecturale. ..... **p. 5**
3. La réitération architecturale. ..... **p. 7**

Deuxième partie : ANALYSE ARCHITECTURALE DU HETRE.

I. MATERIEL ET METHODE. ..... **p. 13**
1. Les sites d'étude. ..... **p. 13**
2. Les méthodes d'observation et les critères considérés lors de l'analyse des arbres..... **p. 13**
2.1. La méthode d'analyse architecturale..... **p. 13**
2.2. Les arbres observés..... **p. 14**
2.3. Méthode d'analyse morphologique de l'unité de construction de base chez le hêtre : l'unité de croissance..... **p. 15**
2.3.1. Analyse de la morphologie externe des unités de croissance.
2.3.2. Etude de la morphologie interne des unités de croissance.

II. RESULTATS. ..... **p. 19**
1. Développement des hêtres en milieu ouvert (cas de futaies claires). ..... **p. 19**
1.1. Le développement architectural des arbres..... **p. 19**
1.1.1. La plantule.
1.1.2. La structure du petit hêtre.
1.1.2.1. Structure et modalités de croissance de l'axe principal.
1.1.2.2. Structure et modalités de croissance des rameaux latéraux.
1.1.3. Le jeune hêtre.
1.1.4. Localisation de la marcescence dans les jeunes hêtres.
1.1.5. Le jeune arbre fourchu.
1.1.6. Le développement de la couronne chez le hêtre adulte.
1.1.6.1. Manifestation de la ramification tardive.
1.1.6.2. Manifestation de la sexualité.
1.1.7. Le vieux hêtre.
1.1.8. La mort de la couronne d'un arbre déperissant.
1.1.9. Séquence de développement du hêtre en futaie claire.
1.2. Evolution de la morphologie des unités de croissance d'un an..... **p. 59**
1.2.1. Evolution au cours de l'ontogénie du hêtre.
1.2.1.1. Morphologie caulinaire.
1.2.1.2. Morphologie foliaire.
1.2.2. L'évolution de la morphologie des u.c. courtes selon leur localisation.
2. Développement des hêtres en milieux plus ou moins abrités. ..... **p. 69**
2.1. L'évolution architecturale des arbres..... **p. 69**

2.1.1. En plein découvert.
2.1.2. Dans un milieu de plus en plus fermé.
2.1.3. Manifestation de la ramification tardive chez un hêtre au houppier tabulaire en situation de futaie fermée.
2.1.4. De la futaie fermée vers un milieu plus ouvert.
2.1.5. Synthèse de la séquence de développement du hêtre en futaie plus ou moins dense.
2.2. L'évolution morphologique des u.c. courtes..... **p. 77**
2.2.1. Structure des u.c. courtes de hêtres de même âge bénéficiant ou non de l'abri d'un couvert forestier.
2.2.2. Structure des u.c. courtes de hêtres d'âges différents en situation de futaie fermée.
2.2.3. L'évolution des u.c. courtes selon leur localisation dans le système ramifié de hêtres tabulaires en situation de futaie fermée.
3. Développement des hêtres en milieux plus ou moins denses. .....**p. 83**
3.1. L'évolution architecturale des arbres. .....**p. 83**
3.1.1. En régénération naturelle éparse
3.1.2. En régénération naturelle dense
3.1.3. Séquence de développement du hêtre en futaie dense et en solitaire
3.2. L'évolution morphologique des u.c. courtes chez des arbres de même âge plantés selon différentes densités. .....**p. 89**
3.2.1. Morphologie caulinaire externe.
3.2.2. Morphologie foliaire externe.

Troisième partie : DISCUSSION

I. INTRODUCTION. .....**p. 93**
1. La notion de gradient morphogénétique. ..... **p. 93**
2. Les notions d'unité architecturale et d'architecture réitérée appliquées à l'exemple du hêtre. .....**p. 93**
3. Questions posées lors de la description de l'unité architecturale et de la réitération chez le Hêtre. .....**p. 94**
3.1. A propos de l'unité architecturale. .....**p. 94**
3.2. A propos de la réitération. .....**p. 95**
4. Mise en évidence d'un trait supplémentaire fondamentale de la croissance du hêtre. .....**p. 95**

II. L'EVOLUTION MORPHOLOGIQUE DES U.C. AU COURS DE L'ONTOGENIE DU HETRE. .....**p. 99**
1. Evolution de la morphologiques des feuilles des u.c. courtes d'un an au cours du développement du hêtre. .....**p. 99**
1.1. Evolution de la surface des limbes foliaires. .....**p. 99**
1.2. Evolution de la forme des limbes foliaires. .....**p. 103**
1.3. Evolution de l'épaisseur des limbes foliaires. .....**p. 103**
1.4. Conclusion. .....**p. 104**
2. Evolution des différents caractères morphologiques caulinaires analysés sur les u.c. courtes d'un an au cours du développement du hêtre. .....**p. 105**
2.1. Quelques exemples d'évolutions de la structure caulinaire primaire chez les végétaux. .....**p. 105**
2.1.1. Chez quelques Ptérydophytes.
2.1.2. Chez quelques monocotylédones.
2.1.3. Chez quelques dicotylédones.
2.1.4. Conclusion.
2.2. Les modalités d'évolution de la structure caulinaire primaire chez le hêtre. .....**p. 111**
2.2.1. L'évolution des u.c. successives d'un axe principal chez le hêtre.
2.2.2. L'évolution des u.c. courtes au cours du développement du hêtre.
2.2.3. Conclusion.

2.3. Le place de l'u.c. courte au sein du système caulinaire du hêtre. Le concept de plagiotropie. .....**p. 115**
2.4. L'évolution des u.c. courtes et l'expression de caractères de juvénilité ou de maturité chez le hêtre. Marcescence et floraison. .....**p. 116**
2.4.1. La morphologie des u.c. courtes d'un an et la marcescence.
2.4.1.1. Expression de la marcescence chez des hêtres en milieux ouverts ou fermés.
2.4.1.2. Conclusion.
2.4.2. La morphologie des u.c. courtes d'un an et la manifestation de la sexualité.
2.4.2.1. Rappel de la localisation de la floraison chez des hêtres en milieu forestier.
2.4.2.2. Interprétation.
3. Conclusion : la morphologie de l'u.c. courte d'un an, un indicateur du degré de différenciation chez le hêtre.....**p. 131**

III. APPORT DE LA CONNAISSANCE DU GRADIENT DE DIFFERENCIATION DES UC DANS LA PERCEPTION DU DEVELOPPEMENT DU HÊTRE. .....**p. 135**
1. Evolution de la dynamique de différenciation des u.c. en fonction du milieu dans lequel les arbres se développent. .....**p. 135**
1.1. rappel des faits. .....**p. 135**
1.2. Le cas d'autres végétaux. .....**p. 137**
1.3. Développement et dynamique de différenciation au cours de la phase de développement végétative du hêtre. .....**p. 139**
2. La différenciation des u.c. courtes et les différents concepts architecturaux chez le hêtre. .....**p. 141**
2.1. Unité architecturale, architecture d'attente et architecture mature minimale. .....**p. 141**
2.2. La réitération chez le hêtre. .....**p. 143**
2.2.1. Clivage entre réitération immédiate et réitération retardée chez le hêtre.
2.2.2. Réitération partielle et réitération totale chez le hêtre.
3. Le rôle de la réitération différée chez le hêtre. .....**p. 151**
3.1. La répartition des rameaux tardifs chez différentes espèces végétales. .....**p. 151**
3.2. Rappel de l'architecture du hêtre et de la répartition de la réitération différée. .....**p. 153**
3.3. Silhouette des arbres et croissance secondaire chez diverses espèces : l'exemple de quelques conifères et du chêne sessile. .....**p. 155**
3.4. Hypothèse d'une relation entre croissance secondaire des axes et formation des rameaux tardifs chez le hêtre. .....**p. 159**
3.5. Conclusion. .....**p. 160**
4. Synthèse générale et hypothèse sur les limites de la séquence de développement du hêtre. .....**p. 165**
4.1. Synthèse du développement architectural du hêtre. .....**p. 165**
4.2. Une succession nécessaire de différents types d'organisation. La notion de plan d'organisation. .....**p. 166**
4.2.1. Les limites du développement du hêtre conforme à son unité architecturale.
4.2.2. Les limites du développement du hêtre lors de l'édification de son architecture réitérée.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES. .....**p. 171**

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES. .....**p. 175**

PREMIERE PARTIE

INTRODUCTION
ET
ELEMENTS D'ARCHITECTURE VEGETALE

I. INTRODUCTION.

L'étude architecturale du hêtre a été entreprise afin de répondre à certaines questions que se posent de nombreux sylviculteurs interessés par la production du bois de hêtre. Depuis quelques années, le hêtre tend à retrouver une valeur marchande auprès des industriels. Face à cette évolution, les sylviculteurs sont amenés à pratiquer une sylviculture de plus en plus dynamique afin de produire rapidement du bois de qualité, c'est à dire des billes de bois plutôt rectilignes et exemptes de défaut interne. La pratique d'une sylviculture dynamique, consistant à retirer précocemment le couvert végétal au dessus de jeunes régénérations naturelles, favorise une croissance en hauteur intense des jeunes arbres et permet de raccourcir la durée de leur phase de formation avant qu'ils n'entrent dans leur phase de grossissement. Cependant, ce type de sylviculture rencontre certains obstacles.

Un de ces obstacles est l'alternance de périodes de fructification et de périodes stériles dans les peuplements de hêtres qui produisent des graines à peu près tout les 3ans. Cette alternance n'est pas toujours régulière et complique la gestion forestière qui doit permettre de produire une certaine quantité de bois tout en favorisant la régénération du peuplement exploité. L'obtention d'une régénération naturelle passe par le conditionnement de la parcelle en exploitation afin que celle-ci puisse accueillir les graines et permette un bon développement des plantules après germination. Le bon déroulement des opérations va dépendre du rythme d'exploitation des arbres et de l'occurence de fainées qui ne se produisent pas toujours au moment opportun. L'alternance des fainées est donc un phénomène important qu'il convient de comprendre et cette résolution passe par la connaissance du cycle de développement de la plante.

Par ailleurs, dans certaines régions les forêts de hêtres ont beaucoup de difficultés à se régénérer naturellement. Les sylviculteurs sont contraints de recréer un couvert forestier par plantation. Les arbres sont généralement plantés dans un environnement très différent de l'environnement forestier dans lequel croissent généralement les jeunes hêtres issus de régénérations naturelles. Cette situation a des répercutions graves sur la forme des jeunes arbres dont le développement est différent de celui des arbres forestiers et s'accompagne de la manifestation fréquente de défauts majeurs tels que des fourchaisons précoces. Il faut souligner aussi que ce type de défaut se rencontre aussi chez des arbres issus de régénération naturelle et dépend du type de gestion sylvicole appliqué aux jeunes peuplements.

Un autre problème rencontré lors de la phase de formation et de grossissement des arbres est la formation sur leur tronc de rameaux tardifs ou gourmands qui portent préjudice à la qualité d'une bille de bois et peuvent la dévaluer considérablement.

Le hêtre a fait l'objet de nombreuses études dans des domaines tout à fait différents. Une monographie de cette espèce (Teissier du Cros *et al.* 1981) fournit un large aperçu du champ d'investigations dont elle a bénéficié. Cette synthèse relate des travaux ayant porté sur l'écologie, la physiologie de sa croissance, sa sylviculture, l'anatomie de son bois, son amélioration génétique, etc. Dans ce document, les travaux se sont portés sur certaines parties de la plante ou bien ont considéré le développement global d'individus mais sur des périodes relativement courtes. Mais que sait-on sur l'évolution de son architecture ? Comment celle-ci évolue au cours du temps et dans différentes situations environnementales ? Peut-on aussi associer la manifestation de défauts de forme à un milieu particulier ? En ce qui concerne cette dernière question, les problèmes ont été posés (Van Miegroet 1956, Aussenac 1975, Le Tacon et al. 1981; Le Tacon 1983; Teissier Du Cros et Thiébaut 1988, ...) mais n'ont pas encore été tout à fait résolus.

Ce travail a pour objectif de proposer une vision globale de la dynamique de croissance du hêtre et la chronologie des évènements majeurs qui pontuent son développement depuis le stade de la graine jusqu'à la mort de la plante. Comme le montrent de nombreux travaux sur l'architecture des végétaux (Hallé *et al.* 1978, Edelin 1977 et 1984, Barthélémy 1988, Lauri 1988, Atger 1992, ...), il existe une trame régulière servant de base au développement de la plante et il convient de la révéler avant de s'attacher à toute étude sur la variabilité d'événements particuliers. La croissance d'un organisme végétal peut être décrite par une succession ordonnée d'étapes qui traduisent l'expression d'une séquence de développement morphogénétique de base de la plante. C'est cette description qui est réalisée dans un premier temps. Par la suite, les

différents éléments qui ont attiré l'attention des sylviculteurs, éléments qui ne sont qu'une partie de l'expression de la séquence de développement du hêtre, seront replacés dans le cadre de cette séquence au sein de laquelle ils seront mieux compris.

La séquence architecturale du hêtre est établie en observant les différents stades de développement de hêtres croissant dans différentes conditions environnementales. Cette approche permet d'accéder à la manière dont les différents éléments composant l'architecture d'une plante sont modulés dans le temps et dans l'espace par les conditions environnementales. C'est par la description et la connaissance de la variété des réactions de la plante vis à vis des changements du milieu dans lequel elle vit, que l'on pourra attribuer un rôle, une valeur aux différents évènements tels que la fourchaison ou bien la formation de gourmands.

Il est utile de souligner ici que le hêtre présente plusieurs critères morphologiques propres à son développement qui se prêtent bien à ce type d'approche. La conservation des marqueurs morphologiques de la croissance au cours du développement des axes et de leur épaississement constitue un atout majeur pour la compréhension du rythme de développement de l'organisme. Par ailleurs, son abondance et sa capacité à croître dans des milieux très différents sont des atouts supplémentaires qui nous ont poussé à approfondir le développement de cette espèce afin de mieux comprendre le développement des arbres forestiers en général.

II. QUELQUES CONCEPTS D'ARCHITECTURE VEGETALE.

Différents concepts, traduisant des évènements fondamentaux de la croissance des arbres ont été développés. Tout au long de ce travail sur l'architecture du hêtre, nous seront amenés à les citer pour la plupart. Mais avant de commencer, nous nous proposons de détailler certains de ces concepts qui nous paraissent les plus importants et constituent de puissants outils de travail lorsque l'on se trouve confronté à des organismes végétaux complexes tant par leurs organisations que par leurs dimensions. Cette partie n'a donc pas la prétention d'être exhaustive et constitue un petit résumé de ces concepts majeurs que sont le modèle architectural, l'unité architecturale et le phénomène de la réitération.

1. Le modèle architectural.

L'élaboration de la notion de modèles architecturaux (Hallé et Oldeman 1970, Hallé *et al.* 1978) a été réalisée à partir de l'observation de petits arbres du sous-bois et des formes de jeunesse des grands arbres de forêt tropicale.

Chaque modèle architectural **(pl. 1, fig. 1)** représente une stratégie de croissance qui définit à la fois la manière par laquelle la plante élabore sa forme et l'architecture résultante. Il exprime la nature et la séquence d'activité dans les processus morphogénétiques endogènes de l'organisme et correspond au programme de croissance fondamentale sur lequel l'architecture entière est établie. Il représente la stratégie de croissance et de ramification de base de la plante (Barthélémy *et al.* 1989).

L'identification du modèle architectural est basée sur l'observation de 4 principaux groupes de caractères morphologiques qui peuvent se combiner différemment. Ces caractères sont :

* la croissance, rythmique ou continue,
* la ramification, présente ou absente, sympodiale ou monopodiale, rythmique ou diffuse ou continue,
* la différenciation morphologique des axes orthotropes ou plagiotropes,
* la position de la sexualité, latérale ou terminale.

Toutes les combinaisons possibles ne semblent pas être représentées dans la nature et jusqu'à ce jour, seuls 23 modèles architecturaux ont été décrits.

2. L'Unité architecturale.

En 1977 Edelin, lors d'une étude sur l'architecture de divers conifères, constate la portée insuffisante du modèle architectural puisqu'il existe des plantes se développant conformément au même modèle, mais présentant d'importantes différences **(pl. 2, fig. 1)**. A la suite de cela, cet auteur tente de préciser les modalités spécifiques de la réalisation d'un modèle pour chaque espèce en élaborant un portrait des individus représentatifs d'une espèce. Chaque portrait traduit l'expression spécifique du modèle architectural. Cette diagnose de la plante est résumée par un diagramme architectural (Edelin 1977) qui distingue et classe les axes selon leur ordre en intégrant leurs différentes caractéristiques à partir de caractères morphologiques similaires à ceux considérés lors de la définition du modèle architectural.

Planche 1. Les différents modèles architecturaux (d'après Hallé et Oldeman 1970, Hallé *et al.* 1978).

L'organisme n'est pleinement fonctionnel que lorsque sa différenciation est achevée, lorsque tous les types d'axes sont achevés. Lors des phases de jeunesse, la plante met en place les différentes catégories d'axes propres à son espèce. Quand les stades ultimes de différenciation s'expriment, elle a atteint sa structure fonctionnelle conforme au diagramme architectural. Elle peut vivre ainsi longtemps, sans qu'aucun nouvel élément n'apparaisse (Edelin 1977).

Par la suite, le diagramme architectural donnera lieu à la création d'une nouvelle notion, l'«unité architecturale» (Barthélémy *et al.* 1989). L'architecture d'une plante peut être considérée comme un système ramifié hiérarchique dans lequel les axes peuvent être groupés en catégories. La structure et la fonction de chaque catégorie dépendent de son rang. Pour chaque espèce, le nombre de catégories d'axe est fini. L'identification de l'unité architecturale est achevée par une diagnose complète des caractéristiques morphologiques et fonctionnelles de toutes ses catégories d'axes. Le résultat peut être résumé par un tableau appuyé par un diagramme **(pl. 2, fig. 2)**.

3. La réitération architecturale.

Au terme de la mise en place de l'unité architecturale, la plante peut subir d'importantes modifications structurales qui soulignent sa transition vers un autre mode d'organisation. A ce propos, Hallé et Oldeman (1970) distinguent, lors des premières études architecturales, 3 grandes phases de développement chez les arbres :

* une première phase allant de la germination à la mise en place, dans l'appareil végétatif, des mécanismes et des rythmes morphogénétiques définitifs,
* une deuxième phase débutant lorsque l'architecture spécifique est qualitativement acquise et se poursuivant tant que le jeune arbre reste dans les conditions écologiques de sous-bois,
* une troisième représentée par l'altération de l'organisme spécifique sous l'influence du macroclimat, lorsque l'arbre perce la vôute forestière et développe sa couronne.

Ainsi, à mesure que l'arbre prend de l'âge, le port "phénotypique" caractérisant les première et deuxième phases est progressivement remplacé par un port "statistique" survenant au cours de la troisième phase et intégrant les hasards de l'environnement.

Cette troisième phase, d'apparence "anarchique", sera étudiée par Oldeman (1974) qui en retirera une certaine organisation. La couronne des grands arbres résulte du phénomène de répétition d'un certain mode de croissance et de ramification, le modèle, exprimé par la plante pour réaliser son expansion. Ce phénomène est appellé «réitération du modèle» **(pl. 3)**.

La réitération du modèle est l'apparition d'axes latéraux traduisant des séquences de différenciation mises en place lors de la réalisation du modèle (Oldeman 1974). La réitération correspond à la reprise d'une séquence de différentiation qui a donné lieu à la réalisation du diagramme architectural (Edelin 1977), en d'autres termes de l'unité architecturale.

Planche 2. L'unité architecturale.

Figure 1 - Le Modèle d'après Hallé et Oldeman 1970 (au milieu) et l'Unité architecturale (d'après Edelin 1977) en quatre versions autour. Cette figure est une comparaison de l'unité architecturale de 4 espèces de conifère dont le développement est conforme au modèle architectural de Rauh.

Figure 2 - L'Unité architecturale du merisier (Prunus avium) (d'après Caraglio 1996). Représentation graphique (à droite) et tableau récapitulant les caractéristiques de l'espèce (à gauche).

Par la suite, les travaux ultérieurs sur l'architecture des végétaux ont conduit à intégrer de plus en plus de caractères morphologiques, à décrire de nombreuses situations dans lesquelles se produisait le phénomène de réitération et à regrouper des phénomènes considérés à part (drageons, boutures, rejets, pousses épicormiques, ...). Nous ne décrirons que quelques uns de ces phénomènes.

La réitération sylleptique ou immédiate (Edelin 1984) ou réitération séquentielle (Drénou 1994) est généralement issue de méristèmes apicaux d'axe en croissance dont l'entrée en activité a pour résultat d'édifier une architecture reproduisant celle de la plante au début de son développement. Généralement, cet événement survient au cours d'une transformation graduelle de l'architecture de l'arbre appelée aussi «métamorphose architecturale» (Hallé et Ng 1981, Edelin 1984). Ce type de réitération peut être total si la structure édifiée reproduit la totalité du modèle de croissance initial, ou partiel si seulement une partie du modèle est reproduite.

La réitération proleptique ou différée (Edelin 1984) aussi appelée réitération tardive (Drénou 1994) est issue d'un méristème dormant depuis de nombreuses années dont l'entrée en activité a pour objectif de remplacer une structure ramifiée qui a disparu par élagage naturel. Ce type de réitération peut être total si la structure édifiée reproduit la totalité du modèle de croissance initial, ou partiel si seulement une partie du modèle est reproduite.

Planche 3. (D'après Hallé et Edelin 1986).

Figure 1 - Développement d'un arbre sans réitération.

Figure 2 - Développement d'un arbre avec réitération.

DEUXIEME PARTIE

ANALYSE ARCHITECTURALE DU HETRE

I. MATERIEL ET METHODE.

1. Les sites d'étude.

Les observations se sont déroulées en France, principalement dans le département de la Meuse, dans 2 forêts en situation de plateau peu accidenté, la forêt du Marquis (48°32' de latitude Nord, 5°25' de longitude, 380 m d'altitude) et la forêt de Vaudeville (48°27' de latitude Nord, 5°33' de longitude, 430 m d'altitude). La pluviométrie moyenne annuelle est comprise entre 900 et 1100 mm d'eau.

Des observations ont également été réalisées dans le département de Seine Maritime, dans la forêt domaniale de Lyons-la-Forêt (49°30' de latitude Nord, 1°30' de longitude, environ 100 m d'altitude),.

De nombreuses observations ont été réalisées dans le département du Gard, dans le massif de l'Aigoual point culminant des Cévennes (44°10' de latitude Nord, 3°30' de longitude, 1200 m d'altitude).

Quelques arbres ont été observés dans des parcs où ils se développaient en situation isolée et préservée.

2. Les méthodes d'observation et les critères considérés lors de l'analyse des arbres.

2.1. La méthode d'analyse architecturale.

La méthode de l'analyse architecturale (Hallé et Oldeman 1970, Hallé et al. 1978, Hallé et Edelin 1986; Barthélémy 1988) consiste en une description globale du système ramifié aérien des représentants d'une espèce végétale dans des milieux variés et à différents moments de leur vie.

L'étude est réalisée depuis la germination de la graine jusqu'au stade de l'arbre sénescent en observant les divers stades de développement majeurs du végétal. Les premiers stades de la vie de la plante font l'objet d'une observation fine de ses caractères morphologiques et d'éventuels marqueurs extérieurs des différentes étapes physiologiques qu'elle traverse au cours de sa croissance. Cette analyse permet d'identifier au sein de la plante des catégories d'axes (tronc, branches, rameaux...) et de les caractériser par un ensemble de critères (aptitude à la ramification, direction de croissance, floraison, ...). Cette analyse est possible grâce à la reconnaissance de marqueurs morphologiques qui résultent du fonctionnement des méristèmes et qui subsistent durant plusieurs années sur les axes formés. Ces marqueurs 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, ... Grâce à cette méthode permettant de lire l'histoire des structures successivement mises en place par la plante, il est possible de comparer le fonctionnement des différents méristèmes responsables de l'édification de sa structure par des mesures de longueur des pousses annuelles, par un comptage du nombre de leurs feuilles, etc..

A mesure que l'observation progresse vers des stades de développement supérieurs de la plante, les niveaux d'observation sont modifiés. Le développement de la plante résulte de l'itération d'un élément de base. Cet élément de construction ayant été décrit précisément au début de l'étude, il n'est plus nécessaire d'y revenir chaque fois. On peut alors considérer, dans la plante de plus en plus développée, des structures plus grandes résultant de l'itération de la structure élémentaire et ainsi de suite **(pl. 4)**. Ce cheminement qui intègre différents niveaux d'organisation permet d'étudier les individus complexes pouvant atteindre des tailles considérables et de décrire leur structure.

Cette étude est appuyée par une représentation graphique, d'après nature ou schématique, des différents individus observés. Il faut ajouter aussi que les observations architecturales sont généralement réalisées durant la période hivernale, lorsque les arbres ne portent pas de feuilles, ceci permettant d'accéder plus aisément à l'organisation générale de la plante. C'est aussi pour cela que tous les arbres décrits seront représentés sans leurs feuilles.

2.2. Les arbres observés.

L'analyse architecturale du hêtre a débuté par une description complète du système ramifié aérien d'individus croissant dans des conditions environnementales qui soient les plus proches des conditions naturelles. En ce qui concerne le hêtre, les premiers individus décrits sont ceux vivant dans des situations environnementales conditionnées par une

sylviculture classique ayant pour objectif l'exploitation des arbres adultes "mûrs à la coupe" tout en assurant une bonne régénération naturelle et un bon développement des individus des strates inférieures qui reconstitueront le peuplement d'avenir. Un petit nombre d'individus parvenus à des stades de développement différents est décrit. Puis, les hypothèses émises à la suite de ces descriptions détaillées sont validées par des observations ponctuelles sur plus d'une centaine d'individus qui constituent le voisinage des individus de départ. Les individus observés font l'objet d'une représentation graphique où seuls les axes situés dans un plan ont été retenus, ceci par souci de clarté.

Cette étape peut être aussi appuyée par la description systématique d'un grand nombre d'individus afin de quantifier leur développement et d'observer la variabilité de leur croissance et de leur forme. De cette manière, certains stades de développement doivent être préférentiellement décrits. Dans le cadre de l'étude du hêtre, ont été décrits :

- 75 hêtres agés de 7 ans, issus d'une régénération naturelle équienne dense (plus de 80000 individus/hect.) sous futaie mélangée (*Carpinus betulus* L., *Prunus avium* L., *Fraxinus excelsior* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Quercus petraea* Liebl.) dont l'essence dominante est *Fagus sylvatica* L. ayant une hauteur comprise entre 0,7 et 1,7 m,
- 40 individus dominants et codominants âgés de 18 ans issus d'une régénération naturelle équienne dense (60000 à 70000 ind./hect.), ne bénéficiant d'aucun abri vertical et ayant une hauteur moyenne de 9 m,
- 30 individus adultes dominants et codominants âgés de 80 à 120 ans constituant le couvert forestier (150 ind./hect.) et ayant une hauteur comprise entre 25 et 35 m (après abattage),
- peu d'individus d'âge intermédiaire ont été décrits, car ces stades de développement sont rarement coupés. Leurs grandes dimensions ont empêché de réaliser des mesures répétitives.

Au terme de ce premier volet qui a permis de décrire les principales modalités de développement de la plante, nous avons entrepris de décrire des arbres croissant dans différentes conditions environnementales de manière à voir comment et dans quelle mesure les arbres réagissent face à d'éventuelles modifications des conditions environnementales. Nous avons recherché des arbres croissant sous futaies très denses ou fermées en retard d'exploitation et des arbres croissant en situation de plein découvert. Nous avons aussi recherché des arbres croissant au sein de peuplements très denses et des arbres isolés, comme cela est le cas dans certain parcs ou dans des régions à vocation agricole. Ce second volet de l'étude procède de la même manière que la précédente. Dans ce cadre, ont été décrits :

- 50 individus dominants et codominants, âgés de 18 ans, issus d'une régénération naturelle équienne dense (90000 ind./hect.) située sous une futaie dense (150 à 200 ind./hect.) en forêt de Vaudeville et ayant une hauteur moyenne de 6 m,
- 40 individus dominants et codominants âgés de 18 ans issus d'une régénération naturelle équienne dense (60000 à 70000 ind./hect.), ne bénéficiant d'aucun abri vertical et ayant une hauteur moyenne de 9 m (après abattage),
- 50 individus dominants et codominants, âgés de 15 ans, issus d'une régénération naturelle équienne dense (40000 ind./hect.) située sous une futaie dense (environ 200 ind./hect.) en forêt de Vaudeville et ayant une hauteur comprise entre 50 cm et 150 cm.

En ce qui concerne l'effet de la densité, certains arbres décrits faisaient partie de plantations de densités différentes :

- 50 individus dominants et codominants, âgés de 14 ans, issus d'une plantation monospécifique dense (40000 ind./hect.) en plein découvert en forêt de Lyons et ayant une hauteur moyenne de 3 m,
- 50 individus dominants et codominants, âgés de 14 ans, issus d'une plantation monospécifique peu dense (650 ind./hect.) en plein découvert en forêt de Lyons et ayant une hauteur moyenne de 3 m.

Quelques observations ont aussi été réalisées sur des arbres poussant sur des sols pauvres, secs et rocailleux du massif des Cévennes.

2.3. Méthode d'analyse morphologique de l'unité de construction de base chez le hêtre : l'unité de croissance.

Le système caulinaire du hêtre est constitué d'axes. La croissance en longueur d'un axe s'effectue dans sa partie distale grâce à l'activité de son méristème apical édificateur. La croissance d'un axe feuillé met en jeu 3 processus fondamentaux, un processus de division cellulaire au cours duquel les tissus des futurs organes (tiges et feuilles) sont mis en place (organogénèse), un processus d'allongement cellulaire conduisant à l'allongement des organes et tissus édifiés précédemment et un processus de régulation

Organogénèse et allongement peuvent être réalisés soit simultanément lorsque la formation des organes et leur allongement ont lieu simultanément, soit en alternance lorsque le méristème de l'axe feuillé présente une alternance régulière de phases d'activité et de repos qui se traduisent par l'alternance de périodes d'allongement de l'axe feuillé et de périodes de repos apparent. La portion de tige feuillée mise en place durant une période d'allongement s'appelle «unité de croissance» (u.c., Hallé et Martin 1968). La croissance rythmique caractérise la croissance du hêtre et l'unité de croissance constitue l'élément de base lors de sa construction.

Au cours de l'analyse architecturale, la considération de l'unité élémentaire, l'u.c., peut être plus ou moins précise. On peut simplement considérer sa présence et lors de la description d'une plante, on pourra accéder au rythme de croissance, à l'âge et à la structure de chacun des axes qui la constitue. On peut aussi considérer la longueur et le nombre de feuilles de l'u.c., éléments qui rendront compte du fonctionnement des méristèmes (organogénèse et allongement) et permettront de quantifier le développement de la plante en tout point de son système végétal ; et ainsi de suite, la considération de caractères morphologiques supplémentaires apportant de nouvelles perspectives pour la compréhension du développement du végétal.

En fonction des questions posées à propos du développement du hêtre, nous nous proposons de décrire l'évolution de la morphologie des u.c. tout au long de son développement, en ayant pour cadre l'approche globaliste de l'analyse architecturale. Un de nos objectifs étant de trouver des marqueurs morphologiques propres à l'u.c. pouvant être associés la manifestation de potentialités telles que la marcescence ou la floraison, l'analyse de la morphologie des u.c. sera aussi précise que possible et considérera à la fois structure interne et structure externe de l'u.c.

2.3.1 Analyse de la morphologie externe des unités de croissance.

Les critères retenus lors de la description des u.c. sont le nombre total de noeuds, la longueur et leur degré de ramification. Mais en fonction des problèmes rencontrés, les u.c. peuvent faire l'objet de descriptions plus poussées. Les u.c. précisément étudiées sont âgés de 6 mois à un an. Elles sont prélevées en divers points du houppier d'arbres de structures et d'âges différents poussant dans diverses conditions environnementales (50 à 150 u.c. par modalité) et à différents moments de l'année : en été lorsque les feuilles sont matures et en hiver lorsque les tiges sont lignifiées. Les critères retenus lors de l'analyse des tiges sont le nombre total de noeuds, la longueur et le diamètre mesuré à l'aide d'un pied à coulisse au niveau de la base de chaque u.c..

La morphologie foliaire est aussi étudiée quand cela est possible. Le prélèvement des feuilles a été effectué uniquement sur des u.c. courtes. Il est réalisé sur les parties hautes d'individus de pleine lumière pour éviter les effets de l'ombre sur la surface, l'épaisseur (Loach 1970, Logan 1970, McClendon et McMillan 1982, ...) et la forme des limbes foliaires (Jones 1995, ...). La surface foliaire est mesurée à l'aide d'un intégrateur de surface (Li.COR modèle 3100). L'épaisseur du limbe foliaire est mesurée, lorsque celui-ci est sec, à l'aide d'un pied à coulisse électronique de manière à éviter les écrasements. La forme du limbe foliaire est rendue par la mesure du rapport entre la largeur du limbe et sa longueur délimitée par la nervure principale. 100 à 200 feuilles par modalité ont été étudiées.

2.3.2 Etude de la morphologie interne des unités de croissance.

L'analyse de la morphologie interne est effectuée sur des uc. printanières d'un an de manière à observer le résultat du fonctionnement des méristèmes organogènes (méristème terminal) et histogènes (cambium et assise subéro-phellodermique) directement responsables de son édification. Les u.c. prélevées (50 u.c. par modalités) sont dépourvues de fruit[1], mais leur appartenance à des structures florifères ou stériles est précisée.

Les observations ont été réalisées à partir de coupes anatomiques transversales. Les coupes sont effectuées au niveau de la base de chaque u.c **(pl. 5 A)**. Elles sont ensuite immergées dans une série de bains indispensables à la réalisation d'une coloration qui soulignera les différents tissus internes (eau de javel à 30% durant 5 mn, rinçage à l'eau distillée, acide acétique à 30% durant 2 mn, rinçage à l'eau distillée, alcool à 30%, coloration à la saphranine durant 5 mn, rinçage à l'éthanol absolu). Les coupes colorées sont ensuite montées entre lame et lamelle dans un milieu de montage constitué par du baume du Canada **(pl. 5 B)** et sont observées sur Visopan. Chaque tissu composant le plan ligneux des tiges (xylème, moelle, ...) est délimité par transparence sur une feuille **(pl. 5 C et D)**. Puis chaque image est traitée à l'aide d'un logiciel d'analyse d'images, Visilog, qui fournit la surface en mm2 des différents tissus observés.

Planche 5. La méthode de mesure de la proportion des différents tissus composant la tige d'une unité de croissance d'un an.

A - Zone de prélèvement sur une unité de croissance d'un an.
B - Coupe transversale de la base d'une unité de croissance d'un an.
C - Délimitation des différents tissus sur la coupe transversale.
D - Délimitation des rayons ligneux du xylème à partir de la coupe transversale.

(moelle : m., xylème primaire : xyl.prim., xylème secondaire xyl.sec., rayon ligneux : r.l., phloème : phl., sclérenchyme : scl., parenchyme cortical : par., épiderme : ep.)

[1] Le développement et la maturation d'un fruit induisent une augmentation du diamètre de la tige de l'u.c. qui le porte. Au moment de la chute des graines en automne, les u.c. fructifères présentent généralement une section plus épaisse que celle des u.c. n'ayant pas fructifié. Dans ce cas, le gain de diamètre et la structure différente ne traduisent pas une évolution générale du fonctionnement des méristèmes de l'arbre, mais plutôt une modification secondaire locale de la structure de l'u.c. au profit du fruit.

II. RESULTATS.

1. Développement des hêtres en milieu ouvert (cas de futaies claires).

1.1. Le développement architectural des arbres.

1.1.1. La plantule.

Dans le sous-bois, la germination épigée des graines se produit au cours du mois d'Avril. Quelques semaines après l'ouverture d'une graine, la plantule haute de quelques centimètres **(pl. 6, fig. 1)** a terminé son développement. Elle est constituée d'un axe aérien vertical qui porte une paire de cotylédons et une paire de feuilles disposées suivant un arrangement opposé-décussé. Chaque organe foliaire axille un minuscule bourgeon écailleux. Un gros bourgeon fusiforme est aussi présent au sommet de l'axe, résultat de l'activité du méristème terminal. Parfois, le méristème terminal, avant de constituer un bourgeon qui le protégera durant la saison d'hiver, peut former quelques feuilles supplémentaires **(pl. 6, fig. 2)**. Lorsque cette nouvelle portion d'axe est formée, les feuilles sont disposées dans un plan sur la tige selon un arrangement alterne-distique, seule disposition foliaire réalisée durant la vie de la plante.

1.1.2. La structure du petit hêtre.

Après une coupe d'ensemencement consistant à ouvrir le milieu pour apporter un peu de lumière aux futures régénérations naturelles du sous-bois, la plantule de hêtre poursuit son développement en situation de clairière. Après quelques années, le petit hêtre est constitué d'un axe principal vertical orthotrope qui porte des rameaux latéraux plagiotropes **(pl. 6, fig. 3)**.

1.1.2.1. Structure et modalités de croissance de l'axe principal.

La structure du tronc. L'axe principal du petit hêtre est composé d'une succession de noeuds foliaires séparés par des entre-noeuds de longueurs variables : des portions de tiges constituées d'entre-noeuds longs alternent avec des portions de tiges composées d'entre-noeuds très courts **(pl. 6, fig. 3)**. Les premières correspondent aux différentes u.c. édifiées par un méristème terminal dont l'activité organogénétique est rythmique et indéfinie. Elles sont limitées de part et d'autre par les secondes qui correspondent à des ralentissements ou des arrêts de la croissance. Ces différentes u.c. n'ont pas toutes la même longueur : les plus basales sont petites (10 à 15 cm) et constituées de 6 feuilles tandis que celles de rang supérieur sont plus longues (30 à 40 cm) et constituées de 9 feuilles.

Planche 6. Différentes structures de plantules.

Figure 1 - La plantule âgée de quelques semaines.
Figure 2 - Une plantule ayant formé une pousse supplémentaire.
Figure 3 - Structure d'un petit hêtre de 7 ans en hiver.

(bourgeon terminal : b.t., cotylédon : cot., cicatrice cotylédonaire : c.cot., bourgeon latéral : b.l., cicatrice foliaire : c.f., feuille : f., phyllotaxie opposée-décussée : + , phyllotaxie alterne distique : --, groupe d'entre-noeuds de longueur nulle matérialisant soit des arrêts de croissance hivernaux (=), soit des arrêts de croissance d'été (-), u.c. printanière : u.c. print., u.c. estivale : u.c. estiv., mort d'apex : X, cicatrice d'axe élagué : #, axes d'ordre 1, 2, ... : A1, A2,...,)

Les modalités de croissance du tronc. Lors de la poursuite de son développement, la jeune plante présente une croissance rythmique[2] qui se traduit par l'alternance de phases de repos apparent et de phases d'allongement. Au cours des mois d'hiver, la plantule âgée de 7 mois est dépourvue de feuilles. Elle est en phase de repos apparent et présente une structure stable. Au printemps suivant, son bourgeon terminal s'ouvre et libère une portion de tige feuillée, l'u.c., déjà présente dans le bourgeon et qui s'allonge durant une vingtaine de jours **(pl. 7, fig. 1)**. Au terme de son allongement, l'u.c. formée est affaissée **(pl. 7, fig. 2)**. Au cours des semaines suivantes, la plante entre dans une nouvelle phase de repos apparent, tandis que l'u.c. formée se redresse progressivement à mesure qu'elle se lignifie.

Au début de l'été, l'u.c. bien lignifiée **(pl. 7, fig. 3 A)** est constituée d'une succession de noeuds feuillés (n.) séparés par des entre-noeuds (e.n.) plus ou moins longs. A sa base **(pl. 7, fig. 3 B)**, les noeuds sont séparés par des entre-noeuds courts. Ils portent des feuilles écailleuses caduques (cataphylles) dont les stipules écailleuses constituaient le bourgeon terminal et ont laissé une série de fines cicatrices tout autour de l'axe en tombant peu après le débourrement ; elles matérialisent l'arrêt de croissance. Les noeuds supérieurs sont séparés par des entre-noeuds plus longs à mesure que l'on progresse vers le haut de l'u.c. Chacun d'eux porte une feuille dont les dimensions varient en fonction du rang qu'elle occupe : à mesure que l'on progresse du bas vers le haut de l'u.c., la surface des feuilles augmente rapidement le long du premier tiers basal de la tige, puis elle diminue progressivement le long de la partie supérieure de l'axe. Chaque feuille axille un bourgeon latéral (b.l.) de plus en plus gros en fonction du rang du noeud porteur : les feuilles proximales axillent de minuscules bourgeons tandis que les feuilles distales axillent de gros bourgeons.

Planche 7. Edification et structure de l'unité de croissance printanière.

Figure 1 - L'ouverture du bourgeon et l'allongement de l'unité de croissance printanière.
Figure 2 - L'unité de croissance printanière allongée et pendante.
Figure 3 - Structure de l'unité de croissance printanière lignifiée.
A - Vue générale.
B - Détail de la partie basale.
C - Détail de la partie distale.

(bourgeon terminal : b.t., bourgeon latéral : b.l., feuille : f., entre-noeud : e.n., cicatrice foliaire : c.f., cicatrices laissées par les cataphylles caduques du bourgeon : c.ca., cataphylle : ca., cicatrices laissées par les stipules caduques : c.st.)

[2] Le processus de croissance du hêtre a été décrit par plusieurs auteurs (Thiébaut 1982, Roloff 1988 et 1989, Rauh 1939, Colombo-Mariani 1971, Fromard 1982, ...).

Au cours d'une saison de croissance, plusieurs vagues d'allongement peuvent se succéder. Lorsqu'une seconde vague a lieu, elle se produit après une courte phase de repos apparent (7 à 8 semaines), durant laquelle la plante forme un bourgeon écailleux au sommet de l'u.c. printanière. Lorsque le bourgeon terminal s'ouvre, il libère une portion de tige feuillée qui s'allonge rapidement **(pl. 8, fig. 1)**. Au terme de l'allongement des organes foliaires déjà présents dans le bourgeon, l'u.c. résultante est rigide et porte des feuilles dont la structure et la forme sont différentes de celles de l'u.c. printanière.

A partir de critères morphologiques validés par l'observation d'u.c. en cours d'allongement, il est possible d'identifier *a posteriori* les pousses annuelles monocycliques des pousses annuelles polycycliques. Dans le premier cas, une seule u.c. est formée au printemps **(pl. 7, fig. 1)**, délimitée à sa base par un grand nombre de cicatrices de feuilles écailleuses caduques (7 à 11) qui constituaient la partie externe du bourgeon hivernal. Dans le second cas, plusieurs u.c. sont formées **(pl. 8, fig. 2)** : la première, printanière, est semblable à celle décrite précédemment, tandis que la seconde, estivale, est identifiable à sa base par un nombre réduit de cicatrices de feuilles écailleuses (1à 4) séparées par des entre-noeuds courts **(pl. 8, fig. 3)** ; ces écailles constituaient les pièces externes d'un bourgeon fugace formé à l'extrémité de l'u.c. printanière au terme de son allongement.

En l'absence de traumatisme, le méristème terminal de la plantule édifie chaque année une ou plusieurs u.c. feuillées supplémentaires contribuant à l'accroissement en hauteur du tronc orthotrope. Celui-ci, après quelques années, est constitué d'une succession de pousses annuelles, monocycliques ou polycycliques, de plus en plus longues et feuillées à mesure que l'on progresse vers le haut de la plante **(pl. 6, fig. 3)**. Cette augmentation n'a pas la même intensité pour tous les types d'u.c. : la longueur des u.c. printanières successives augmente rapidement tandis que celle des u.c. estivales, généralement plus petites que les précédentes, présente une augmentation plus lente.

Planche 8. Structure d'une pousse annuelle polycyclique après la chute de ses feuilles.

Figure 1 - L'allongement de l'unité de croissance printanière.
Figure 2 - Structure de l'unité de croissance estivale lignifiée.
Figure 3 - Détail de la zone de séparation entre l'unité de croissance printanière et l'unité de croissance estivale.

(Bourgeon terminal : b.t., bourgeon latéral : b.l., feuille : f., entre-noeud : e.n., cicatrice foliaire : c.f., cicatrices laissées par les cataphylles caduques du bourgeon : c.ca., cicatrices laissées par les stipules caduques : c.st.)

1.1.2.2. Structure et modalités de croissance des rameaux latéraux.

La structure de la ramification. Les rameaux latéraux sont présents sur chacune des u.c. du tronc lorsque celles-ci sont suffisamment longues (plus de 3cm), sauf sur la dernière u.c. formée qui est encore trop jeune **(pl. 6, fig. 3)**.

Un examen de la ramification au sein d'une u.c. révèle que les axes latéraux peuvent être de différentes natures **(pl. 9)**. Certains rameaux sont caractérisés par la présence d'un grand nombre de fines cicatrices laissées par les cataphylles dont les stipules écailleuses constituaient leur bourgeon protecteur[3] tout autour de leur base **(pl. 7, fig. 1)**. Ces axes latéraux à développement différé par rapport à celui de l'u.c. porteuse occupent les 2/3 supérieurs de l'u.c. et constituent un étage ramifié : seuls les premiers noeuds de la base ne sont jamais ramifiés, tandis que l'avant-dernier noeud situé juste sous l'arrêt de croissance l'est toujours[4]. Selon leur rang respectif au sein d'un étage ramifié, les axes latéraux sont plus ou moins développés : les plus bas sont courts et constitués de 3 feuilles, tandis que l'axe latéral le plus haut est le plus feuillé et le plus long. La ramification est acrotone.

Au cours du développement du jeune arbre, des axes latéraux d'une autre nature peuvent être formés. Ce sont les axes latéraux à développement immédiat différenciables des axes à développement différé par leur partie basale dépourvue de cicatrices de cataphylles et constituée d'un hypopodium bien développé[5] **(pl. 9, fig. 2)**. Ils sont présents sur les u.c. médianes du tronc et constituent un étage ramifié continu localisé au niveau du tiers inférieur de l'u.c. : ceux qui occupent les positions périphériques de l'étage sont petits, tandis que ceux situés au centre sont les plus longs et les plus feuillés. La ramification est basitone.

Planche 9. Structure de la ramification sur une u.c. âgée de 2 ans du tronc.

Figure 1 - Organisation de l'unité de croissance ramifiée.
Figure 2 - Détail d'un axe latéral à développement immédiat.

(bourgeon terminal : b.t., bourgeon latéral : b.l., entre-noeud : e.n., cicatrices laissées par les cataphylles caduques du bourgeon : c.ca., cicatrices laissées par les stipules caduques : c.st., rameau latéral à développement immédiat : ri., rameau latéral à développement différé : rd.)

---

[3] Les axes latéraux à développement différé (Thiébaut *et al* 1981) se mettent en place bien après l'axe qui les porte. Au terme de l'allongement d'une u.c., un bourgeon terminal et plusieurs bourgeons latéraux se développent sur elle. Lors du débourrement suivant, le premier produit une nouvelle portion d'axe terminal, tandis que les seconds libèrent chacun un axe latéral (Caraglio et al. 1997).

[4] Le dernier noeud latéral situé juste sous le bourgeon terminal **(pl. 7)** fait exception à la règle puisqu'il n'est ramifié qu'occasionnellement.

[5] Les axes latéraux à développement immédiat (Thiébaut et Puech 1984) sont formés pendant l'élaboration du bourgeon terminal et y sont inclus pendant toute la période de repos hivernal ; l'ensemble ramifié est présent dans le bourgeon avant le débourrement (Roloff 1988). Lorsque celui-ci s'ouvre, l'u.c. terminale et les axes latéraux qu'elle porte s'allongent simultanément (Caraglio *et al.* 1997).

En fonction du rang de leur u.c. porteuse, les axes latéraux d'ordre 2 (A2) portés par le tronc (A1) ne présentent ni la même structure, ni les mêmes dimensions : les plus grands sont situés au niveau de la partie médiane de l'arbre, tandis que ceux du bas sont plus petits **(pl. 6, fig. 3)**.

Sur la première u.c. du tronc, celle directement issue de la graine, les rameaux latéraux sont constitués de 5 u.c. courtes successives non ramifiées et sont morts **(pl. 10 1)**.

Sur la deuxième u.c. du tronc, l'axe latéral le plus développé est constitué de 4 u.c. successives **(pl. 10 2)**. La première u.c. a une longueur supérieure à celle des u.c. des rameaux précédents et porte des rameaux latéraux d'ordre 3 constitués d'u.c. courtes. Ses u.c. suivantes sont courtes, similaires à celles de ses rameaux latéraux. Cet axe est sec et ceux formés sur les positions plus basses de l'u.c. ont déjà disparu après développement puis mort.

Sur la troisième u.c. du tronc, l'axe latéral le plus développé est aussi constitué de 4 u.c. successives **(pl. 10 3)**. La première u.c. a une longueur supérieure à celle des u.c. des rameaux précédents et porte des rameaux latéraux d'ordre 3 constitués d'u.c. plus longues, portant elle-même des u.c. courtes. Les u.c. suivantes de cet axe d'ordre 2 sont courtes, similaires à celles de ses rameaux latéraux.

Sur l'u.c. suivante du tronc, les rameaux sont constitués de 3 u.c. successives **(pl. 10 4)**. La première est la plus longue et porte un A3 constitué de 2 ordres de ramification dont la structure est similaire à celle des axes décrits précédemment. Les u.c. suivantes ont une taille décroissante à mesure que l'on progresse vers la périphérie de l'axe. Sur les positions plus basses de l'u.c., les rameaux latéraux sont moins développés, moins ramifiés, certains sont secs et d'autres ont déjà disparu.

Modalités de croissance des rameaux latéraux. Les premiers axes latéraux plagiotropes sont généralement formés dès la deuxième année de croissance de la plante **(pl. 6, fig. 3)**. Leur formation peut être simultanée ou différée par rapport à celle de leur axe porteur. Les premiers rameaux sont formés à l'aisselle des 2 premières feuilles issues de la graine. Par la suite, des rameaux supplémentaires sont édifiés chaque année sur les nouvelles u.c. du tronc sur lesquelles ils constituent un étage ramifié continu. Quelle que soit la structure monocyclique ou bicyclique de la pousse annuelle, les axes latéraux sont formés suivant les mêmes modalités sur chacune des u.c. mises en place, constituant un étage ramifié par u.c. lorsque celle-ci est suffisamment longue (5 noeuds feuillés et une longueur de 4 cm minimum).

Après leur formation, quelle que soit leur nature, les axes latéraux se développent suivant les mêmes modalités que celles du tronc : leur méristème terminal édifie chaque année une u.c. supplémentaire qui contribue à l'accroissement en longueur du rameau. Par la suite, ces u.c. successives, lorsqu'elles sont suffisamment développées, peuvent à leur tour se ramifier. En fonction de leur niveau d'insertion sur le tronc, les axes latéraux d'ordre 2 (A2) n'ont pas le même taux d'accroissement, ni le même degré de ramification. Leurs u.c. basales sont plus développées et ramifiées à mesure que l'on progresse vers le haut de l'axe principal. Les A2 situés sur la première u.c. du tronc sont généralement constitués d'u.c. courtes non ramifiées : ce sont les rameaux courts qui constitue une catégorie d'axe C2 ; le tronc constituant la première catégorie C1. Les A2 situés sur les u.c. supérieures présentent des u.c. plus développées pouvant porter 1 ordre de ramification représenté par des rameaux courts (C2) d'ordre 3 : ce sont les brindilles qui constituent une autre catégorie d'axe C3. Les axes latéraux suivants sont encore plus développés et peuvent porter 2 ordres de ramification, des brindilles (C3) d'ordre 3 et des rameaux courts (C2) d'ordre 4 : ce sont les ramilles (C4) et ainsi de suite, chaque catégorie d'axe étant numérotée suivant la chronologie d'apparition des structures.

Planche 10. Structure des rameaux latéraux plagiotropes en fonction de leur niveau d'insertion sur le petit arbre. Ces rameaux sont respectivement portés par l'u.c. directement issue de la graine **(1)** et la première **(2)**, la deuxième **(3)** et la troisième **(4)** u.c. du tronc édifiées par la suite. Les flèches indiquent les limites de l'u.c. basale de chacun des rameaux.

1.1.3. Le jeune hêtre.

Après quelques années de développement en clairière, le jeune hêtre est constitué d'un axe principal qui porte des rameaux plagiotropes bien développés **(pl. 11, fig. 1)**. Comme dans le cas de l'arbre décrit précédemment, le tronc est constitué d'u.c. feuillées plus longues à mesure que l'on progresse vers sa partie distale. Les premières u.c. sont longues d'une dizaine de centimètres et composées de 6 à 7 feuilles, tandis que les dernières u.c., longues de 50 cm environ, sont constituées de 12 à 13 feuilles.

Les axes latéraux formés dans les parties médianes et hautes de l'arbre sont plus développés que ceux formés dans le bas de l'arbre. Cette différence se traduit par une succession d'u.c. plus longues que celles des branches basses de l'arbre. Ces rameaux plus développés présentent aussi un degré de ramification plus important que dans le passé puisqu'ils sont constitués de 4 ordres d'axes latéraux successifs **(pl. 11, fig. 2)**. Ces rameaux représentent une nouvelle catégorie : ce sont les branches (C5) qui portent des ramilles (C4), des brindilles (C3) et des rameaux courts (C2), catégorie ultime apparaissant aussi en ordre 5.

Le long de l'axe directeur des rameaux latéraux d'ordre 2, les u.c. successives n'ont pas une longueur constante : elles sont de plus en plus courtes, moins feuillées et moins ramifiées à mesure que l'on progresse vers la périphérie de l'axe. Ce phénomène est plus ou moins visible selon la position des rameaux sur le tronc : à sa base, les A2 ne forment plus que des u.c. courtes non ramifiées **(pl. 11, fig. 3)** alors que dans la partie haute de l'arbre, la diminution de la longueur des u.c. successives des branches n'est pas encore bien perceptible **(pl. 11, fig. 1)**. Un gradient similaire se retrouve également :

- en progressant des ordres de ramification ultimes vers le tronc **(pl. 11, fig. 2)**. Les A5 sont des rameaux courts composés d'emblée d'u.c. courtes, tandis que les A2 sont des branches composées d'u.c. bien développées ; chez ces dernières, la transition vers des u.c. courtes s'effectue de manière plus progressive.
- en progressant du bas vers le haut d'une u.c. **(pl. 11, fig. 1)**. Les axes latéraux de la base de l'u.c. sont des rameaux courts, alors que les axes de rang supérieur sont des branches composées d'u.c. plus longues ; dans ce dernier cas, la transition vers des u.c. courtes s'effectue aussi plus graduellement.

Au bout d'un certain temps, les axes ne formant plus que des u.c. courtes meurent. Les premiers axes latéraux qui disparaissent sont situés dans le bas de l'arbre, sur des ordres de ramification ultimes, mais aussi à la base des u.c.. Puis la mort touche les axes d'ordre inférieur jusqu'à ce que ceux directement portés par la base du tronc, dont la croissance baisse rapidement, disparaissent à leur tour.

Planche 11. Architecture du jeune hêtre.

Figure 1 - Structure d'un jeune hêtre ; le trait en pointillé délimite la zone ou la marcescence est exprimée.
Figure 2 - Structure d'une branche médiane.
Figure 3 - Détail de la périphérie d'une branche basse.

(Arrêt de croissance hivernal : =, arrêt de croissance estival : -, mort d'apex : X, cicatrice d'axe élagué : #, axes d'ordre 1, 2, ... : A1, A2,...)

L'observation des jeunes hêtres en hiver révèle qu'en fonction de leur âge, de leur structure et du milieu dans lequel ils vivent, ils peuvent garder leurs feuilles sèches durant toute la période hivernale sur les u.c. récemment formées. Les feuilles tombent juste avant le débourrement printanier. Ce phénomène de persistance des feuilles sèches sur l'arbre, appelé marcescence, se produit généralement sur des arbres relativement jeunes et situés dans des milieux relativement ouverts. Il est en effet rare de voir de jeunes individus bien marcescents sous une futaie fermée ; quand la marcescence est exprimée, le phénomène est très atténué. C'est a dire que toutes les feuilles des u.c. ne persistent pas. Seules quelques unes se maintiennent.

1.1.4. Localisation de la marcescence dans les jeunes hêtres.

Durant les premières années de vie du jeune hêtre au sein d'une régénération naturelle en clairière bien ouverte **(pl. 12, fig 1 A)**, les feuilles sèches persistent sur l'ensemble des u.c. d'un an de son houppier, toutes catégories d'axes confondues. Les u.c. les plus courtes gardent la totalité de leurs feuilles **(pl. 12, fig. 2)**, tandis que les u.c. les plus longues situées dans les parties les plus hautes du petit arbre ne conservent généralement que leurs feuilles basales.

Au cours du stade de développement suivant **(pl. 12, fig. 1 B)**, la marcescence n'affecte plus la totalité de l'arbre. Elle s'exprime uniquement au niveau des parties les plus basses et centrales du houppier où les axes ont toujours eu des accroissements annuels réduits depuis le jeune âge. En revanche, au niveau des parties les plus hautes et périphériques du houppier qui présentent des u.c. successives de plus en plus longues et ramifiées d'une année sur l'autre, les feuilles tombent rapidement en automne.

Lorsque l'arbre est plus âgé et plus grand **(pl. 12, fig. 1 C)**, la marcescence reste cantonnée dans les mêmes zones, sur des axes ayant toujours eu un taux d'accroissement annuel peu important.

Planche 12. Localisation de la marcescence.

Figure 1 - Localisation de la marcescence sur des arbres parvenus à divers stades de développement **(A, B et C)**.
Figure 2 - Une u.c. courte marcescente.

(Zones marcescentes : trait en pointillés, arrêt de croissance hivernal : -, bourgeon terminal : b.t., feuille sèche persistante : f.p., cicatrice foliaire : c.f., cicatrices laissées par les cataphylles caduques du bourgeon : c.ca., stipule persistante : st.p.)

1.1.5. Le jeune arbre fourchu.

L'arbre âgé d'une trentaine d'années **(pl. 13, fig. 1)** est constitué d'un tronc puissant qui porte un houppier conique bien développé. Le tronc est constitué d'u.c. ramifiées de longueur relativement constante. Selon la physionomie des branches qu'elles portent, 4 zones peuvent y être reconnues **(pl. 13, fig. 1)** :

- une partie basse (zone 1) dépourvue de branches ; ces dernières ont séché et sont tombées, laissant de grosses cicatrices sur le tronc.

- une seconde partie (zone 2) avec des branches horizontales ; ces branches ont une insertion oblique sur le tronc, mais leur direction de croissance suit le plan horizontal. Leur symétrie est bilatérale en raison de leur phyllotaxie alterne-distique qui détermine la répartition de leur ramification. Ces branches sont constituées de 4 catégories d'axe et portent de nombreuses fourches à différents niveaux qui sont le résultat de la formation de réitérations partielles. Leur axe principal est constitué d'u.c. successives de plus en plus courtes à mesure que l'on progresse vers leur périphérie où les u.c. les plus récentes sont courtes et sont peu ou pas ramifiées.

- une troisième partie (zone 3) avec des branches obliques. Comme les précédentes, ces branches sont constituées d'environ 4 catégories d'axes et portent de nombreuses fourches. Leur axe principal respectif est constitué d'u.c. successives de plus en plus courtes à mesure que l'on progresse vers leur périphérie. Cependant, elles présentent à leur périphérie des u.c. de taille moyenne portant un ou 2 ordres de ramification. L'ensemble présente une symétrie nettement bilatérale.

- une partie haute (zone 4) au niveau de laquelle le tronc porte une fourche. Celle-ci est composée de 2 axes équivalents, mais leurs origines sont différentes **(pl. 13, fig. 2)**. L'un d'eux est la continuité du tronc, tandis que l'autre est issu du fonctionnement d'un méristème latéral sous-jacent à l'arrêt de croissance **(pl. 13, fig. 3)**. Comme le tronc, cet axe latéral conserve une direction de croissance verticale au cours de son développement. Par ailleurs, l'axe principal de cette structure latérale est constitué d'une succession d'u.c. de longueur relativement constante et l'ensemble présente une symétrie intermédiaire entre la symétrie radiale et la symétrie bilatérale en raison d'une torsion secondaire des entre-noeuds. Comme le tronc, cette structure porte 4 ordres de ramification bien plagiotropes qui soulignent la différence entre elle et les rameaux latéraux portés par les parties sous-jacentes du tronc. Cet axe latéral dont le développement est similaire à celui du tronc est un complexe réitéré total immédiat. Les composants de la fourche formée sont les charpentières (C6) qui soutiendront la future couronne de l'arbre.

A ce stade de développement en situation de futaie claire, la marcescence ne s'exprime plus car les branches les plus basses qui en étaient le siège, ont séché et ont disparu par élagage naturel.

Planche 13. Structure d'un hêtre fourchu.

Figure 1 - Vue générale de l'arbre. Les arrêts de croissance hivernaux (=) ont été représentés sur le tronc et sur quelques unes des branches de l'arbre.
Figure 2 - Détail de la partie haute de l'arbre.
Figure 3 - Détail de la base d'une fourche.

(Cicatrice d'axe élagué : #, axes d'ordre 1 et 2 : A1 et A2, entre-noeud : e.n., cicatrice foliaire : c.f., cicatrices laissées par les cataphylles caduques du bourgeon : c.ca., cicatrices laissées par les stipules caduques : c.st.)

1.1.6. Le développement de la couronne chez le hêtre adulte.

Lorsqu'une fourche est formée, les différents éléments qui la constituent se développent suivant les mêmes modalités que celles du tronc. A mesure qu'ils croissent en hauteur, ils forment des axes latéraux qui reproduisent progressivement leurs propres caractéristiques de croissance et forment à leur tour de nouvelles fourches.

Parvenu à ce stade de développement, l'arbre, haut d'une vingtaine de mètres, est constitué d'un axe principal que l'on peut suivre jusqu'à la cime de l'arbre. Cet axe directeur porte de grandes branches maîtresses verticales abondamment ramifiées qui renforcent le houppier de l'arbre. A mesure que l'on progresse vers la cime de chacune d'elles, leurs branches sont de plus en plus redressées. Les plus basses sont obliques et constituées d'u.c. périphériques peu développées et ramifiées, tandis que les plus hautes sont verticales et dupliquent le développement de l'axe principal de la charpentière qui les porte.

Cette première phase d'expansion de la couronne **(pl. 14)** est accompagnée d'une disparition progressive du fonctionnement polycyclique, d'une diminution sensible du taux d'accroissement annuel des axes principaux verticaux du houppier et d'un appauvrissement de leur ramification séquentielle. Au niveau de la périphérie haute de l'arbre, les u.c. monocycliques sont plus petites que celles formées précédemment, au cours de la formation des branches maîtresses. Elles portent aussi des rameaux moins développés représentés par des ramilles (C4), des brindilles (C3) et des rameaux courts (C2). La première phase d'expansion de la couronne est aussi accompagnée de la manifestation de la sexualité qui, par la suite, se produit tout au long de la vie de l'arbre.

A mesure que l'arbre grandit, les structures ramifiées vieillissantes du bas et du centre de la couronne meurent et disparaissent, induisant une remontée progressive de la base du houppier et un appauvrissement de la ramification des branches principales qui se dégarnissent depuis leur base. La disparition de la ramification d'origine ou "ramification séquentielle"[6] est suivie, quelques années plus tard, de la formation d'une ramification tardive représentée par de petits complexes réitérés différés (ou rameaux "épicormiques" ou "gourmands") **(pl. 14)**. Ces rameaux tardifs sont généralement présents sur les structures ramifiées les plus anciennes, mais aussi les plus dominées de la couronne de l'arbre. Ces structures sont généralement constituées d'un axe principal très grêle et dégarni dont la longueur est disproportionnée par rapport au houppier réduit qu'elles portent. Les rameaux tardifs apparaissent sur les parties basales élaguées et remplacent les structures disparues en reproduisant plus ou moins partiellement la structure des branches disparues.

Planche 14. Architecture d'un arbre adulte. Les arrêts de croissance hivernaux (=) ont été représentés sur le tronc et sur quelques unes de ses charpentières.

(Cicatrice d'axe élagué et traumatisme : #, rameaux tardifs : figuré nuage)

[6] "La ramification séquentielle est l'apparition successive et ordonnée d'axes latéraux matérialisant, à partir d'une graine normale, dans le biotope normal, la séquence de différenciation initiale, à mesure qu'elle se déroule" (Oldeman, 1974).

1.1.6.1. Manifestation de la ramification tardive.

- Localisation des rameaux tardifs sur une unité de croissance.

La formation des rameaux tardifs est différée de plusieurs années par rapport à celle de leur porteur. Ils sont généralement issus de bourgeons qui ne se sont pas ouverts au printemps et sont restés au repos au moment de la formation de l'étage ramifié séquentiel de l'u.c. d'un an. Ces bourgeons sont situés à la base de l'u.c., portés par des noeuds séparés par des entre-noeuds réduits. Par conséquent, les rameaux tardifs sont toujours localisés au niveau des arrêts de croissance **(pl. 15)**. Ils sont aussi reconnaissables par le bourrelet qu'ils forment à leur base au cours de leur croissance **(pl. 15, fig. 2 A)** et qui révèle leur insertion superficielle sur l'axe qui les porte[7] ; à titre de comparaison, un axe latéral séquentiel situé dans le haut d'une u.c. est dépourvu de ce type de bourrelet **(pl. 15, fig. 2 B)**, l'accroissement en épaisseur des 2 axes en présence se faisant de manière harmonieuse.

Ces rameaux tardifs sont formés sur un axe principal lorsque celui-ci a perdu la totalité de sa ramification d'origine ou ramification séquentielle. A la suite de la mort et de l'élagage naturel de ces rameaux, il ne subsiste sur l'axe porteur que leur partie basale qui induit la formation d'un bourrelet cicatriciel, sur lequel les rameaux tardifs sont formés. Ces rameaux, qui viennent en remplacement des précédents, sont des complexes réitérés différés partiels.

Planche 15. Localisation des rameaux tardifs sur une unité de croissance.

Figure 1 - Détail des structures.
Figure 2 - Détail de la base d'un rameau tardif **(A)** et d'un rameau séquentiel **(B)**.

(Cicatrice d'axe élagué : #, axes d'ordre 1 et 2 : A1 et A2, entre-noeud : e.n., cicatrice foliaire : c.f., cicatrices laissées par les cataphylles caduques du bourgeon : c.ca., cicatrices laissées par les stipules caduques : c.st., bourgeon terminal : b.t., arrêt de croissance hivernal : =, bourrelet basal : b.ci.)

[7] Chez le hêtre, les rameaux tardifs observés sont issus de bourgeons latents qui se sont maintenus à la périphérie de l'axe juste sous l'écorce.

- Localisation des rameaux tardifs sur une branche.

Les rameaux tardifs sont généralement présents sur les branches les plus basses de la jeune couronne d'un arbre. Ces branches sont généralement constituées d'un axe principal long et grêle **(pl. 16, fig. 1)**. Elles sont composées d'u.c. de plus en plus petites à mesure que l'on progresse de leur base vers leur périphérie qui n'est plus constituée que d'u.c. courtes non ramifiées. L'axe principal de ces branches est dépourvu de la majorité de ses axes latéraux d'origine ; ceux-ci se sont séchés et ont chuté à l'exception des rameaux latéraux les plus périphériques, dont l'ensemble forme le houppier de taille réduite de la branche.

A la place de la ramification d'origine, des rameaux tardifs (complexes réitérés différés partiels) sont présents sur les 2/3 basaux de la branche. Leur apparition est échelonnée sur plusieurs années **(pl. 16, fig. 2)**. Les premiers apparaissent à la base et au centre de la partie élaguée de l'axe principal (flèche), puis les suivants apparaissent de part et d'autre de cette zone. Après quelques années, la moitié basale de la branche porte des rameaux d'âges et de dimensions très différents, des plus anciens aux plus récents, tandis que sur la partie plus distale, les rameaux tardifs sont les plus jeunes et d'âge voisin. La figure 3 présente un schéma de l'organisation globale des structures en présence **(pl. 16, fig. 3)**.

A ce stade de développement de l'arbre, les rameaux tardifs présents sur la branche sont peu développés, composés de 2 catégories d'axe : des brindilles portant des rameaux courts **(pl. 16, fig. 1)**. Leur base est généralement constituée d'u.c. courtes, tandis que les u.c. suivantes sont plus longues et plus ramifiées.

Planche 16. Répartition et âge des rameaux tardifs sur une branche basse de la couronne.

Figure 1 - Vue générale d'une branche basse envahie par des rameaux tardifs.
Figure 2 - Age des rameaux tardifs en fonction du rang de leur u.c. porteuse sur la branche.
Figure 3 - Schéma d'organisation de la structure au temps T1 et au temps T2.

(Rameau tardif : figuré nuage, arrêt de croissance hivernal : -)

1.1.6.2. Manifestation de la sexualité.

- Localisation des inflorescences mâles et femelles sur l'u.c..

Chez le hêtre, essence monoïque, la sexualité se manifeste après la formation de la fourche, au début du développement de la couronne et se traduit par l'allongement au printemps d'u.c. portant des inflorescences mâles et femelles[8]. Les inflorescences mâles sont situées à l'aisselle des dernières écailles du bourgeon et à l'aisselle des premières feuilles de l'u.c., tandis que les inflorescences femelles occupent les aisselles des feuilles de rang supérieur **(pl. 17)**.

Les u.c. florifères formées ne portent pas toujours les 2 types d'inflorescences. Certaines portent des inflorescences mâles et femelles, tandis que d'autres peuvent porter l'un ou l'autre des 2 types. Cette répartition est en rapport avec le nombre de feuilles et la longueur de l'u.c.. A mesure que l'on progresse vers des u.c. ayant un nombre de noeuds feuillés croissant, l'aire de répartition des différentes inflorescences évolue **(pl. 17, fig. 1)**. L'aire des inflorescences mâles est plus importante d'un type d'u.c. à l'autre puisqu'elle peut couvrir une aire allant de 3 à 5 feuilles. L'évolution de cette aire, limitée par la base de l'u.c., s'étend vers le haut de celle-ci, tandis que les fréquences de présence sont relativement constantes, sauf pour les u.c. de 9 feuilles, pour lesquelles elles sont plus faibles. L'aire des inflorescences femelles est aussi plus importante d'un type d'u.c. à l'autre puisqu'elle passe d'une aire qui couvre 1 noeud feuillé à une aire de 4 noeuds feuillés. A mesure que cette aire de répartition grandit, elle se déplace vers le haut de l'u.c., tandis que les fréquences de présence diminuent d'un type d'u.c. à l'autre.

Sur des u.c. ayant un même nombre de noeuds feuillés, à mesure que l'on progresse vers des classes de longueurs croissantes, l'aire de répartition et les fréquences de présence des différentes inflorescences évoluent également **(pl. 17, fig. 2)**. L'aire de répartition et les fréquences de formation des inflorescences mâles évoluent. Sur les u.c. les plus petites, l'aire de répartition des inflorescences males couvre les 4 premières feuilles, tandis que sur les u.c. plus longues, elle ne couvre que les 2 premiers noeuds ; les fréquences de formation des inflorescences sont aussi moindres. En ce qui concerne les inflorescences femelles, quel que soit le type d'u.c., l'aire de répartition semble être la même. Cependant, les fréquences subissent une forte diminution en allant des u.c. les plus petites vers les u.c. les plus longues.

La **figure 3** de la **Planche 17** est une synthèse graphique de cette évolution. A mesure que l'on progresse vers des u.c. plus longues et plus feuillées, elles sont d'abord stériles, puis monosexuées, portant alors des inflorescences mâles. Les suivantes sont bisexuées, puis elles sont de nouveau monosexuées, puis stériles.

Planche 17. Structure des unités de croissance florifères.

Figure 1 - Evolution de la fréquence de formation des inflorescences en fonction du nombre de feuilles d'une u.c.
Figure 2 - Evolution de la fréquence de formation des inflorescences en fonction de la longueur d'u.c. constituées de 7 feuilles.
Figure 3 - Synthèse. Le figuré « coupelle » symbolise les inflorescences femelles tandis que le figuré « boule » symbolise les inflorescences mâles. Le figuré plein noir représente les feuilles.

[8] Dès les mois d'Août et de Septembre, les bourgeons de hêtre qui hiverneront sont complètement organisés et renferment des feuilles, des bourgeons latéraux et parfois des inflorescences mâles et femelles (Colombo-Mariani 1971, Roloff 1988).

- Localisation des inflorescences femelles sur une branche.

Les observations sur la répartition de la floraison dans l'arbre et sur ses branches ont été principalement effectuées en hiver lorsque seules les cupules[9] subsistent. Lorsqu'elles chutent, elles laissent des cicatrices bien visibles qui attestent de leur existence passée. En revanche, la floraison mâle est si éphémère et laisse si peu de trace que sa répartition sur les branches ou dans l'arbre entier n'a pu être décrite.

Sur une branche basse du tronc **(pl. 18, fig. 1)**, la sexualité femelle ne se produit pas tous les ans. Par ailleurs, les inflorescences femelles formées au cours des différentes années florifères ont des répartitions différentes. Les premières inflorescences femelles formées sont situées sur des axes latéraux d'ordre ultime (A4) constitués de petites u.c. plus ou moins ramifiées **(pl. 18, fig. 1 A, gris foncé)**. Par la suite, lorsque la sexualité femelle s'exprime au cours des années florifères successives, elle affecte les A3 et enfin l'axe principal de la branche d'ordre 2 **(pl. 18, fig. 1 B, gris clair)** lorsque celui-ci présente un taux d'accroissement annuel plus faible que par le passé.

Sur les branches verticales du haut de l'arbre **(pl. 18, fig. 2)**, les premières inflorescences femelles formées sont situées sur les u.c. courtes plus ou moins ramifiées d'axes latéraux d'ordre ultime (A3) **(pl. 18, fig. 2 B, gris foncé)**. Par la suite, les inflorescences femelles sont aussi formées sur les A2 lorsque ceux-ci présentent un taux d'accroissement annuel plus faible que par le passé. Mais elles n'affectent jamais l'axe principal de la structure ramifiée **(pl. 18, fig. 2 B, gris clair)** qui présente des u.c. successives longues.

Planche 18. Répartition de la sexualité femelle sur les branches d'un hêtre.

Figure 1 - Détail d'une branche basse horizontale **(A)** et schéma d'organisation de la sexualité femelle **(B)**.
Figure 2 - Détail d'une branche haute verticale **(A)** et schéma d'organisation de la sexualité femelle **(B)**.

En A, les différents figurés illustrent les inflorescences femelles produites durant les différentes années florifères ; en B, les différents grisés symbolisent les différentes années florifères. (arrêt de croissance hivernal : -, cicatrice d'axe élagué : #, axes d'ordre 1 et 2 : A1 et A2)

[9] Les cupules sont des organes floraux accessoires contenant les fruits et pouvant être d'origine caulinaire, foliaire et mixte. Chez le hêtre, la cupule est couverte d'épines et composée de 4 valves. Elle est accompagnée de 4 préfeuilles typiques indiquant clairement sa nature caulinaire ; les petites épines sont des feuilles transformées (dans Chadefaud et Emberger tome II, fascicule 1).

- Synthèse de la répartition des premières inflorescences femelles sur l'arbre.

Durant les premières années de manifestation de la sexualité femelle, les inflorescences femelles ne sont pas omniprésentes au sein de la couronne de l'arbre. En fonction du niveau d'insertion des branches et de leur structure, la localisation des sites florifères évolue continuement.

Dans la partie la plus haute de l'arbre, les axes verticaux présentent un taux d'accroissement annuel relativement important et portent des inflorescences femelles au niveau des leurs rameaux d'ordre 2 et 3 **(pl. 18, fig. 2) (pl. 19)**. Les branches de rang inférieur, dont la direction de croisssance est proche de l'horizontale, sont constituées d'u.c. périphériques plus petites que celles des branches décrites précédemment. Elles sont aussi plus fructifères et portent des cupules sur leurs A3 et leurs A2. La fructification affecte également leur axe principal **(pl. 19)**. Au-delà, les branches présentent un taux d'accroissement annuel faible. Les inflorescences femelles sont plus rares et sont regroupées en périphérie.

Enfin, Les branches les plus basses, constituées d'u.c. périphériques très courtes, sont stériles **(pl. 19)**.

Planche 19. Localisation des inflorescences femelles sur un arbre mature.

Figure 1 - Structure d'un arbre récemment mature.

Figure 2 - Synthèse de la localisation des inflorescences femelles. Cette figure est une représentation schématique de l'arbre de la figure 1. Ce schéma est accompagné de figurés noirs qui symbolisent les zones de fructification et montrent. Sur ce schéma, nous n'avons représenté que l'axe principal de l'arbre et les axes qu'il porte.

1.1.7. Le vieux hêtre.

Aux alentours de la centaine d'années, les arbres ont quasiment atteint leur hauteur maximale. Ils sont constitués d'un tronc puissant et haut qui soutient un large houppier hémisphérique composé d'une infinité d'axes principaux ou complexes réitérés immédiats **(pl. 20, fig. 1)**. Des complexes réitérés différés occupent la base et le centre de la couronne de l'arbre représenté. Ces complexes réitérés différés sont présents sur de grands complexes réitérés immédiats verticaux prenant part à la constitution de la couronne comme cela est le cas de celui inséré bas sur le tronc **(pl. 20, fig. 1, flèches)**. Ce complexe réitéré qui n'a pas été entièrement représenté par souci de clarté du dessin, parvient pratiquement jusqu'à la cime de l'arbre. Malgré sa hauteur importante, il présente un axe principal beaucoup plus grêle que le tronc qui le porte et porte un houppier réduit. D'autres complexes réitérés immédiats, plus hauts dans le centre de la couronne, portent aussi des complexes réitérés différés. Ce sont généralement des structures situées dans des zones encombrées et qui ont du mal à garder un contact avec la périphérie de la couronne. Elles sont aussi constituées d'un axe vertical grêle qui porte un houppier réduit. En revanche, les complexes réitérés immédiats du centre de la couronne, constitués d'un axe vertical épais et soutenant un houppier important, sont dépourvus de complexes réitérés différés partiels.

L'observation détaillée des axes principaux à la périphérie de la couronne **(pl. 20, fig. 2)** montre que ceux-ci sont constitués de petites u.c. qui alternent avec des u.c. plus longues et de structures différentes **(pl. 20, fig. 2)**. Les u.c. les plus courtes sont dépourvues de rameaux latéraux végétatifs et ont généralement porté des infrutescences, tandis que les u.c. plus longues portent des rameaux végétatifs, ou en portaient, et ont rarement manifesté une sexualité femelle **(pl. 20, fig. 2)**.

A ce stade de développement du hêtre, lorsque les u.c. sont ramifiées, elles portent 2 sortes de rameaux :

- des rameaux courts exclusivement constitués d'u.c. courtes non ramifiées stériles qui alternent avec des u.c. courtes fructifères.
- des rameaux plus développés, constitués d'u.c. de structures variables. Leur base est constituée d'u.c. courtes non ramifiées, tandis que leur partie supérieure est constituée d'une alternance d'u.c. courtes non ramifiées et d'u.c. longues ramifiées portant à leur tour des rameaux courts. Certains d'entre eux présentent une structure similaire à celle de l'axe qui les porte. Ces structures latérales ramifiées dupliquent le développement d'un axe principal : ce sont des complexes réitérés (c.r.), tandis que les rameaux courts semblent être la ramification séquentielle (r.s.) des axes principaux en croissance.

La répartition des complexes réitérés ne semble pas totalement aléatoire. Les complexes réitérés les plus développés ont tendance à être portés par des u.c. longues précédant des u.c. courtes fructifères non ramifiées, tandis que ceux portés par des u.c. précédant des u.c. longues sont plus réduits ; les axes latéraux sont même parfois réduits à des rameaux courts et tous les intermédiaires existent entre ces 2 extrêmes.

Planche 20. Structure d'un vieux hêtre.

Figure 1 - Vue générale de l'arbre.
Figure 2 - Détail d'un ensemble ramifiée en périphérie de la couronne.
A - Vue détaillée.
B - Schéma d'organisation. Cette figure individualise les différents complexes réitérés de la structure représentée. Chaque complexe réitéré est délimité par un figuré en pointillé.

(cicatrice d'axe élagué : #, cupule : cup., rameau tardif : r.t. ou contour en trait plein épais, complexe réitéré : c.r., rameau séquentiel : r.s.)

Cette alternance est bien visible lorsque l'on compare les accroissements simultanés des axes principaux et des axes latéraux qu'ils portent chez un grand nombre d'arbres **(pl. 21, fig. 3 A)** : les axes latéraux ayant le développement le plus proche de l'axe qui les porte sont généralement situés sur des u.c. longues précédant des u.c. courtes.

Ainsi, lorsque la première u.c. d'un axe latéral d'ordre 2 est formée au cours d'une décroissance de la longueur des u.c. de l'axe principal, cet axe latéral présente fréquemment au cours de son développement ultérieur des caractéristiques proches de l'axe qui le porte. C'est notamment le cas des axes latéraux âgés de 12 ans **(pl. 21, fig. 3 B)**, portés par l'u.c. 1982 de l'A1 et formé en 1983. La même situation est observée pour les axes âgés de 8 ans, 5ans et 2 ans respectivement portés par les u.c. 86, 89 et 92 de l'A1**.**

En revanche, lorsqu'un axe latéral est formé au début d'une période d'augmentation du taux d'accroissement annuel de l'axe principal, comme cela est le cas des axes latéraux âgés de 10 ans **(pl. 21, fig. 3 B)**, portés par l'u.c. 1984 de l'A1 et formés en 1985, les axes latéraux acquièrent plus rarement un développement similaire à celui de l'A1.

Planche 21. Le phénomène d'alternance chez le hêtre adulte.

Figure 1 - Evolution de la longueur des unités de croissance successives constituant les axes principaux des vieux hêtres.

Figure 2 - Evolution des fréquences de fructification et de ramification des unités de croissance successives.

Figure 3 - Comparaison entre l'évolution de la longueur des u.c. successives des axes principaux et l'évolution de la similitude de développement entre un axe directeur et ses rameaux latéraux chez de vieux hêtres.

A. Schéma de la méthode de description. Chez le vieux hêtre, un axe principal (A1) et ses productions latérales (A2) ont une croissance rythmique et simultanée. Ainsi, lorsqu'une u.c. se forme au niveau de la partie apicale de l'A1, une u.c. est formée au même moment au niveau de la partie apicale des A2 qu'il porte et, à tout moment du développement du hêtre, les accroissements successifs d'un A2 peuvent être comparés à ceux de l'A1 qui le porte. Un seul A2, le plus développé, est choisi sur chacune des u.c. de l'A1. Les critères de comparaison choisis sont la longueur des u.c. comparées ainsi que le nombre d'ordre de ramification qu'elles portent (les diamètres n'ont pu être pris en compte en raison de la croissance secondaire des axes). Une u.c. d'un A2 est considérée comme similaire à l'u.c. de l'A1 qui lui correspond, lorsque sa longueur est au moins égale aux 3/4 de la longueur de l'u.c. de l'A1 et lorsqu'elle porte le même nombre d'ordre de ramification qu'elle ; lorsqu'une des 2 conditions n'est pas remplie, les u.c. comparées sont considérées comme différentes. Cette comparaison est réalisée sur une trentaine d'arbres. On obtient alors des fréquences de similitude de développement entre l'A1 et les différents A2 qu'il porte. Les arbres choisis appartiennent à la strate dominante d'un même peuplement forestier.

B. Evolution des fréquences de similitude de développement entre un A1 et les différents A2 qu'il porte. Les résultats présentés illustrent la comparaison des u.c. successives de rameaux âgés de 8, 9, 10, 11 et 12 ans avec les u.c. correspondantes de l'A1. Ces A2 sont respectivement portés par les u.c. de l'A1 formées en 1986, 85, 84, 83 et 82. Le schéma à droite des graphes présente l'organisation des axes les uns par rapport aux autres. Sur ce schéma, l'axe principal A1 présente aussi l'évolution de la longueur des u.c. successives qui le constituent.

L'éventualité d'une influence des différents facteurs du milieu sur la mise à fleur du hêtre est envisageable. Des expérimentations réalisées sur de jeunes greffes d'un clone de hêtre soutiennent l'hypothèse d'une influence du facteur hydrique et de la température sur l'induction florale : une sécheresse de juin à août accompagnée de fortes températures provoque une floraison abondante (Holmsgaard et Olsen 1961, 1966). Nous n'avons cependant pas pu établir un tel lien entre ces facteurs et la manifestation de la floraison chez de vieux hêtres adultes **(pl. 22, fig. 1 A et B)**. Ces constatations suggèrent que les vieux individus n'expriment pas la même sensibilité vis-à-vis du milieu.

Le développement des axes principaux d'un vieux hêtre peut être résumé de la manière suivante **(pl. 22, fig. 2)**.

* Au mois d'avril de l'**année n**, le bourgeon terminal formé durant l'année n-1 sur l'apex d'une u.c. longue s'ouvre et libère une u.c. longue supplémentaire sur laquelle un bourgeon terminal et des bourgeons latéraux commencent à grossir. A l'intérieur de ceux-ci se forme une petite tige avec ses feuillés, mais aussi des inflorescences mâles et femelles à l'aisselle des premières ébauches foliaires formées. Dès les mois d'août et de septembre, les bourgeons sont complètement organisés et renferment des feuilles, des bourgeons latéraux et des inflorescences mâles et femelles.

* Au mois d'avril de l'**année n+1**, les bourgeons s'ouvrent et libèrent chacun une u.c. courte florifère dont les inflorescences ne tardent pas à s'ouvrir. Au cours des semaines suivantes, les fruits se nouent, grossissent et mûrissent jusqu'au mois de septembre. En même temps que la croissance des fruits, les méristèmes terminaux en activité constituent les futures u.c. à l'abri dans les bourgeons terminaux ; les méristèmes latéraux ne participent pas à la croissance parce qu'ils se sont transformés en structures inflorescentielles l'année précédente. Autrement, ils restent dormants. De cette manière, les u.c. florifères ne sont pas appelées à se ramifier plus tard et ceci touche l'ensemble de l'arbre.

* Au mois d'avril de l'**année n+2**, les bourgeons terminaux s'ouvrent et libèrent chacun une u.c. plus ou moins longue sur laquelle un bourgeon terminal et des bourgeons latéraux commencent à grossir de la même manière que précédemment.

* Au mois d'avril de l'**année n+3**, les bourgeons s'ouvrent et libèrent chacun une u.c. stérile : l'u.c. terminale est longue tandis que les u.c. latérales sont courtes et stériles. Sur les u.c. longues, un bourgeon terminal et des bourgeons latéraux commencent à grossir. Ces bourgeons donneront des u.c. courtes florifères l'**année suivante n+4**.

Planche 22.

Figure 1 - Evolutions annuelles des précipitations **(A)** et des températures **(B)** trimestrielles et mensuelles dans la région de Ligny-en-Barrois (Meuse).

Figure 2 - Synthèse du développement des axes principaux constituant la couronne de vieux hêtres.

Les branches de la base de la couronne ont une organisation différente de celles des axes principaux **(pl. 23, fig. 1)**. Elles sont composées d'un axe directeur qui porte un houppier constitué de nombreuses fourches. L'observation de l'axe directeur de la branche révèle l'existence de nombreux décrochements qui rompent sa continuité. Une description détaillée de la périphérie de la branche **(pl. 23, fig. 2)** montre le même phénomène. La structure directrice de la branche est composée d'une succession linéaire d'axes qui s'empilent les uns sur les autres (sympode linéaire) **(pl. 23, fig. 3)**. Chacun a une partie proximale qui participe à la construction d'une structure directrice linéaire, tandis que leur partie distale a disparu (traumatisme) ou est un des composants de la fourche formée avec un relais latéral apparu au niveau de la bifurcation. Ce relais issu du fonctionnement d'un méristème latéral assure la continuité du développement de la branche ou sa duplication. Comme dans le haut de l'arbre, les premières u.c. des rameaux et des relais latéraux successifs sont courtes et non ramifiées. En revanche, leur partie située au-delà est constituée par l'alternance de séries d'u.c. courtes plus ou moins fructifères et d'u.c. plus longues, ramifiées et stériles **(pl. 23, fig. 2)**.

A mesure que la couronne s'agrandit, les branches s'accroissent en longueur et ploient sous leur propre poids. Sur les zones de courbures, de petits rameaux épitones séquentiels peu développés au moment de l'événement et situés sur la face supérieure de la branche assurent alors la continuité du développement de la branche ; leur méristème terminal qui édifiait des u.c courtes, forme par la suite des u.c. plus longues et plus ramifiées. Tandis que ces rameaux prennent de l'ampleur, la partie périphérique ployée de la branche se maintient et l'ensemble forme une fourche, ou bien décline et finit par mourir. Cet événement se reproduit régulièrement.

La branche basse peut être divisée en 2 zones distinctes **(pl. 23, fig. 4)** :

- une zone distale constituée de nombreuses fourches sur lesquelles sont présents des rameaux latéraux ayant une insertion oblique sur leur porteur, les rameaux séquentiels prenant part au développement séquentiel de la branche,
- une zone basale portant des axes latéraux de dimensions diverses insérés perpendiculairement à la structure qui les porte. Ces axes présentent un bourrelet au niveau de leur insertion et sont donc considérés comme des rameaux tardifs ou complexes réitérés différés partiels.

Les premiers complexes réitérés différés sont formés au niveau du premier tiers de la branche, tandis que les suivants sont formés de part et d'autre de cette zone. Indépendamment de leur âge, les plus grands complexes réitérés différés sont plutôt formés à la base des branches, tandis qu'en périphérie, ils sont réduits. A ce stade de développement, les grands complexes réitérés différés ont un degré de développement plus important que celui des complexes édifiés au cours des stades de développement précédents. Les plus grands sont constitués de 4 catégories d'axes **(pl. 23, fig 5 A)**. Ils ont une structure hiérarchisée "axe principal-axes latéraux" et présentent un accroissement annuel moyen et régulier ; lorsqu'ils fructifient, les fruits apparaissent sur leurs A3 et A4 situés au niveau de leur partie basale. Les plus petits complexes réitérés **(pl. 23, fig 5 B)** sont constitués de 2 à 3 catégories d'axes. Ils forment souvent des fourches et présentent généralement un taux d'accroissement annuel faible. Dans leur cas, la fructification affecte d'emblée l'axe principal.

Planche 23. Structure d'une branche basse de la couronne d'un vieux hêtre.

Figure 1 - Vue générale.

Figure 2 - Détail de la partie périphérique de la branche. Chaque petit tiré désigne un arrêt de croissance hivernal. Les abréviations r1, r2, etc. désignent les relais successifs.

Figure 3 - Schéma de la structure de son axe directeur.

Figure 4 - Schéma d'organisation de la branche avec ses complexes réitérés différés. Les complexes réitérés différés sont désignés par des contours en trait plein épais.

Figure 5 - Structures d'un grand **(A)** et d'un petit **(B)** complexes réitérés différés.

(Cicatrice d'axe élagué : #)

1.1.8. La mort de la couronne d'un arbre dépérissant[10].

La couronne de l'arbre est plus clairsemée que par le passé à la suite du dessèchement et de la disparition de grandes charpentières **(pl. 24, fig. 1)**. A la périphérie de certaines charpentières encore présentes, les axes principaux sont secs **(pl. 24, fig. 2)**. Ils sont constitués à leur base par des pousses annuelles de longueur moyenne portant des rameaux courts, tandis qu'en périphérie leurs pousses sont très courtes, grêles et non ramifiées. Ces dernières, réduites à l'extrême ne sont pas florifères, alors que les précédentes ont porté des inflorescences femelles.

Des rameaux tardifs sont présents le long des charpentières et du tronc. Ils ont tous pratiquement le même âge soit une trentaine d'année et sont apparus lorsque l'arbre formait encore des u.c. relativement longues et ramifiées en périphérie de sa couronne. Ce caractère indique que la mort de la couronne traduit un dépérissement et non un cas de sénescence[11].

Ils apparaissent sur des sites privilégiés, chaque site pouvant porter plusieurs axes de tailles différentes.

- A la base de l'arbre, les rameaux tardifs ont une grande taille (3 à 5 mètres) et ont une direction de croissance horizontale à oblique. Ils sont semblables aux branches d'un jeune arbre et sont constitués de nombreux axes équivalents qui portent 3 catégories d'axes, des ramilles, des brindilles et des rameaux courts. La floraison, dont la manifestation est récente (depuis 6 ans), est assez abondante et affecte la périphérie des branches. Elle s'exprime d'abord sur les axes latéraux d'ordre ultime (A4), puis elle affecte aussi les axes principaux.
- Dans la partie supérieure de l'arbre, les rameaux tardifs, dont l'âge est environ le même que ceux du bas de l'arbre, sont plus petits (50 cm environ) et constituent de petits arbuscules **(pl. 24, fig. 3)**. Ils présentent une direction de croissance oblique puis verticale et sont constitués de nombreux axes équivalents qui portent 1 catégorie d'axe, des rameaux courts. La floraison apparue depuis plusieurs années (14 ans environ) affecte les axes principaux et latéraux.
- Entre ces deux limites, les complexes réitérés tardifs ont des structures intermédiaires.

Planche 24. Structure d'un vieux hêtre dépérissant.

Figure 1 - Vue générale.
Figure 2 - Détail d'un axe principal sec en périphérie de la couronne.
Figure 3 - Détail d'un ensemble ramifié tardif du centre de la couronne âgé d'une trentaine d'année.

(Cicatrice d'axe élagué : #, cupule : cup.)

---

[10] En futaie, il est exceptionnel de trouver de vieux arbres parvenus aux derniers stades de développement de leur couronne et à la mort des charpentières, pour la simple raison que les arbres sont généralement exploités avant d'atteindre ces étapes ultimes. Nous illustrons notre propos par la présentation d'un arbre dépérissant, dont l'état est probablement dû à une ouverture trop brutale du milieu au cours des années précédentes. Si la cause de la mort de son houppier peut être différente de celle d'un individu sénescent, en revanche l'expression des phénomènes peut fournir de nombreux renseignements sur la chronologie et la nature des évènements.

[11] Après une étude architecturale réalisée sur la sénescence des arbres (Drénou 1994), un arbre est sénescent lorsqu'il ne forme plus que des u.c. réduites au niveau de ses branches les plus hautes. Souvent les extrémités sont mortes et les branches survivent grâce à des rejets situés en dessous. Ces rejets ont par la suite un développement réduit et ne tardent pas à mourir. Aucune autre structure n'apparaît en retrait et l'arbre meurt dans cet état. En revanche, un arbre est déperissant lorsqu'il forme encore des u.c. assez longues et ramifiés au niveau de ses branches les plus hautes. Les extrémités sont mortes et les branches survivent grâce à des rejets situés en dessous. Ces rejets ont par la suite un développement qui peut être important. Ces rejets peuvent parfois remplacer les structures mortes et reconstituer une nouvelle couronne.

1.1.9. Séquence de développement du hêtre en futaie claire.

Le méristème terminal issu de la graine forme des u.c. successives de plus en plus longues et plus feuillées. A mesure qu'elles sont formées, les u.c. peuvent se ramifier. Chacune des feuilles d'une u.c. axille un méristème latéral qui peut entrer en activité peu de temps après sa formation.

Les méristèmes latéraux successivement formés édifient des u.c. successives de plus en plus longues et plus feuillées qui s'organisent pour former différentes catégories d'axes. Les premiers axes latéraux formés près de la base de l'arbre sont petits, non ramifiés et constitués d'u.c. courtes : ce sont les rameaux courts (C1). Les suivants sont constitués d'u.c. plus longues, sont ramifiés et portent des rameaux courts. Cette nouvelle catégorie s'intercale entre l'axe principal et la catégorie ultime représentée par les rameaux courts : ce sont les brindilles (C2). Par la suite, de nouvelles catégories sont formées sur la partie supérieure nouvellement créée du tronc. Elles s'intercalent entre lui et la dernière catégorie apparue ; les rameaux courts, d'ordre 2 à la base de l'arbre, sont repoussés vers des ordres de ramification supérieurs. Au cours de cette "croissance par intercalation" (Edelin, 1984), le hêtre devient plus grand, plus élaboré, mettant en jeu un nombre sans cesse croissant de méristèmes tout en maintenant une hiérarchie entre ces différents axes. Au cours des stades de développement ultérieurs, l'axe principal poursuit son développement par l'acquisition de nouvelles u.c. plus longues et plus feuillées et par la formation d'une cinquième catégorie d'axe latéral plus redressée, plus ramifiée et constituée d'u.c. plus développées : ce sont les branches (C5). A ce stade de développement, la plante a édifié son **unité architecturale (pl. 25, fig 1)** (Barthélémy *et al.* 1989). L'identification de l'unité architecturale est achevée par une diagnose complète des caractéristiques morphologiques et fonctionnelles de toutes ses catégories d'axes **(pl. 25, tableau de la figure 1)**.

Tandis que l'arbre grandit au milieu de ses voisins, ses axes latéraux subissent à partir du début de leur installation une diminution progressive de leur taux de croissance annuel. Cette diminution se traduit par une réduction du nombre de noeuds et de la longueur de leurs u.c. successives. Ce vieillissement est avancé à la base de l'arbre, zone au niveau de laquelle la diminution de la croissance touche tous les ordres d'axe qui convergent vers un même point, l'u.c. courte. Cette structure ultime prélude à la mort et à l'élagage naturel des rameaux qui présentent ce phénomène.

Durant la phase d'augmentation de l'activité des méristèmes, le hêtre forme des complexes réitérés immédiats verticaux qui dupliquent la poursuite du développement de son axe principal formant une fourche. La plante entre dans un mode d'organisation de niveau supérieur, celui de l'**architecture réitérée (pl 25, fig. 2 C)**.

Les composants de la fourche constituent la charpente de la future couronne de l'arbre. Lorsqu'un ou plusieurs complexes réitérés sont formés, ils se développent suivant les mêmes modalités que le tronc, reproduisant plus ou moins partiellement les caractéristiques de développement et de ramification exprimées lors de l'édification de l'architecture élémentaire. Ils forment à leur tour des axes latéraux successifs qui reproduisent leurs caractéristiques de croissance et forment de nouvelles fourches **(pl 25, fig. 2 D)**. Cette phase qui correspond à la **formation de la couronne**, est accompagnée d'une diminution de la longueur des accroissements annuels de l'ensemble des axes principaux du houppier, d'un appauvrissement de leur ramification séquentielle et de l'apparition de la floraison ; celle-ci se manifeste par la suite tout au long de la vie de l'arbre.

Au cours de la phase d'**expansion de la couronne**, la diminution de la longueur des accroissements annuels se poursuit tandis que la cime des arbres s'agrandit par la formation de fourches plus fréquentes et de plus réduites **(pl 25, fig. 2 E)**. Cette diminution est accompagnée de la mort des rameaux des parties basses et centrales de la couronne et de l'apparition, dans ces mêmes zones, d'une ramification tardive représentée par des complexes réitérés différés réitérant de manière partielle l'architecture élémentaire.

Parvenu au terme de l'expansion de sa couronne, l'arbre commence à dépérir. Ce dépérissement se traduit par la dislocation lente du houppier qui perd ses branches maîtresses tandis que les axes de la couronne qui subsistent se couvrent de complexes réitérés différés.

Planche 25.

Figure 1 - L'unité architecturale ou architecture élémentaire du hêtre.

Figure 2 - La séquence de développement du hêtre de futaie claire.

1.2. Evolution de la morphologie des unités de croissance d'un an.

1.2.1. Evolution au cours de l'ontogénie du hêtre.

1.2.1.1. Morphologie caulinaire.

- Morphologie externe :

L'observation de hêtres d'âges et de structures différents montre que ceux-ci présentent une croissance annuelle en hauteur qui évolue tout au long de leur développement **(pl. 26, fig. 1)**. Cette évolution du taux de croissance annuelle s'accompagne d'une évolution de l'architecture des arbres et de profondes modifications de la morphologie des u.c. émises chaque année dans leurs parties les plus hautes. Si l'on se penche par exemple sur la catégorie des u.c. courtes non ramifiées, l'observation d'arbres âgés de 7 ans et hauts de 1m environ montre qu'ils forment des u.c. courtes pouvant être marcescentes **(pl. 26, fig. 2)**, incapables de fleurir, grêles et constituées en moyenne de 10 noeuds, soit 7 ayant porté des cataphylles et 3 ayant porté des feuilles **(pl. 26, fig. 3)**. En revanche, les u.c. courtes formées par de vieux arbres de plus de 100 ans et hauts de 25 mètres **(pl. 26, fig. 2)** sont plus épaisses. Elles sont constituées de 16 noeuds, soit 11 ayant porté des cataphylles et 5 ayant porté des feuilles **(pl. 26, fig. 3)** pour des longueurs similaires.

L'évolution du nombre de noeuds et du diamètre des u.c. courtes n'est pas linéaire. Elle peut être divisée en deux phases **(pl. 26, fig. 4)** : une phase d'évolution rapide correspondant à une augmentation de l'activité de l'ensemble des méristèmes primaires des arbres, suivie par une phase de stabilisation lorsque cette activité devient moins intense.

Le nombre de noeuds et le diamètre des u.c. courtes évoluent de manière coordonnée au cours du développement du hêtre **(pl. 26, fig. 5)**.

Planche 26. Evolution de la morphologie caulinaire externe des u.c. courtes d'un an appartenant à des hêtres de structures et d'âges différents.

Figure 1 - Evolution de la longueur des u.c. des axes principaux au cours du développement des hêtres observés.
Figure 2 - Structure de rameaux courts de 2 ans appartenant à des hêtres respectivement âgés de 7 ans **(A)** et de plus de 100 ans **(B)**.
Figure 3 - Distribution du nombre de noeuds, du diamètre et de la longueur d'u.c. courtes d'un an appartenant à des hêtres respectivement âgés de 7 ans et de plus de 100 ans.
Figure 4 - Evolution du nombre de noeuds et du diamètre d'u.c. courtes d'un an en fonction de l'âge des arbres qui les portent. (les traits associés aux symboles symbolisent les écart-types).
Figure 5 - Evolution du nombre de noeuds moyen des u.c. courtes d'un an en fonction de leur diamètre moyen. (R représente le coefficient de régression).

(Bourgeon terminal : b.t., bourgeon latéral : b.l., cicatrice laissée par une feuille : c.f., feuille sèche persistante : f.p., cicatrice laissée par une cataphylle : c.ca., entre-noeud : en., cupule cup.)

Ce type d'évolution se produit également sur les u.c. longues d'un an **(pl. 27, fig. 1)**. Pour une longueur moyenne similaire **(pl. 27, fig. 2)**, celles formées par les vieux arbres sont plus épaisses et constituées de plus de noeuds (11 cataphylles et 8 feuilles) que celles formées par de jeunes arbres (8 cataphylles et 7 feuilles).

- Morphologie interne[12]**.**

Qu'elles soient longues ou courtes, les u.c. d'un an formées par les jeunes arbres de 7 ans sont plus fines que celles portées par de vieux arbres centenaires. Dans le cas d'u.c. longues, la tige est constituée de tissus primaires (moelle, xylème primaire et phloème primaire) résultant de l'activité organo-histogène du méristème terminal et de tissus secondaires (xylème secondaire, phloème secondaire, parenchyme cortical, etc.) résultant de l'activité histogène du cambium et du phellogène. La quantité de ces tissus évolue lorsque l'on considère des arbres parvenus à des stades de développement différents **(pl. 27, fig. 3)**. Ainsi, la tige des u.c. des vieux arbres renferme une moelle plus large que celle des u.c. des jeunes arbres **(pl. 28, fig. 1)**. Elle renferme également une quantité plus importante de xylème **(pl. 28, fig. 2)**, de phloème **(pl. 28, fig. 3)**[13] et de parenchyme cortical **(pl. 28, fig. 4)**.

La proportion moyenne des différents tissus dans la tige des u.c longues d'un an est relativement constante quel que soit leur diamètre **(pl. 28, fig. 5)**. La mesure du diamètre des tiges intègre les structures primaires et secondaires. Il est essentiel de pouvoir extraire la part de la structure primaire dans la tige des u.c. d'un an. La structure primaire originelle n'a pu être qu'en partie considérée[14] et les tissus pris en compte sont la moelle et l'anneau de xylème primaire. Au cours de l'évolution des u.c., la proportion de cet ensemble dans les tiges semble constante, soit environ 10% **(pl. 28, fig. 5)**. De ce fait, **la mesure du diamètre des u.c. d'un an du hêtre rend compte de leur structure primaire.**

Planche 27. Evolution de la morphologie des u.c. longues au cours du développement du hêtre.

Figure 1 - Structure d'u.c. longues d'un an appartenant à des hêtres respectivement âgés de 7 ans **(A)** et de plus de 100 ans **(B)**.
Figure 2 - Distribution du nombre de noeuds, du diamètre, de la surface de section et de la longueur d'u.c. longues d'un an appartenant à des hêtres de 7 ans et de plus de 100 ans.
Figure 3 - Section basale d'u.c. longues d'un an appartenant à des hêtres de 7 ans **(A)** et de plus de 100 ans **(B)**.

(bourgeon terminal : b.t., bourgeon latéral : b.l., cicatrice laissée par une feuille : c.f., cicatrice laissée par une cataphylle : c.ca., entre-noeud : en., moelle : m., xylème primaire : xyl.prim., xylème secondaire xyl.sec., rayon ligneux : r.l., phloème : phl., sclérenchyme : scl., parenchyme cortical : par., épiderme : ep.)

---

12 L'ensemble des travaux sur la structure interne des u.c. a été réalisé en étroite collaboration avec Bernard Chanson (CNRS - CIRAD-FORET) et Frédéric Borne (CIRAD-GERDAT).

13 Il n'a pas été possible de séparer phloème primaire et phloème secondaire. En revanche, la séparation à été correctement réalisée lors de la description du xylème. Pour pouvoir comparer les proportions de ces 2 tissus produits par l'assise cambiale, nous présentons des quantités totales de xylème ou de phloème.

14 Dans la tige des u.c. d'un an, les tissus primaires n'ayant pas subi de modifications depuis leur mise en place sont la moelle et le xylème primaire qui entrent dans la constitution de la stèle caulinaire. En revanche, les autres composants, le phloème primaire et le parenchyme cortical, ont subi des modifications depuis leur formation, puisqu'ils sont situés à l'extérieur de la zone délimitée par l'assise cambiale. Lorsque celle-ci entre en activité au terme de l'allongement de l'u.c., produisant à la fois du phloème et du xylème secondaire, elle induit une augmentation du diamètre et du périmètre de la tige. Le phloème primaire et le parenchyme cortical, présents à ce moment-là, subissent obligatoirement des modifications quantitatives pour maintenir un anneau continu tout autour de la tige en cours d'épaississement. Sans cela, des ruptures se produiraient, ce qui n'est pas le cas.

Le xylème et le phloème constituent les tissus assurant respectivement la circulation des sèves brutes et des sèves élaborées. En fonction du stade de développement et de l'âge des hêtres, la proportion de phloème formée par rapport à celle de xylème évolue significativement. La valeur du rapport de la surface totale de phloème sur la surface totale de xylème est plus importante chez les vieux arbres que chez les arbres jeunes **(pl. 28, fig. 6)**. Ceci signifie que la proportion de phloème formée est plus importante chez les vieux arbres que chez les jeunes arbres.

Le xylème et le phloème sont des tissus hétérogènes constitués d'éléments conducteurs associés à des cellules parenchymateuses ayant une fonction de réserves et à des fibres assurant une fonction de soutien. En ce qui concerne les cellules parenchymateuses, elles constituent le parenchyme ligneux horizontal et s'organisent en rayons ligneux. En fonction du stade de développement et de l'âge des hêtres, le nombre et la proportion de rayons ligneux présents dans le xylème évoluent de manière significative : chez les vieux arbres, ils occupent 34% du xylème contre 18% chez les jeunes arbres **(pl. 28, fig. 7)**.

Les rayons parenchymateux du xylème ont une fonction de réserve. La somme de tous les tissus assurant cette fonction (moelle, parenchyme cortical et les rayons parenchymateux) révèle que la tige des uc. annuelles d'un an des vieux arbres a une proportion de tissus de réserves plus importante que celle des u.c. formées par les arbres jeunes **(pl. 28, fig. 8)**.

Planche 28. Comparaison de la quantité des différents tissus constituant la tige d'u.c. longues d'un an chez des hêtres de structures et d'âges différents.

Figure 1 - Distribution de la surface de moelle.
Figure 2 - Distribution de la surface de xylème totale.
Figure 3 - Distribution de la surface de phloème totale.
Figure 4 - Distribution de la surface de parenchyme cortical.
Figure 5 - Proportion des différents tissus.
Figure 6 - Distribution du rapport «surface totale de phloème» sur «surface totale de xylème».
Figure 7 - Distribution du pourcentage de parenchyme ligneux horizontal dans le xylème.
Figure 8 - Distribution du pourcentage de tissus de réserve dans les tiges.

1.2.1.2. Morphologie foliaire.

- Morphologie externe.

Les premiers critères descriptifs externes perceptibles sur les feuilles des u.c. courtes sont leur surface, leur épaisseur et leur forme[15].

Ces critères évoluent au cours du développement du hêtre. La surface foliaire **(pl. 29, fig 1 et 2)**, petite chez les arbres de 7 ans, est importante chez les arbres de 20 ans, puis elle est de nouveau petite chez les vieux arbres.

En ce qui concerne la forme du limbe **(pl. 29, fig. 3)**, les valeurs du rapport "largeur/longueur" observées chez de jeunes individus sont beaucoup plus faibles que celles observées chez de vieux arbres : les feuilles des jeunes arbres sont plus allongées que celles d'arbres âgés.

L'épaisseur du limbe des feuilles des u.c. courtes évolue également avec le développement des hêtres **(pl. 29, fig. 4 et 5)**. Les limbes formés par les u.c. courtes des hêtres de plus de 100 ans sont plus épais que ceux des feuilles formées par des hêtres de 7 ans ; les limbes foliaires des arbres de 20 ans ont une épaisseur intermédiaire.

- Morphologie interne.

Les feuilles formées par les arbres de 7 ans **(pl. 29, fig 5 A)** sont plus fines que celles portées par les arbres âgés de plus de 100 ans **(pl. 29, fig 5 C)**. Ce gradient se traduit notamment par une augmentation de l'épaisseur de mésophylle à l'intérieur du limbe des feuilles formées au cours du développement du hêtre. Les limbes foliaires des vieux arbres renferment plus de parenchyme palissadique et plus de parenchyme lacuneux que les limbes foliaires des jeunes arbres indépendamment de la surface foliaire.

En ce qui concerne le parenchyme palissadique, l'augmentation de l'épaisseur des feuilles au cours du vieillissement de la plante se traduit par la formation de 2 à 3 assises de cellules chez les vieux arbres pour une seule assise cellulaire formée chez les jeunes arbres.

Planche 29. Evolution de la morphologie foliaire des u.c. courtes au cours du développement du hêtre.

Figure 1 - Morphologie d'u.c. courtes feuillées appartenant à des hêtres respectivement âgés de 7 ans **(A)**, de 20 ans **(B)** et de plus de 100 ans **(C)**.

Figure 2 - Evolution de la surface des feuilles des pousses courtes d'arbres de structures et d'âges différents.

Figure 3 - Distribution de l'épaisseur du limbe foliaire des pousses courtes d'arbres de structures et d'âges différents.

Figure 4 - Distribution du rapport "largeur/longueur" des feuilles des pousses courtes d'arbres de structures et d'âges différents.

Figure 5 - Morphologie interne du limbe foliaire des pousses courtes appartenant à des hêtres de 7 ans **(A)**, 20 ans **(B)** et de plus de 100 ans **(C)**.

(Épiderme : ep., hypoderme : hyp., parenchyme palissadique : p.p., parenchyme lacuneux : p.l.)

[15] Nous rappellons ici que les feuilles ont été prélevées sur des arbres jeunes en pleine lumière.

1.2.2. L'évolution de la morphologie des u.c. courtes selon leur localisation.

La morphologie des u.c. courtes évolue aussi en fonction de leur localisation au sein d'une structure ramifiée. Généralement, les axes de la partie basse et ceux de la partie haute du houppier d'arbres forestiers n'ont pas la même structure, ni le même taux de croissance annuel **(pl. 11, fig. 1)** : les axes latéraux de la partie haute présentent les accroissements annuels et un degré de ramification les plus importants, tandis que les axes latéraux des parties les plus basses présentent des accroissements annuels très réduits et sont peu ramifiés. Ces différents axes présentent aussi des différences au niveau de la structure de leurs u.c. courtes.

Sur les rameaux séquentiels plus ou moins marcescents d'un jeune hêtre stérile.

Au sein du houppier d'un jeune arbre stérile **(pl. 30, fig. 1)**, les branches basses marcescentes portent des u.c. courtes un peu plus fines et avec moins de noeuds que celles portées par les branches non marcescentes de la partie haute du houppier.

Sur les rameaux séquentiels plus ou moins fructifères d'un hêtre mature fourchu.

Chez un arbre mature **(pl. 30, fig. 2)**, les branches basses non fructifères portent des u.c. courtes plus fines et avec moins de noeuds que celles portées par les branches fructifères de la partie haute du houppier.

Sur les complexes réitérés différés insérés à différents niveaux de la couronne de vieux hêtres.

L'évolution des u.c. courtes se produit également sur des rameaux à développement tardif (rameaux tardifs) situés à différents niveaux de la couronne d'un arbre adulte **(pl. 30, fig. 3)**. Ceux situés au bas de la couronne portent des u.c. courtes plus grêles et constituées d'un nombre de noeuds plus faible que celles portées par les rameaux épicormiques situés plus haut. Ces rameaux épicormiques portent des u.c. courtes moins développées que celles portées par les parties séquentielles de la cime des arbres.

Planche 30. Evolution de la morphologie caulinaire externe des u.c. courtes situées en différents endroits du houppier de hêtres d'âges et de structures différentes.

Figure 1 - Distribution du nombre de noeuds et du diamètre des u.c. courtes d'un an portées par des rameaux séquentiels insérés à différents niveaux du houppier d'un jeune hêtre stérile et marcescent.

Figure 2 - Distribution du nombre de noeuds et du diamètre des u.c. courtes d'un an portées par des rameaux séquentiels insérés à différents niveaux du houppier d'un hêtre adulte fourchu et fructifère.

Figure 3 - Distribution du nombre de noeuds et du diamètre des u.c. courtes d'un an portées par des rameaux tardifs ou séquentiels insérés à différents niveaux de la couronne d'un vieux hêtre.

2. Développement des hêtres en milieux plus ou moins abrités.

2.1. L'évolution architecturale des arbres.

L'architecture du hêtre est fortement modulée par les situations environnementales dans lesquelles il se développe.

2.1.1. En plein découvert.

En plein découvert **(pl. 31, fig. 1)**, un arbre âgé d'une vingtaine d'années, situé dans une régénération naturelle dense, est constitué d'un tronc puissant qui porte un houppier relativement important. L'axe principal est constitué de pousses annuelles monocycliques ou polycycliques de plus en plus développées à mesure que l'on progresse de la base vers le haut de l'arbre où elles atteignent de grandes dimensions (de 60 cm à plus de 120 cm). Chaque u.c. porte des rameaux latéraux, à l'exception de la partie basse du tronc où la ramification a disparu à la suite de l'élagage naturel. Les axes latéraux formés sont soit des branches horizontales ou obliques, soit des charpentières verticales qui reproduisent les caractéristiques de développement de l'axe principal au-delà de leur insertion, contribuant à la formation d'une fourche dans le haut de l'arbre. Dans ces conditions environnementales, la transition des branches horizontales vers les charpentières verticales est généralement brutale et le phénomène de redressement progressif de la ramification est rarement observé comme cela est le cas de l'individu de la **figure 1** de la **planche 13**.

Lorsqu'une fourche est formée, les éléments qui la constituent se développent suivant les mêmes modalités que celles observées chez le jeune arbre. Ils forment des axes latéraux qui reproduisent progressivement leurs propres caractéristiques de croissance, formant à leur tour de nouvelles fourches qui participent à l'élaboration de la couronne. Par la suite, le développement des arbres est similaire à celui décrit précédemment (cf. "paragraphe 1.1.7.").

2.1.2. Dans un milieu de plus en plus fermé.

Sous futaie dense, un jeune arbre âgé d'une vingtaine d'années **(pl. 31, fig. 2)** appartenant à une régénération naturelle dense est plus petit que dans le cas précédent. Il se compose d'un tronc vertical grêle qui porte un houppier oblong plus étroit. Le tronc est constitué d'une succession de pousses annuelles principalement monocycliques dont la longueur et le nombre de feuilles augmentent à mesure que l'on progresse vers le haut de l'arbre ; cette évolution est toutefois plus lente que celle observée en plein découvert. Dans le haut de l'arbre les pousses annuelles présentent aussi des dimensions plus réduites (de 30 cm à plus de 60 cm). Chaque u.c. est ramifiée et porte des rameaux latéraux horizontaux ou obliques constitués de 3 catégories d'axes différentes. Ces rameaux latéraux ont une courte durée de vie. Les plus bas, âgés de 10 ans, sont secs et sont constitués d'une succession d'u.c. de moins en moins développées et ramifiées à mesure que l'on progresse vers leur périphérie où elles sont courtes.

Un individu vivant dans un milieu plus fermé **(pl. 31, fig. 3)** est constitué d'un tronc vertical très grêle composé de pousses annuelles monocycliques de longueur moyenne qui portent un tout petit houppier en plateau.

Planche 31. Structure de hêtres appartenant à des régénérations naturelles denses dans différentes situations environnementales.

Figure 1 - Un hêtre âgé de 20 ans en situation de plein découvert.
Figure 2 - Un hêtre âgé de 20 ans en situation de futaie dense.
Figure 3 - Un hêtre au houppier tabulaire âgé de plus de 35 ans en situation de futaie fermée.
Figure 4 - L'envahissement du tronc par des complexes réitérés différés sur un hêtre en situation de futaie fermée.
Figure 5 - Le dessèchement progressif du houppier tabulaire en situation de futaie fermée.
Figure 6 - Le dernier stade de développement du hêtre en situation de futaie fermée.

Sur les figures 4, 5 et 6, les rameaux tardifs ou complexes réitérés différés sont délimités par un trait continu et les parties séquentielles, par un trait en pointillé. (Cicatrice d'axe élagué : #, arrêt de croissance hivernal : =, arrêt de croissance estival : -)

A ce niveau de l'arbre, le tronc forme une fourche composée de deux axes de dimensions similaires qui adoptent progressivement une direction de croissance horizontale. Ce changement de direction est accompagné d'une diminution graduelle de la longueur et du degré de ramification de leurs u.c. successives ; les u.c. périphériques sont courtes et non ramifiées. A ce stade de développement, la majeure partie du tronc est généralement dépourvue de ses branches d'origine qui sont mortes et sont tombées, laissant de grosses cicatrices qui attestent de leur existence passée. En revanche, au niveau de son premier tiers basal, les u.c. portent de petits rameaux tardifs constitués de 2 à 3 ordres d'axes et pouvant être marcescents.

Si le milieu n'est pas ouvert, le phénomène de diminution du taux d'accroissement annuel continue, tandis que l'élagage naturel des rameaux du houppier se poursuit. Ce processus s'accompagne de la formation de nouveaux rameaux tardifs sur le tronc et du développement accru des plus anciens **(pl. 31, fig. 4)**. Au bout de quelques années, le houppier tabulaire finit par se dessécher **(pl. 31, fig. 5)** et disparaître **(pl. 31, fig. 6)**. Parvenu à ce stade de développement, le hêtre est constitué d'un tronc ayant perdu son houppier d'origine qui porte des rameaux tardifs sur toute sa longueur. Ceux présents dans le bas de l'arbre sont les plus développés et présentent des accroissements annuels moyens. En revanche, ceux situés dans le haut du tronc, plus petits, sont constitués en périphérie d'u.c. courtes et commencent à sécher par endroits ; les rameaux les plus hauts sont secs.

Dans de telles situations environnementales, les arbres parviennent rarement à exprimer leur sexualité malgré leur âge qui peut être important et meurent sans avoir jamais formé de fleur.

2.1.3. Manifestation de la ramification tardive chez un hêtre au houppier tabulaire en situation de futaie fermée.

Les modalités d'apparition des rameaux tardifs sur un hêtre de futaie fermée au houppier tabulaire sont similaires à celles des rameaux tardifs qui apparaissent sur une branche basse.

La majorité des rameaux tardifs est généralement portée par l'axe principal long et grêle. Cet axe est composé d'u.c. de plus en plus courtes à mesure que l'on progresse de sa base vers son sommet **(pl. 32, fig. 1)**. Il est aussi dépourvu de la majorité de ses rameaux latéraux d'origine à l'exception des rameaux latéraux les plus périphériques dont l'ensemble forme un houppier de taille réduite.

Les rameaux tardifs n'ont pas le même âge. Leur apparition est échelonnée sur plusieurs années **(pl. 32, fig. 2)**. Les premiers apparaissent à la base et au centre de la partie élaguée de l'axe principal (flèche), puis les suivants apparaissent de part et d'autre de cette zone. Après quelques années, la moitié basale de la branche porte des rameaux d'âges très différents, des plus anciens aux plus récents, tandis qu'en périphérie, les axes tardifs sont les plus jeunes et d'âge voisin **(pl. 32, fig. 2 et 3)**.

A ce stade de développement de l'arbre, les complexes réitérés différés sont bien développés, composés de 4 catégories d'axes pour les plus grands. Leur base est généralement constituée d'u.c. courtes, tandis que les u.c. suivantes, constituant toujours des pousses annuelles monocycliques, sont plus longues et plus ramifiées.

Planche 32. Répartition des rameaux tardifs sur le tronc d'un hêtre au houppier tabulaire en situation de futaie fermée.

Figure 1 - Vue générale de l'arbre. le trait en pointillé délimite le houppier séquentiel ; un figuré en trait plein et épais est représenté à la périphérie de chaque rameau tardif ; arrêt de croissance hivernal : -.

Figure 2 - Age des rameaux tardifs en fonction du rang de leur u.c. porteuse sur le tronc.

Figure 3 - Schéma d'organisation. Les figurés en gris représentent les structures séquentielles tandis que les figurés en noir représentent les structures tardives.

2.1.4. De la futaie fermée vers un milieu plus ouvert.

Un changement brusque des situations environnementales confère des architectures différentes aux arbres. En fonction de la structure des u.c.de son axe directeur, l'arbre de la **figure 1** de la **planche 33** peut être divisé en deux parties distinctes :

- une partie basale **(A)** qui correspond à son développement en futaie fermée. Le tronc est constitué d'u.c. 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.
- une seconde partie **(B)** qui représente son développement en pleine lumière. Le tronc est constitué d'u.c. plus grandes à mesure que l'on progresse vers le haut de celle-ci. Cette augmentation s'accompagne de l'édification de branches latérales plus redressées et ramifiées.

En résumé, l'arbre présente des axes très redressés dans deux zones précises, l'une où la croissance a été la plus faible et l'une où elle a été la plus forte. En pleine ombre, l'arbre subit une forte diminution de son taux de croissance annuel. Au plus fort de cette diminution, tous les axes de l'arbre présentent un même développement caractérisé par des u.c. courtes. En pleine lumière, l'axe principal subit une forte augmentation de son taux de croissance annuel. Au plus fort de son développement, il forme des axes latéraux qui dupliquent sa structure. Au cours de cette reprise de la croissance, les axes latéraux sous-jacents à la zone de plus faible croissance ont un fort développement tandis que les plus éloignés de ce point se développent peu.

Chez des arbres ayant subi une période d'ombre plus longue, les réactions à l'ouverture sont différentes comme le montre la **figure 2** de la **planche 33**. L'arbre peut être divisé en 2 parties distinctes :

- une partie basale **(A)** constituée par l'empilement de 3 axes, chacun composé d'une partie basale verticale et d'une partie distale horizontale conférant un port tabulaire à l'ensemble ; la partie basale de chacun de ces 3 axes est constituée d'u.c. de longueur moyenne, puis, à mesure que l'on progresse vers leur périphérie respective, les u.c. sont plus petites ; celles situées sur les zones plus distales sont de nouveau plus longues et plus ramifiées.
- une seconde partie **(B)** constituée par un quatrième axe, vertical, dont la formation est différée de 10 ans par rapport à celle de l'u.c. qui le porte. Cet axe issu du fonctionnement d'un méristème latéral dormant est constitué d'u.c. plus longues à mesure que l'on progresse vers sa partie haute. L'ensemble constitue une structure bien hiérarchisée "tronc-branches".

Comme pour l'arbre de la **figure 1**, la partie **A** de la plante correspond au développement de celle-ci sous futaie fermée, tandis que la partie **B** est le résultat de son développement en futaie plus ouverte.

La formation d'un axe principal bien différencié après une ouverture brutale du milieu n'est pas un cas général. Le type de réaction semble varier en fonction de la structure de l'arbre avant ouverture et de la densité de la régénération naturelle à laquelle il appartient. Il arrive souvent que certains arbres présentant un houppier bien tabulaire avant l'ouverture du milieu (trait en pointillé), forment plusieurs axes verticaux puissants sur la zone de courbure du tronc, tandis que les branches basses présentent aussi de forts accroissements annuels, ce qui leur confère un port en boule **(pl. 33, fig. 3 A)**. En revanche, pour des arbres ayant maintenu un axe principal vertical durant la période de développement en situation de futaie dense (trait en pointillé), la reprise d'une forte croissance annuelle est cantonnée à la partie haute de la plante, ce qui lui confère un port plus élancé **(pl. 33, fig. 3 B)**.

Planche 33. Structure de hêtres de futaie fermée se retrouvant brutalement en situation de futaie très claire. En ce qui concerne la **figure 3**, les axes en trait pointillé figurent les structures formées sous futaie dense, tandis que les axes en trait plein noir désignent les structures formées après ouverture du milieu.

(Arrêt de croissance hivernal : =)

2.1.5. Synthèse de la séquence de développement du hêtre en futaie plus ou moins dense.

Au cours de ses premiers stades de développement en clairière **(pl. 34, fig 1 A)**, les jeunes hêtres issus de régénérations naturelles denses passent par une phase d'installation de leur structure aérienne. A 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. Si le milieu est rapidement ouvert **(pl. 34, fig. 1 B)** en raison de l'exploitation des arbres dominants, l'augmentation des accroissements annuels du tronc se poursuit. A chaque passage à un niveau supérieur, les arbres acquièrent de nouvelles potentialités, telles que des catégories d'axes latéraux supplémentaires. A partir d'un certain taux d'accroissement en hauteur, les fluctuations de la croissance aboutissent à l'édification d'axes latéraux verticaux qui apparaissent par vagues et réitèrent tout ou partie des caractéristiques du tronc qui les porte. Ces différents ordres d'axes contribuent à la formation de fourches. Cette fourchaison intervient à la suite d'un enrichissement des structures ramifiées, au cours duquel le développement des nouvelles branches rejoint le développement du tronc.

Si le milieu n'est pas ouvert **(pl. 34, fig. 1 C)**, 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 plus petit et bien hiérarchisé. Lorsque le milieu se referme un peu plus en raison de la croissance des arbres de la strate supérieure, 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 qui adoptent une direction de croissance horizontale **(pl. 34, fig. 1 D)**. Tronc et branches présentent un développement similaire lorsque la croissance atteint son niveau le plus bas, niveau caractérisé par des u.c. courtes peu ou pas ramifiées. Ces différents ordres d'axes contribuent à la formation de fourches. Cette fourchaison intervient à la suite d'un appauvrissement des structures ramifiées, au cours duquel le développement du tronc rejoint celui de ses branches.

Le développement des arbres dans l'une ou l'autre de ces 2 directions est résumé par la **figure 2** de la **planche 34**.

Planche 34. Séquence de développement du hêtre en fonction des conditions d'éclairement.

Figure 1- Evolution de la silhouette des arbres en partant des conditions de la clairière **(A)** vers le plein découvert **(B)** ou vers un milieu de plus en plus fermé **(C et D)**.

Figure 2 - Séquence de développement d'un hêtre dominant **(A)**, d'un hêtre codominant **(C)** et d'un hêtre dominé **(B)**. En ce qui concerne A, cette séquence est décrite précédemment. Elle est placée ici à titre de repère.

2.2. L'évolution morphologique des u.c. courtes.

2.2.1. Structure des u.c. courtes de hêtres de même âge bénéficiant ou non de l'abri d'un couvert forestier.

L'évolution architecturale des arbres en fonction de la présence ou de l'absence d'un couvert forestier s'accompagne de profondes modifications de la morphologie des u.c. émises chaque année dans la partie haute des arbres. L'observation d'arbres d'âges similaires, mais de structures différentes **(pl. 35, fig. 1)**, montre que ceux vivant en situation de plein découvert présentent une croissance annuelle en hauteur plus importante que celle des arbres croissant à l'abri d'un couvert forestier **(pl. 35, fig. 2)** et qu'ils forment aussi les u.c. courtes ayant le plus de noeuds et les plus épaisses **(pl. 35, fig. 3)**.

Planche 35. Morphologie caulinaire externe des u.c. courtes de hêtres de même âge se développant en milieux plus ou moins abrités.

Figure 1 - Architecture de hêtres sous canopée fermée **(A)**, sous canopée dense **(B)** et en plein découvert **(C)**.
Figure 2 - Croissance en hauteur cumulée des arbres.
Figure 3 - Distributions du nombre de noeuds et du diamètre des u.c. courtes d'un an.

(Arrêt de croissance hivernal : -)

2.2.2. Structure des u.c. courtes de hêtres d'âges différents en situation de futaie fermée.

Les individus observés en futaie fermée **(pl. 36, fig. 1)** ont en commun un houppier tabulaire porté par un tronc vertical peu ramifié et grêle dont les dimensions varient en fonction de l'âge des arbres. Les arbres les plus âgés **(A)** sont constitués d'un tronc grêle relativement haut qui est le résultat d'un développement antérieur de l'arbre en milieu plus ouvert, comme l'a fait l'individu 2 **(pl. 35, fig. 1)**. La poursuite du développement en futaie fermée se traduit par la formation d'u.c. plus petites sur le tronc et les branches, de la mort et de l'élagage des axes latéraux les plus bas et d'un changement général de direction de croissance des axes les plus hauts qui forment un houppier tabulaire. Les individus les plus jeunes, âgés de 6 ans **(C)'** se sont d'emblée développés en futaie fermée. Leur axe principal constitué d'u.c. réduites est oblique et ne porte qu'un ordre de ramification représenté par des rameaux courts. L'individu 2 présente une structure intermédiaire.

Les arbres les plus âgés, mais aussi les plus hauts et les plus ramifiés **(pl. 36 A, fig. 2)**, forment aussi les u.c. courtes les plus épaisses et constituées du nombre de noeuds le plus important **(pl. 36, fig. 3)**.

Planche 36. Morphologie caulinaire externe des u.c. courtes de hêtres d'âges différents se développant en futaie fermée.

Figure 1 - Architecture des arbres.**(A)** arbres âgés de 40 ans, **(B)** arbres âgés de 25 ans et **(C)** arbres âgés de 6 ans.
Figure 2 - Croissance en hauteur cumulée des arbres.
Figure 3 - Distributions du nombre de noeuds et du diamètre des u.c. courtes d'un an.

(Arrêt de croissance hivernal : -)

2.2.3. L'évolution des u.c. courtes selon leur localisation dans le système ramifié de hêtres tabulaires en situation de futaie fermée.

A mesure que la croissance des arbres diminue et que leur houppier adopte la forme tabulaire, des rameaux tardifs apparaissent sur les parties dégarnies de la base du tronc. En fonction de leur degré de développement, certaines parties de leur appareil caulinaire peuvent être plus ou moins marcescentes en hiver.

Dans le premier cas où la marcescence se produit à la fois sur les rameaux séquentiels du houppier tabulaire **(pl. 37, fig. 1)** et sur les rameaux tardifs d'un arbre de 2 mètres de haut, les u.c. courtes du houppier séquentiel sont plus épaisses et plus feuillées que celles des rameaux tardifs. De même, sur des arbres de même taille, mais ne présentant le caractère marcescent que sur les rameaux tardifs **(pl. 37, fig. 2)**, les u.c. courtes du houppier séquentiel sont plus épaisses et plus feuillées que celles des rameaux tardifs. En revanche, dans ce dernier cas, la différence est plus marquée que dans le cas précédent. Si les u.c. courtes des rameaux tardifs sont similaires dans les 2 cas, les u.c. courtes des houppiers séquentiels marcescents sont généralement plus fines que celles des houppiers séquentiels non marcescents.

Planche 37. Morphologie des u.c. courtes de hêtres tabulaires croissant sous futaie fermée.

Figure 1 - Sur un arbre entièrement marcescent.

A - Silhouette de l'arbre. La marcescence est figurée par la zone grisée.

B - Distributions du nombre de noeuds des u.c. courtes d'un an présentes sur les axes séquentiels (trait gris) et sur les rameaux tardifs (trait noir).

C - Distributions du diamètre des u.c. courtes d'un an présentes sur les axes séquentiels (trait gris) et sur les rameaux tardifs (trait noir).

Figure 2 - Sur un arbre exprimant de la marcescence uniquement sur ses rameaux tardifs. La marcescence est figurée par la zone grisée.

A - Silhouette de l'arbre.

B - Distributions du nombre de noeuds des u.c. courtes d'un an présentes sur les axes séquentiels (trait gris) et sur les rameaux tardifs (trait noir).

C - Distributions du diamètre des u.c. courtes d'un an présentes sur les axes séquentiels (trait gris) et sur les rameaux tardifs (trait noir).

3. Développement des hêtres en milieux plus ou moins denses.

En fonction de la densité du jeune peuplement, les arbres présentent des formes très variables.

3.1. L'évolution architecturale des arbres.

3.1.1. En régénération naturelle éparse.

Un arbre solitaire **(pl. 38, fig. 1)** en condition de plein découvert est constitué d'un axe principal vertical portant un houppier qui occupe la totalité de sa hauteur. Le tronc est constitué de pousses annuelles successives, monocycliques et polycycliques, traumatisées ou non, ayant une longueur qui augmente depuis la base de l'arbre jusqu'à sa zone médiane où elles atteignent de grandes dimensions. Cette augmentation rapide de la vigueur du tronc s'accompagne de la formation, à un niveau bas dans la plante, de branches maîtresses très redressées et ramifiées qui reproduisent le développement de leur porteur et contribuent à l'élaboration d'une fourche. Dans une telle situation environnementale, lorsqu'une fourche est formée, les axes qui la constituent se développent presque toujours de la même manière et forment à leur tour de nouvelles fourches qui participent à l'expansion de la couronne, tandis que les branches les plus basses du houppier se maintiennent tout en ayant un taux de croissance annuelle moins important. Après plusieurs années de développement, l'arbre présente un port en boule caractérisé par un large houppier soutenu par un tronc court et puissant **(pl. 38, fig. 2)**.

Au cours de l'expansion de sa couronne, l'arbre peut avoir des branches qui se marcottent et forment chacune un axe principal vertical qui porte un houppier. L'ensemble a une physionomie de jeune arbre.

Planche 38. Structure de hêtres appartenant à des régénérations naturelles de faible densité en situation de plein découvert.

Figure 1 - Un jeune hêtre d'une quinzaine d'années.
Figure 2 - Un vieux hêtre.
Figure 3 - Schéma d'un vieux hêtre avec de grandes marcottes (hêtre du parc de la Pépinière à Nancy).

(Cicatrice d'axe élagué : #, arrêt de croissance hivernal : =)

3.1.2. En régénération naturelle dense.

Au sein d'un peuplement dense, mais toujours en condition de plein découvert, les jeunes arbres ont un aspect différent **(pl. 39, fig. 1)**. Ils sont constitués d'un axe principal qui porte un houppier n'occupant que sa partie supérieure, les branches les plus basses ayant disparu en raison d'un élagage naturel important. Comme dans le cas précédent, le tronc est constitué de pousses annuelles successives, monocycliques et polycycliques, de plus en plus longues et feuillées à mesure qu'elles sont formées. Cette augmentation du taux d'accroissement annuel s'accompagne de l'installation, à un niveau bas dans la plante, de charpentières qui forment des fourches **(flèches)**. Dans la plupart des cas, les brins d'une fourche ne se développent pas de la même manière, un des brins étant dominé au profit de l'autre qui assure la continuité du tronc : le brin dominé présente un axe principal constitué de pousses annuelles plus petites à mesure que l'on progresse vers sa partie périphérique. Cette structure est progressivement reléguée au statut de branche puis finit par sécher, comme cela est le cas dans le bas de l'arbre **(pl. 39, fig. 1)**, et disparaître par élagage naturel. Dans de telles situations et tout au long de leur développement, un grand nombre d'arbres forment des fourches qui se résorbent totalement par élagage naturel, permettant ainsi la formation d'un tronc bien différencié **(fig 39, fig. 2)**.

Parfois, cette résorption n'est que partielle **(pl. 39, fig. 3)**. Un des composants de la fourche, bien qu'étant dominé, se maintient. Son axe principal, très grêle, porte dans sa partie haute un houppier peu développé en raison d'un élagage naturel important et au niveau de sa partie basse un étage de rameaux tardifs plagiotropes. Ce type d'organisation d'une structure dominée au sein d'un arbre se retrouve également chez des arbres dominés par leurs voisins **(pl. 39, fig. 4)**: ces arbres sont constitués d'un tronc haut, peu épais, qui porte des charpentières soutenant un houppier étroit dans sa partie haute et des rameaux tardifs plagiotropes occupant la totalité du tronc dégarni de sa ramification d'origine.

Planche 39. Structure de hêtres appartenant à des régénérations naturelles denses en situation de plein découvert.

Figure 1 - Un jeune hêtre d'une vingtaine d'années.
Figure 2 - Un vieux hêtre dominant d'une centaine d'années.
Figure 3 - Un vieux hêtre dominant avec une fourche inégale.
Figure 4 - Un vieux hêtre dominé et envahi par des rameaux tardifs.

(Cicatrice d'axe élagué : #, arrêt de croissance hivernal : =, arrêt de croissance estival : -)

3.1.3. Séquence de développement du hêtre en futaie dense et en solitaire

En situation de futaie dense, les jeunes hêtres de plein découvert ont un taux de croissance annuel qui augmente et atteint rapidement des valeurs maximales. Cette progression rapide s'accompagne de la mise en place rapide de branches bien développées et de complexes réitérés immédiats qui dupliquent le développement du tronc. En raison de la densité du peuplement, les premiers complexes réitérés ne subsistent pas. En revanche ils sont suivis, à mesure que l'arbre grandit, par la mise en place d'autres complexes réitérés qui peuvent soit se maintenir, comme cela est le cas des arbres dominants **(pl. 40, fig. 1 A)**, soit de nouveau se résorber, comme cela est le cas des arbres codominants **(pl. 40, fig. 1 B)** qui ne parviennent pas à maintenir la duplication de leur structure. Dans ce cas là, la formation de la couronne aura lieu plus tard, si elle se produit, et l'arbre forme un tronc très long portant un petit houppier. En ce qui concerne, les arbres dominants, leur développement ultérieur est similaire au développement des arbres de futaie claire.

En situation isolée, la formation des premiers complexes réitérés est suivie de leur maintien par la plante qui parvient ainsi à dupliquer sa structure. En résultat, l'organisme végétal est constitué d'une couronne portée par un tronc très court ; la couronne paraît posée sur le sol **(pl. 40, fig. 2 A)**. Si l'arbre est dans un milieu préservé, certaines de ses branches basses s'affaissent lors de leur développement, entrent en contact avec le sol, marcottent et forment des structures qui ont une structure similaire à celle de jeunes hêtres **(pl. 40, fig. 2 B)**.

Planche 40. Séquence de développement du hêtre.

Figure 1 - En futaie dense.
A - Un arbre dominant.
B - Un arbre codominant.
Figure 2 - En situation isolée.

3.2. L'évolution morphologique des u.c. courtes chez des arbres de même âge plantés selon différentes densités.

3.2.1. Morphologie caulinaire externe.

Lorsque les arbres croissent au sein de peuplement dense **(pl. 41, fig. 1 A)**, ils ont une structure peu hiérarchisée. Leur tronc vertical grêle porte des branches obliques ou verticales plus ou moins développées et ramifiées qui entrent souvent en concurrence avec lui et forment des fourches. Leur houppier est étroit et peu développé en raison de la disparition, par élagage naturel important, des branches plagiotropes les plus basses.

Les arbres plus isolés **(pl. 41, fig. 1 B)** ont une structure plus hiérarchisée faite d'un houppier large occupant la totalité d'un tronc vertical puissant en raison d'un élagage naturel négligeable des branches plagiotropes.

En situation de faible densité, les arbres présentent des accroissements annuels en hauteur légèrement moins importants que ceux des arbres en situation de forte densité **(pl. 41, fig. 2)**. En revanche, ils forment des u.c. courtes plus épaisses et constituées d'un plus grand nombre de noeuds **(pl. 41, fig. 3)**.

3.2.2. Morphologie foliaire externe.

En ce qui concerne la surface des limbes foliaires, elle est légèrement plus petite chez les arbres en situation de faible densité **(pl. 41, fig. 4)**. Quant à leur forme **(pl. 41, fig. 5)**, elle ne semble pas différer d'un type d'arbre à l'autre. Pour ce qui est de l'épaisseur des limbes foliaires, les arbres de faible densité ont tendance à former des feuilles légèrement plus épaisses que celles des arbres en plantation de fortes densités **(pl. 41, fig. 6)**, mais l'écart reste faible.

Planche 41. Morphologie d'u.c. courtes feuillées de hêtres appartenant à des plantations de densités différentes en situation de plein découvert.

Figure 1 - Architecture des arbres en plantations de faibles **(A)** et fortes densités **(B)**.
Figure 2 - Croissance en hauteur cumulée des arbres.
Figure 3 - Distribution du nombre de noeuds et du diamètre des u.c. courtes d'un an.
Figure 4 - Evolution de la surface des feuilles des u.c. courtes des hêtres.
Figure 5 - Distribution de l'épaisseur du limbe foliaire des u.c. courtes des hêtres.
Figure 6 - Distribution du rapport "largeur/longueur" des feuilles des u.c. courtes des hêtres.

(Cicatrice d'axe élagué : #, arrêt de croissance hivernal : =, arrêt de croissance estival : -)

TROISIEME PARTIE

DISCUSSION

I. INTRODUCTION.

1. La notion de gradient morphogénétique.

Le développement du hêtre est le résultat de l'évolution au cours du temps du fonctionnement de l'ensemble des méristèmes de son système caulinaire et de son système racinaire. Ceux-ci édifient chaque année en différents points du houppier de la plante de nouveaux tissus et de nouveaux organes dont le fonctionnement respectif interfère par la suite sur le reste de l'organisme végétal, sur les méristèmes qui leur ont donné naissance et réorientent leur morphogenèse (Bancilhon 1969, Nozeran et al. 1974, ...). Les nouveaux organes et tissus régulièrement formés s'organisent entre eux pour former des u.c. dont la structure est fonction de leur place au sein de l'organisme végétal. Ces u.c. de structures variables ne sont pas disposées au hasard, chacune à sa place au sein d'un organisme dont l'organisation transparaît notamment par la réalisation de gradients morphologiques. Ces gradients caractérisent l'organisation du système ramifié aérien du hêtre, ainsi que l'évolution morphologique graduelle des différentes structures qui le composent. «La notion de gradient peut être envisagée comme la traduction de réalités quantitatives, conséquences, d'une part, de la rencontre en des points donnés de différents flux de messages et, d'autre part, de la durée des diverses interactions en chacun de ces points » (Nozeran et al. 1974).

Au cours de l'analyse architecturale du hêtre, nous avons montré l'existence de gradients morphogénétiques qui peuvent être communs à d'autres végétaux (Barthélémy *et al.* 1997).

Le premier gradient concerne **l'établissement progressif des différents types d'axes** qui constituent la structure ramifiée du hêtre depuis le stade de graine. Il se traduit par une augmentation graduelle du nombre de noeuds, de la longueur, du diamètre et du degré de ramification atteints par les u.c. successives qui constituent le tronc et les axes latéraux du hêtre. Ce phénomène caractérise aussi le développement de beaucoup de végétaux ligneux (Troll 1937, Tomlinson *et al.* 1973, Barczi *et al.* 1994, Coudurier *et al.* 1994).

Le deuxième gradient concerne l'**évolution de la structure des différentes catégories d'axe du hêtre**. Ce gradient concerne les différences morphologiques entre une entité portée et son entité porteuse ou les modifications observées au cours des ramifications successives d'un ensemble ramifié. En allant du tronc vers l'ordre de ramification ultime, les u.c. constitutives des différents ordres de ramification sont de plus en plus courtes, moins feuillées et moins ramifiées.

Le troisième gradient caractérise **la répartition et la structure des axes latéraux sur les u.c. du hêtre**. En ce qui concerne les rameaux à développement différés qui constituent en majorité le structure de la plante, ils sont plutôt situés au niveau des deux tiers distaux de l'u.c. porteuse. Par ailleurs, chaque axe latéral présente un degré de développement qui est fonction de sa localisation au sein de l'u.c. porteuse. Les axes du haut de l'u.c. sont plus développés que ceux de rang inférieur. Cette situation caractérise le phénomène d'"acrotonie primaire" décrit par Rauh (1939).

Le quatrième gradient concerne **le vieillissement des axes**. Au cours de leur développement, la croissance des structures ramifiées du hêtre évolue par le biais d'une diminution de la longueur et du nombre de noeuds et du degré de ramification des u.c. successives qui les constituent. Cette réduction est le prélude à la mort et à l'élagage naturel de chaque structure ramifiée. Ce phénomène est aussi observé dans la cime de hêtres adultes (Roloff 1988), mais aussi sur d'autres espèces végétales (Roloff 1989, de Reffye *et al.* 1991, Masotti *et al.* 1994, ...) telles que les pins, les cèdres, etc...

En fonction des potentialités du hêtre et du milieu dans lequel se développent les représentants de cette espèce, l'expression de ces gradients peut évoluer. Ces évolutions confèrent aux arbres des formes différentes qui peuvent traduire des organisations différentes. En fonction des types d'organisation adoptés par la plante, le développement de cette essence peut être divisé en phases distinctes.

2. Les notions d'unité architecturale et d'architecture réitérée appliquées à l'exemple du hêtre.

La première phase correspond à **l'élaboration d'un système ramifié organisé autour d'un axe principal**. Cette architecture est achevée au terme d'un phénomène d'établissement de structures de plus en plus grandes qui

s'organisent entre elles par le biais de l'acrotonie, phénomène qui favorise le développement des axes situés au niveau de la partie distale des u.c.. Durant cette période, la plante élabore son unité architecturale. Cette architecture élémentaire est un système ramifié hiérarchique dans lequel les axes qui composent son système caulinaire peuvent être groupés en catégories différentes de par leur structure et leur fonction respectives. La structure et la fonction de chacune de ces catégories dépendent de leur localisation au sein de l'organisme végétal hiérarchisé. Pour le hêtre, le nombre de catégories d'axes est fini et un premier essai de classification des différents types d'axe observés a pu être réalisé par le biais des u.c. qui les constituent **(pl. 25)**.

Tout dépassement de ce degré de ramification spécifique provoque inéluctablement la réitération de l'ensemble du système ramifié (Edelin, 1984) et le **passage vers une architecture sans hiérarchie évidente**, l'architecture réitérée. Cette seconde phase correspond à la formation de la couronne de l'arbre dont l'organisation évoque celle d'une colonie de petits arbres (Oldeman 1974, Torquebiau 1979). La couronne est le résultat de l'édification de troncs surnuméraires (ou complexes réitérés, Oldeman 1974, Edelin 1984) qui reproduisent plus ou moins partiellement le mode de développement et de ramification spécifique exprimé lors de l'édification de l'architecture élémentaire du hêtre.

3. Questions posées lors de la description de l'unité architecturale et de la réitération chez le Hêtre.

3.1. A propos de l'unité architecturale.

La description de l'unité architecturale du hêtre soulève de nombreuses questions auxquelles nous tenterons de répondre au cours de cette discussion. Ainsi, lors de la description des différentes catégories d'axes de la plante, il s'avère que certaines propriétés des axes ne sont pas conservées tout au long de l'édification de l'architecture élémentaire du hêtre. Les résultats de la diagnose de certaines catégories d'axes formées au début du développement de la plante ne correspondent pas toujours aux résultats de la diagnose des mêmes catégories d'axes édifiées au terme de la construction de l'unité architecturale.

Le premier exemple est l'absence de manifestation de la sexualité au moment où l'architecture élémentaire semble achevée. Cette particularité a déjà été observée chez quelques espèces végétales tropicales (Edelin 1984, Sanoja 1992) chez lesquelles, elle est parfois accompagnée d'un changement de forme des feuilles. Ceci suggére qu'au terme de la mise en place de l'architecture élémentaire, les représentants de ces espèces n'ont pas subi toutes les modifications qui confèrent aux organes végétatifs une structure mature permettant par exemple l'expression de la floraison (Barthélémy 1988).

Si l'on se réfère aux définitions proposées à propos de la phase de développement hiérarchique du début de la vie d'un organisme végétal, plusieurs questions peuvent être posées. Pour ce qui est du diagramme architectural, Edelin (1977) le définit de la manière suivante. L'organisme n'est pleinement fonctionnel que lorsque **sa différenciation est achevée**, lorsque tous les types d'axes sont achevés. Quand les stades ultimes de différenciation s'expriment, elle a atteint sa structure fonctionnelle conforme au diagramme architectural,, elle peut vivre ainsi longtemps sans qu'aucun nouvel élément n'apparaîsse. Par ailleurs, l'architecture d'une plante peut être considérée comme un **système ramifié hiérarchique** dans lequel les axes peuvent être groupés en catégories. La structure et la fonction de chaque catégorie sont fonction de son rang. L'identification de l'unité architecturale est achevée par une diagnose complète des caractéristiques morphologiques et fonctionnelles de toutes ses catégories d'axes végétatifs (Barthélémy *et al.* 1989).

- L'unité architecturale correspond-t-elle à un système ramifié hiérarchisée ayant atteint un stade de différenciation maximale ? Ceci ne semble pas être le cas chez le hêtre puisque les axes inflorescentiels font défaut lors de l'atteinte de ce stade de développement.
- Ou bien faut-il simplement considérer l'unité architecturale comme un stade de hiérarchisation maximal atteint par l'organisme à un certain moment de son développement ?

Le second exemple est celui de la marcescence, caractère qui disparaît irrémédiablement au cours du développement du hêtre : certaines catégories d'u.c. entrant dans la constitution des différentes catégories d'axes, marcescentes lorsqu'elles sont formées durant les premiers stades de développement de l'arbre, n'expriment plus ce caractère lorsqu'elles sont formées ultérieurement, bien avant le terme de l'édification de l'architecture élémentaire. Les

caractères morphologiques décrits et répertoriés à la **planche 25** ne permettent pas de prévoir la manifestation ou la disparition de la marcescence, ni l'expression de la sexualité par ailleurs.

- La marcescence et la floraison peuvent-elles être associées à des critères morphologiques simples, visibles extérieurement et caractérisant l'u.c. qui les exprime ?

3.2. A propos de la réitération.

De nombreuses questions sont également soulevées lors de la description de la réitération du hêtre. Différents types de réitérations se produisent. Certaines semblent reproduire le développement d'un axe principal (reprise du modèle de croissance de base). Ce sont généralement des complexes réitérés immédiats ou séquentiels. Tandis que d'autres ne reproduisent que des parties du modèle de croissance de base telles que des branches plagiotropes. Ce sont généralement des complexes réitérés différés ou tardifs issus de méristèmes latents.

Selon Oldeman (1974), la réitération est un processus morphogénétique par lequel l'organisme végétal duplique totalement ou partiellement son architecture élémentaire, son unité architecturale. Si les 2 processus évoqués tantôt peuvent être regroupés sous l'appellation «réitération», ont-ils pour cela la même connotation au cours du développement du hêtre ? L'origine, les modalités de formation et la morphologies sont autant d'éléments qui amènent à séparer les 2 types de complexes réitérés.

- Peut-on attribuer aux différents types de complexes réitérés différentes connotations telles que duplication[16] ou bien réitération[17] comme le pressentent quelques auteurs (Edelin 1984, Drénou 1994) ?
- A partir de quels éléments, ces différentes connotations peuvent-elles être soulignées ?

4. <u>Mise en évidence d'un trait supplémentaire de la croissance du hêtre</u>.

Partant de la description, à partir de quelques caractères simples de l'u.c. (mode de croissance, mode de ramification, position de la sexualité, ...), la première étape de l'étude architecturale a permis d'accéder à l'organisation globale du hêtre et de voir de quelle manière les axes en présence s'organisaient les uns par rapport aux autres. Au cours de cette approche globale, il est par la suite nécessaire à l'observateur qui considère un végétal de plus en plus grand, de s'éloigner du sujet d'observation afin d'en percevoir tous les contours. Lors du changement de niveau d'observation, certains critères fondamentaux mais dont l'évolution est discrète, sont occultés. Devant les lacunes subsistant au terme de la première étape, il convient de revenir à un niveau d'observation plus fin et de reconsidérer la morphologie des u.c., éléments de construction de la plante.

Ce retour vers un niveau de description morphologique plus fin a effectivement montré qu'au cours du développement du hêtre, la morphologie des différentes catégories d'u.c. n'est pas stable et qu'elle évolue graduellement. C'est notamment le cas des u.c. courtes non ramifiées, formées tout au long de la vie du hêtre et en tout point de son appareil caulinaire. C'est aussi le cas d'u.c. plus longues.

Cette évolution graduelle d'une catégorie d'u.c. donnée au cours du développement du hêtre constitue un élément fondamental qui pourrait fournir des réponses aux questions posées précédemment.

Au cours de cette discussion, nous examinerons en premier lieu ce nouvel élément et ce que l'on sait par ailleurs chez d'autres végétaux.

- Ce phénomène ayant trait à la croissance du hêtre est-il complètement nouveau ?
- Ou bien n'est-il qu'un nouveau type d'expression d'un phénomène très général observé chez de nombreux végétaux ?

---

[16] Dupliquer (du latin *duplicare*) : doubler. La duplication est l'opération par laquelle on double une quantité, un volume (Petit Robert, 1990).

[17] Réitérer (du latin *reiterare, de iterare*) : Faire de nouveau, faire plusieurs fois. Recommencer, refaire, renouveler, répéter. La réitération est l'action de réitérer (Petit Robert, 1990).

- Quel genre de renseignement, cet élément apporte-t-il ?

Dans une seconde partie, nous examinerons l'apport de la connaissance de cet élément dans la perception des différents phénomènes qui jalonnent le développement du hêtre.

- De quelle manière peut-on envisager le développement de cette essence ?
- Peut-on trouver une signification aux différents phénomènes qui ponctuent le développement du hêtre?

II. L'EVOLUTION MORPHOLOGIQUE DES U.C. AU COURS DE L'ONTOGENIE DU HETRE.

L'analyse morphologique de quelques catégories d'u.c. d'un an a montré que celles-ci évoluent de manière significative au cours du temps. Elle a montré aussi que cette évolution est en rapport direct avec la croissance en hauteur des arbres et avec le degré de complexité qu'ils atteignent au cours de leur développement. Différents caractères ont été décrits sur les u.c. courtes. Ces caractères concernent leur tige et les organes foliaires qu'elle porte.

1. Evolution de la morphologiques des feuilles des u.c. courtes d'un an au cours du développement du hêtre.

1.1. Evolution de la surface des limbes foliaires.

Lorsque l'on considère les u.c. successives constituant le ou les axes principaux composant le système caulinaire des arbres se développant en futaie claire, celles-ci présentent des structures différentes selon le rang ontogénique qu'elles occupent **(pl. 42, fig. 1)**. Les u.c. sont relativement courtes au début du développement de la plante. Elles ont une longueur maximale lors de la formation des premiers complexes réitérés. Puis les u.c. qui constituent les différents axes principaux de la couronne présentent de nouveau des mensurations plus modestes à mesure que celle-ci s'agrandit.

Cette évolution figurée par une courbe en cloche est reprise par l'évolution de la surface des limbes foliaires portés par les u.c. courtes des parties les plus hautes des arbres à différents stades de leur développement **(pl. 42, fig. 2)**. L'existence d'un lien entre le taux d'accroissement annuel des axes et la surface des feuilles de leurs u.c. courtes est confirmée par l'exemple des arbres en plantations plus ou moins denses **(pl.41)**. Les arbres ayant le taux d'accroissement annuel le plus important ont aussi des u.c. courtes portant les feuilles les plus grandes. Ce type de relation a été observé sur des espèces herbacées, *Helianthus annus* L, Composée (Pieters 1985) ou ligneuses comme *Populus euramericana* (Pieters 1974, 1993), ou bien encore sur plusieurs espèces tropicales (Lauri 1988). Cet auteur, travaillant sur l'évolution du métamère[18] chez une Cecropiaceae de Guyane, *Cecropia obtusa*, décrit la relation entre la vitesse de croissance en longueur des axes, leur croissance en épaisseur et la dimension des organes foliaires. Une croissance en longueur rapide des axes est associée à l'acquisition d'une tige épaisse et à la formation de feuilles de grandes dimensions **(pl. 43, fig. 1)**.

Planche 42. Comparaison entre l'évolution du taux d'accroissement annuel de l'appareil caulinaire du hêtre **(A)** et l'évolution des différents caractères morphologiques des u.c. courtes d'un an **(B)**.

[18] Le métamère est constitué d'un entre-noeud, de son noeud, de la feuille qu'il porte et d'un méristème latéral à l'aisselle de la feuille (White 1979).

L'évolution de la surface des feuilles du hêtre est largement indépendante de la structure des u.c. courtes qui les portent puisque, tout au long du développement du hêtre, ces dernières présentent la même longueur et la même organisation. Par ailleurs, après une évolution et une stabilisation du nombre de noeuds et du diamètre des u.c. courtes, la surface foliaire continue d'évoluer. Chez le hêtre, les feuilles ne rendent pas compte des dimensions des u.c. courtes dont elles sont directement issues. **La surface des feuilles des u.c. courtes semble aller de pair avec la vigueur**[19] **globale de la plante ou avec la vigueur d'une partie donnée de son système ramifié à un moment donné de sa vie**, au sens donné au mot vigueur par Champagnat (1954) ou par Oldeman (1974).

Cette relation est confirmée par les travaux de Roloff (1985) et peut expliquer l'évolution de la taille des feuilles produites par les hêtres d'une année sur l'autre. Etudiant la croissance de hêtres adultes en Allemagne, cet auteur observe une augmentation importante des dimensions des feuilles portées par des u.c. courtes entre les années 1984 et 1985 **(pl. 43, fig. 2 B)**. Cet auteur présente aussi l'évolution au cours du temps de la longueur des u.c. successives d'axes principaux de la couronne d'arbres de 80 ans **(pl. 43, fig. 2 A)**. Ces arbres présentent le même phénomène de diminution du taux de croissance annuel que celui observé chez des arbres de Lorraine (Est de la France). Cette diminution est aussi associée à l'alternance d'années durant lesquelles les arbres poussent peu et fleurissent massivement (années 1960, 1965, 1977 et 1984) et d'années durant lesquelles ils poussent et ramifient plus sans fructification remarquable. Il s'avère que les petites feuilles produites en 1984 correspondent à une année de faible croissance, tandis que les plus grandes feuilles ont été produites en 1985 lors de la reprise massive de l'expansion de leurs couronnes.

Planche 43. Relation entre la croissance des axes et la surface des feuilles qu'ils portent.

Figure 1 - Evolution de la dimension des métamères chez *Cecropia obtusa* (MORACEAE) (d'après Lauri 1988) ; en encadré sont figurés plusieurs noeuds dont un a été représenté avec sa feuille ; le figuré grisé représente les structures secondaires, le blanc les structures primaires.

Figure 2 - Evolution du taux de croissance annuel chez *Fagus sylvatica* et évolution de la dimension des feuilles produites au cours des 2 dernières années de croissance (d'après Roloff 1985)

A -Evolution de la longueur des u.c. successives d'axes principaux de la couronne de 2 hêtres adultes.

B - Evolution de la surface des feuilles portées par des u.c. courtes formées durant les 2 dernières années de croissance d'arbres adultes, respectivement 1984 et 1985. La feuille nervurée (milieu) figure la surface moyenne des feuilles mesurées tandis que les feuilles non nervurées (premierplan et arrière plan) figurent la plus grande et la plus petite feuille mesurée au sein de l'échantilllon.

[19] Différentes conceptions de la vigueur sont proposées dans la littérature. Gill et Tomlinson (1971) apprécient la vigueur par la mesure du plastochrone, tandis que Champagnat (1954) considère plutôt la durée de la période de croissance et l'occurence de levées d'inhibitions qui s'exprime par la formation de rameaux latéraux à développement immédiat. Dans un cas comme dans l'autre, les individus les plus vigoureux sont ceux qui forment les pousses les plus feuillées ou les plus longues.

1.2. Evolution de la forme des limbes foliaires.

Chez le hêtre, l'évolution de la morphologie foliaire **(pl. 42, fig. 1 B)** s'exprime par la formation de feuilles constituées d'un limbe plus rond à mesure que l'arbre grandit en hauteur et en complexité. Cette évolution semble liée aux différents degrés d'organisation que la plante présente au cours de son ontogénie.

Le dimorphisme foliaire des végétaux a été largement décrit par le passé (Goethe 1790, ...) sur de nombreuses espèces, ayant un développement dit «hétéroblastique» (Goebel 1898), chez lesquelles la forme des feuilles évoluait de manière évidente ; c'est notamment le cas du lierre (*Hedera helix*, ARALIACEAE) ou bien encore d'une espèce de la famille des MORACEAE, *Artocarpus elasticus* **(pl. 44, fig. 1)**. A cette notion, est associée celle de développement dit «homoblastique» (Goebel 1898) au sein duquel la forme des feuilles n'évolue pas de manière évidente au cours de la croissance des végétaux ; c'est notamment le cas du hêtre ou bien encore d'une espèce de la famille des VOCHYSIACEAE, *Vochysia surinamensis* **(pl. 44, fig. 2,** d'après Sanoja 1992**)**. Dans ce dernier cas, la mise en évidence d'une éventuelle évolution morphologique nécessite alors la réalisation d'analyses morphologiques plus fines prenant en compte d'autres caractères tels que le nombre de nervures, la pilosité, ... (Gorenflot 1979). Le changement de la forme des feuilles, souvent associé au passage d'une phase stérile vers une phase reproductive d'un végétal (Stephens 1945, ...), est considéré comme étant le résultat d'une évolution du fonctionnement et de la physiologie des méristèmes (Allsopp 1967). Chez le lierre par exemple, le changement de la forme des feuilles au cours de la croissance du végétal qui passe d'une phase juvénile grimpante et non florifère à une phase mature érigée et florifère (Robbins 1957, 1961), s'accompagne de la modification de nombreuses potentialités internes comme l'aptitude à l'émission des racines adventives ou au bouturage (Doorenbos 1954, Poethig 1990). De même chez *Sequoiadendron giganteum*, les rameaux à feuillage de type juvénile se bouturent plus aisément que ceux d'aspect plus âgés (Monteuuis 1985, Monteuuis et Bailly 1987). **La forme des feuilles ou des limbes foliaires peut alors constituer un moyen d'approximation du degré de différenciation, de l'»âge physiologique» d'un végétal** (Benedict 1915, Ashby 1948,...).

1.3. Evolution de l'épaisseur des limbes foliaires.

L'évolution de la forme des feuilles des u.c. courtes du hêtre est aussi accompagnée d'une évolution de l'épaisseur de leurs limbes **(pl. 42, fig. 2)**.

Les variations de l'épaisseur des feuilles chez un végétal ont été essentiellement décrites en relation avec les conditions lumineuses (Duba et Carpenter 1980, Fetcher *et al* 1983, Nygren et Kellomaki 1983, Fisher 1986, Ducrey 1992, Jones 1995, ...), les feuilles exposées au plein soleil étant plus épaisses mais aussi plus petites que les feuilles à l'ombre. Le hêtre européen ne déroge pas à cette règle (Aussenac et Ducrey 1977, Thiébaut *et al* 1990, Masarovicova et Stephancik 1990, ...). A mesure que l'on progresse du bas vers le haut de la couronne d'un hêtre adulte en situation de futaie, l'intensité de la lumière incidente est plus importante. Les feuilles sont aussi de plus en plus épaisses tandis que leur surface est de plus en plus petite (Aussenac et Ducrey 1977). Dans notre cas, les feuilles ont été prélevées dans les parties les plus hautes du houppier d'arbres d'âges différents, poussant sur un même site et ne subissant pas l'ombrage d'arbres voisins dominants. Ici, l'épaisseur des limbes foliaires semble être en relation directe avec la structure, la complexité et les dimensions atteintes par les arbres qui les portent. Elle est faible pour les feuilles des petits arbres âgés de 7 ans et importante sur les grands arbres centenaires.

Planche 44. Relation entre le stade de développement atteint par les arbres et la forme des feuilles qu'ils portent.

Figure 1 - Chez *Artocarpus elasticus* (MORACEAE) (d'après Edelin 1984).
Figure 2 - Chez *Vochysia surinamensis* (VOCHYSIACEAE) (d'après Sanoja 1992).

L'épaississement des feuilles est le résultat d'une augmentation de la quantité des tissus (parenchymes palissadique et lacuneux) de leur mésophylle, la proportion de tissu palissadique par rapport à l'épaisseur de la feuille étant relativement constante (Aussenac et Ducrey 1977). L'épaississement du parenchyme palissadique se traduit par une augmentation du nombre d'assises cellulaires. Cette situation confirme l'hypothèse émise par Thiébaut *et al* (1990). Selon ces auteurs, l'épaisseur du limbe des feuilles printanières peut varier avec l'âge, de même que le nombre d'assises palissadiques peut augmenter de manière systématique dans les feuilles printanières des arbres adultes et seulement de manière occasionnelle chez celles des jeunes individus. Ainsi durant leur jeune âge, les hêtres forment des feuilles fines qui se rapprochent plus de feuilles d'"ombre", tandis que dans le vieil âge, les arbres forment plutôt des feuilles épaisses dites de «lumière». **A chaque stade de développement du hêtre, correspond une morphologie foliaire donnée qui peut à tout instant être modulée par les conditions du milieu**.

Cette situation, qui confirme le caractère sciaphile des jeunes hêtres et héliophile des vieux hêtres, est comparable à celle observée par Cameron (1969) sur *Eucalyptus fastigata*. Cette espèce forme au cours de son développement des feuilles juvéniles, des feuilles intermédiaires et des feuilles adultes. En faisant pousser des *Eucalyptus* sous différentes intensités d'éclairement (en allant des plus faibles aux plus fortes), cet auteur a constaté que les arbres pouvaient former les différentes catégories de feuilles énumérées en proportion variable. Il a aussi constaté qu'au sein de chaque catégorie, l'épaisseur des limbes pouvait varier, les feuilles formées à la lumière étant toujours plus épaisses que celles formées à l'ombre.

L'évolution de l'épaisseur des limbes foliaires semble fournir le même type de renseignement que la forme foliaire et illustre d'une autre manière l'évolution graduelle de la plante vers des états physiologiques ultérieurs en formant des organes foliaires plus élaborés.

1.4. Conclusion.

L'évolution de la **surface** des limbes foliaires rend compte de l'évolution du taux de croissance annuelle d'un ou plusieurs axes principaux du système caulinaire du hêtre.

En revanche, l'évolution de la **forme** et de **l'épaisseur** des limbes rend compte à un autre niveau de la croissance de la plante. Au cours de son ontogénie, un individu édifie un système ramifié aérien de plus en plus complexe. Ce développement peut être représenté sous la forme d'une **production annuelle totale de matière sèche** traduisant l'activité annuelle des méristèmes terminaux des arbres (Kozlowski 1971), mais aussi celle des méristèmes histogènes, comme le montre Möller *et al.* (1954) sur des hêtres au Danemark. Au début de leur développement, la production annuelle augmente rapidement, puis se stabilise à l'approche de la maturité sexuelle. Cette évolution est figurée par une courbe sigmoïdale **(pl. 42, fig. 1)** dans l'intervalle des classes d'âges étudiées par Möller *et al.* (arbres de 0 à 120 ans).

Nous sommes arrivés au terme des caractères morphologiques ayant trait aux feuilles des u.c. courtes. Qu'en est-il de la morphologie de la tige de ces mêmes u.c. ? Il s'avère que les caractères analysés sur la tige des u.c. courtes présentent aussi une évolution sigmoïdale au cours du développement des arbres.

- La similitude entre l'évolution de la morphologie foliaire et l'évolution de la morphologie caulinaire chez les u.c. courtes signifie-t-elle que cette dernière pourraient traduire un état physiologique chez le hêtre ?
- De même, la similitude entre l'évolution de la production annuelle de matière sèche et l'évolution de la morphologie caulinaire chez les u.c. courtes signifie-t-elle que cette dernière peut rendre compte du degré d'activité atteint par l'ensemble des méristèmes des hêtres à différents moments de la vie des arbres?

Nous tenterons de répondre à ces questions en replaçant la différenciation morphologique des u.c. courtes au sein du développement du hêtre et en analysant les différentes étapes de construction de son système ramifié, mais aussi en considérant les modalités d'évolution de la structure caulinaire observées chez d'autres espèces végétales.

2. Evolution des différents caractères morphologiques caulinaires analysés sur les u.c. courtes d'un an au cours du développement du hêtre.

Chez le hêtre, l'évolution de la structure de la tige des u.c. courtes, mais aussi d'une certaine catégorie d'u.c. longues d'un an formées tout au long du développement des arbres, se traduit par une augmentation de leur nombre de noeuds et de leur diamètre. Cette évolution sigmoïdale se divise en deux phases: une phase d'évolution rapide suivie par une phase de stabilisation **(pl. 42, fig. 2)**. Ce type d'évolution des structures caulinaires a été décrit chez de nombreux végétaux.

2.1 Quelques exemples d'évolutions de la structure caulinaire primaire chez les végétaux.

L'augmentation du diamètre d'un axe, généralement associée à une augmentation de l'importance de ses feuilles durant les premiers stades de développement des végétaux, est un phénomène connu (Allsopp 1967, Mason 1983). Il peut être le résultat de l'adjonction de tissus d'origines différentes au cours de la croissance du végétal. Les tissus du système caulinaire de certains végétaux peuvent avoir une origine soit entièrement primaire, soit à la fois primaire et secondaire.

Des 2 types de structures générées, celle qui nous intéresse particulièrement est la structure primaire. Elle traduit les potentialités intrinsèques du méristème primaire. Le fonctionnement des méristèmes évolue tout au long du développement du végétal, en tout points de sa structure et l'évolution de la structure caulinaire primaire est le reflet direct de cette évolution fonctionnelle. Par ailleurs, cette structure reste inscrite dans les axes, tandis que les feuilles, partie de l'axe feuillé, disparaissent rapidement en emportant avec elles le témoignage de cette évolution fonctionnelle. Du fait de leur persistance, les caractères caulinaires nous intéressent particulièrement pour la compréhension du développement du hêtre.

L'évolution morphologique de la structure caulinaire primaire a été mise en évidence chez de nombreux végétaux appartenant aux groupes des Ptéridophytes et des Spermaphytes monocotylédones ou dicotylédones.

2.1.1. Chez quelques Ptérydophytes.

Les observations les plus spectaculaires ont été réalisées chez des espèces éteintes ou actuelles appartenant au groupe des ptérydophytes. Travaillant sur l'évolution de la morphologie interne de la tige de *Lepidophloios wunschianus*, Walton (1934) observe qu'à la base de la partie aérienne et de la partie souterraine d'une tige, la moelle est inexistante ; les éléments conducteurs constituent un cylindre plein au centre de l'axe (structure protostélique). En revanche, à mesure que l'on progresse vers les parties supérieures de la tige, une moelle fait son apparition au centre de l'axe, limitée à sa périphérie par un manchon continu d'éléments conducteurs (structure siphonostélique). Les mêmes observations sont réalisées par Lemoigne (196?) lors de la description du phénomène de médullation chez certains représentants des genres *Sigillaria*, *Lepidodendron* et *Lepidophloios*. Eggert (1961), lors de la description de la structure interne d'un Lycopode arborescent, présente un schéma de la distribution de xylème et de la moelle au sein de la tige du végétal de sa base jusqu'à ses branches ultimes **(pl. 45, fig. 1)**. L'axe, protostélique à la base, devient siphonostélique à mesure que l'on se rapproche des ramifications, présente une structure stable ensuite, puis devient à nouveau protostélique dans les petites branches terminales.

Plus récemment, des études sur les fougères actuelles à tige dressée ont révélé que l'accroissement en épaisseur se réalise, en l'absence de formations secondaires, par l'augmentation de la dimension des bases foliaires et la multiplication du nombre d'hélices foliaires. Chez *Dryopteris filix-mas*, la jeune plante possède 2 hélices foliaires, puis ce nombre passe à 3 lorsqu'une dizaine de feuilles est formée et enfin à 5. La plante a alors atteint son niveau de complexité définitif (Vindt-Balguerie 1988). Des modalités de développement similaires ont été observées chez les fougères arborescentes, notamment chez *Cyathea arborea* **(pl. 45, fig. 2)** (Vindt-Balguerie 1988), chez *Cyathea manniana*, espèce munie de stolons (Hallé 1965), mais aussi chez la scolopendre (*Phyllitis scolopendrium*, FILICINEE) (Vindt-Balguerie 1988). Si on admet qu'une plante est adulte lorsqu'elle est apte à se reproduire (excepté les cas de néoténie), les représentants de cette espèce atteignent cet état lorsque la tige présente 5 hélices foliaires. Ainsi parmi un peuplement de scolopendres adultes ayant à la fois des feuilles fertiles et des feuilles stériles, des tiges de faible diamètre avec des feuilles de taille normales disposées sur 3 hélices seulement ne portaient aucune fronde sporifère (Vindt-Balguerie 1988).

Une augmentation graduelle des dimensions du méristème édificateur est associée à la modification de la phyllotaxie, des dimensions des feuilles et de la circonférence de la tige des végétaux considérés (Michaux-Ferrière 1971a et 1973, Vindt-Balguerie 1971 et 1988). La coupe longitudinale de jeunes et de vieux méristèmes de *Pteris cretica* (Michaux-Ferrière 1971a) montre l'évolution de la structure du méristème au cours du développement de la fougère. Au début de la vie du végétal, le jeune méristème présente un dôme végétatif et une apicale caulinaire très active. Au-dessous de ce dôme, des cellules moins actives assurent la transition avec le procambium caulinaire central auquel se rattachent directement les procambiums foliaires. Dans ce type de structure, le méristème médullaire est absent (pas de production de moelle). Chez le méristème plus âgé, l'apicale caulinaire est inactive et sous le dôme apical, une zone méristématique donne naissance au parenchyme médullaire qui produira la moelle.

Au cours du développement de la plante, la structure du méristème se modifie tandis que l'apex s'élargit. Ce changement s'accompagne de la perte progressive de l'activité histogène de l'apicale au profit des cellules plus latérales (création d'un «anneau initial»), de l'apparition d'un méristème donnant naissance à la moelle et de la dissection du cylindre conducteur continu par le départ des faisceaux foliaires formant des fenêtres foliaires. L'évolution caulinaire ne se limite pas à l'apparition de la moelle, elle se poursuit par l'agrandissement de celle-ci jusqu'à ce que la tige atteigne une structure adulte stable autorisant l'expression de la sexualité par exemple.

Planche 45. Evolution de la structure caulinaire primaire chez quelques ptérydophytes.

Figure 1 - Diagramme de la section longitudinale du système vasculaire d'un lycopode arborescent montrant la distribution du xylème primaire et du xylème secondaire de la base vers les branches ultimes (d'après Eggert 1961),

Figure 2 - Schémas de coupes transversales faites dans les troncs de *Cyathea arborea* (d'après Vindt-Balguerie 1988).
A - Tige encore jeune,
B et C - Tige adulte à 5 hélices foliaires,
D - Tige adulte à divergence d'environ 3/8.

(Xylème primaire : xyl. I, xylème secondaire : xyl. II, moelle : mo., xylème : figuré noir, phloème : figuré pointillé, faisceau intracortical : f.c, faisceau intramédullaire : f.m., sclérenchyme : scl., trace foliaire : tf., position des cicatrices et segments foliaires sur la tige : p., coussinet foliaire : cf.)

2.1.2. Chez quelques monocotylédones.

Des modalités similaires d'évolution de la structure primaire caulinaire sont décrites chez de nombreux végétaux monocotylédones (Holttum 1955, ...). Faisant suite à ces travaux, Tomlinson établit la notion de «croissance d'établissement» (establishment growth) lors de l'étude de la croissance juvénile de monocotylédones arborescentes (Tomlinson 1960a, 1964). Chez les palmiers monocaules du genre *Cocos* dépourvus de croissance secondaire, le développement de la tige principale présente 3 phases de croissance successives. La première est la **phase juvénile,** durant laquelle il y a augmentation de la taille et de la complexité des feuilles. Cette augmentation est accompagnée d'une évolution des dimensions des entre-noeuds associés aux feuilles juvéniles qui restent toujours courts mais sont successivement plus larges **(pl. 46, fig. 1)**. Les tissus de ces entre-noeuds ne sont pas entièrement produits par le méristème terminal, mais par un méristème d'épaississement primaire qui s'établit de manière graduelle au sein de la tige juvénile en croissance. Le résultat de cet établissement graduel («establishment growth») est la production d'un axe massif conique dont la pointe est dirigée vers le bas. Lorsque le diamètre maximal spécifique est atteint, le maintien de la structure à cette dimension est assuré par l'activité du méristème d'épaississement primaire. Cette partie juvénile se distingue par la présence d'entre-noeuds courts, de racines adventives. La **phase adulte** végétative est atteinte au terme de l'évolution graduelle de la structure caulinaire de l'axe principal. Cette seconde phase est caractérisée par un feuillage adulte et par l'absence de racines adventives. Après une période limitée de croissance végétative, la troisième phase est atteinte, c'est la phase adulte reproductive qui correspond à l'apparition de la sexualité.

Cette progression vers des structures caulinaires et foliaires plus importantes se produit aussi au cours du développement de 2 orchidées de Guyane française, *Gongora quinquenervis* (Barthélémy, 1987) et *Encyclia vespa* (Barthélémy, 1988) **(pl. 46, fig. 2)**. Ces 2 espèces ont une croissance modulaire. Chaque noveau module végétatif, produit par un méristème latéral situé à l'aisselle d'une feuille de celui qui le précède est aussi plus gros avec des feuilles plus développées. A partir d'une certaine dimension, ils peuvent fleurir terminalement ou latéralement. De même chez une Commelinaceae formant des stolons, *Callisia fragrans*, la phase d'établissement de la tige à feuilles assimilatrices se traduit par une augmentation du diamètre de la tige, de la taille de ses feuilles et d'une diminution de la longueur des entre-noeuds (Lauri 1986). Cette phase est suivie par une phase de croissance, durant laquelle les dimensions des organes de la tige n'évoluent pas, et par la mise en place d'une inflorescence terminale.

2.1.3. Chez quelques dicotylédones.

De nombreux exemples existent aussi chez les **dicotylédones**. Chez le paliure (*Paliurus australis,* RHAMNACEAE), le phénomène dominant de l'évolution juvénile reste l'augmentation progressive de la masse du méristème terminal de l'axe orthotrope en prélude à l'apparition des rameaux latéraux qui portent la sexualité.

Planche 46. Evolution de la structure caulinaire primaire chez quelques monocotylédones.

Figure 1 - Phase juvénile chez des palmiers (d'après Tomlinson1960a).
A - Jeune *Phoenix*,
B à D - 3 stades de développement successifs de la partie basale de l'axe d'un palmier monocaule tel que *Cocos*,
E et F - 2 stades de développement successifs de la partie basale de scions de monocotylédones avec des entrenoeuds allongés comme chez des palmiers *Iriartoideae* et des *Pandanus*.
G et H - 2 stades de développement successifs de la partie basale chez *Sabal spp*.

Figure 2 - Architecture de 2 espèces d'orchidées. Les pointillés représentent les modules stériles.
A - chez *Gongorea quinquenervis* (d'après Barthélémy 1987),
B - chez *Encyclia vespa* (d'après Barthélémy 1988).

(Inflorescence : inf., racine : rac., pseudobulbe : psb., feuille : f.)

Puis, le phénomène inverse se produit lorsque l'arbre vieillit (Roux, 1968). Sinnot (1936), étudiant la croissance de haricots, a remarqué une augmentation marquée de la taille des feuilles jusqu'à un certain point, mais qu'ensuite, la courbe s'aplatit et l'augmentation de la taille de la plante n'a plus d'effet sur la taille moyenne de l'organe. L'explication de cette différence entre jeunes et vieilles plantes est le fait de la taille de l'apex méristématique. Au début de la vie des jeunes plantes, les points de croissance augmentent progressivement en diamètre vers un maximum qui sera atteint juste avant la floraison.

2.1.4. Conclusion.

L'ensemble de ces travaux décrit un phénomène commun à de nombreux végétaux : une augmentation graduelle de la structure primaire de l'axe épicotylé au début du développement de la plante qui progresse vers une structure stable permettant l'expression de sa sexualité. Ce phénomène est associé à une augmentation de la surface et de la complexité des feuilles, mais aussi à la formation de nouvelles génératrices ayant pour effet d'augmenter le nombre de feuilles par unité de longueur d'axe. Cette évolution est la traduction directe d'un changement de la structure et du fonctionnement du méristème édificateur qui devient de plus en plus large. Elle se poursuit jusqu'à ce que l'axe acquière certaines dimensions à partir desquelles la sexualité peut s'exprimer. La période d'évolution graduelle correspond à la phase juvénile stérile, tandis que l'acquisition d'une structure minimale nécessaire à la floraison correspond à l'entrée dans la phase mature de la plante (Brink 1962, Hackett 1985, Wareing 1959 et 1961, ...).

2.2. Les modalités d'évolution de la structure caulinaire primaire chez le hêtre.

Chez le hêtre, la mesure du diamètre des u.c. d'un an peut rendre compte de la proportion de moelle et de xylème primaire de la tige **(pl. 28, fig. 5)** et, dans une certaine mesure, de sa structure primaire. Ainsi, les résultats obtenus chez le hêtre peuvent être comparés à ceux décrits chez d'autres espèces végétales.

Au cours de l'analyse morphologiques du hêtre, nous avons pu observer que l'évolution du nombre de noeuds et du diamètre de la tige des u.c. d'un an peut s'exprimer suivant 2 modalités différentes **(pl. 47, fig. 1et 2 A)** mises en évidence lors de la considération :

- des u.c. successives le long d'un axe donné,
- d'un certain type d'u.c. répété au cours du développement de la plante, les u.c. courtes.

2.2.1. L'évolution des u.c. successives d'un axe principal chez le hêtre.

Cet axe peut être le tronc. Il est constitué, au cours des premières étapes de son développement, d'u.c. successives de plus en plus longues et feuillées **(pl. 47, fig. 1 B, trait plein)**, faites d'entre-noeuds plus longs à mesure qu'elles sont formées.

Planche 47. Les modalités d'évolution de la structure caulinaire primaire chez 3 végétaux ramifiés.

Figure 1 - Chez *Fagus sylvatica*.

A - Le statut des structures considérées dans la plante ; le trait gris figure la structure globale de la plante, le trait noir souligne une structure directrice dans la plante, tandis que les figurés ronds désignent la situation topographique des u.c. courtes prélevées et décrites.

B - Evolution de la morphologie des u.c. constituant les différentes structures considérées dans la plante et designées en **A** ; le trait plein figure l'évolution de la structure des u.c. successives d'une structure directrice tandis que le trait en pointillé figure l'évolution de la structure d'un type d'u.c..

Figure 2 - Chez *Alstonia vieillardii* (APOCYNACEAE) (d'après Lauri *et al.* 1991).

A - Le statut des structures considérées dans la plante ; le trait gris figure la structure globale de la plante tandis que le trait noir souligne une structure directrice dans la plante.

B - Evolution de la morphologie des métamères constituant les différents modules considérées dans la plante et designés en **A**.

Figure 3 - Chez *Rhopalostylis sapida* (d'après Tomlinson et Esler 1973). Relation entre le diamètre et la longueur de l'axe épicotylé.

Puis, lorsque le tronc se divise, donnant naissance à la couronne de l'arbre, la situation s'inverse et les u.c. successives sont de plus en plus courtes et fines. En ce qui concerne le diamètre des u.c. successives un an après leur formation, ce caractère n'a pas fait l'objet d'une description particulière. Il s'avère cependant qu'une relation linéaire étroite existe entre le nombre de noeuds et le diamètre d'une u.c., comme cela est le cas des u.c. courtes du hêtre **(pl. 26, fig. 5)**. Cette situation nous permet, connaissant l'évolution du nombre de feuilles des u.c. successives d'un axe principal, d'envisager une évolution approximative de leur diamètre figurée par une courbe en cloche **(pl. 47, fig. 1 B, trait plein)**. Cette modalité est semblable à celle observée par Lauri *et al.* (1991) chez divers végétaux. Ces auteurs, inspirés par les théories morphométriques (Corner 1949, 1954) et considérant le métamère comme unité de construction de la plante, ont observé l'évolution de cette entité au cours du développement de diverses espèces végétales ayant un développement modulaire (notamment *Alstonia vieillardii,* APOCYNACEAE). La dynamique de croissance des végétaux est étudiée en relation avec les variations des paramètres du métamère (longueur, largeur de l'entre-noeud et surface de la feuille qui lui est associée). A partir de ces critères mesurés le long d'une succession linéaire de modules, Lauri décrit 2 phénomènes différents :

- une évolution de la «dimension»[20] des structures successivement formées,
- une évolution de l'équilibre entre les parties caulinaires et foliaires composant le métamère (notions d' «axialisation» et de «foliarisation»).

Chez *Alstonia vieillardii* **(pl. 47, fig. 2)**, une des espèces étudiées, les premiers modules formés sont constitués de métamères ayant des dimensions de plus en plus importantes, tandis qu'au niveau des modules supérieurs, le phénomène inverse se produit. Une évolution de leur caractère axialisé ou foliarisé est associée à cette évolution de la «dimension» des métamères. Les métamères des premiers modules présentent une axialisation progressive en rapport avec une augmentation de leur vitesse de croissance, puis le phénomène s'inverse et il y a une foliarisation progressive des métamères en allant vers les modules supérieurs plus petits ; cette inversion est associée à une diminution de leur vitesse de croissance. Plus une u.c. est longue et plus elle est axialisée, plus une u.c. est courte et plus elle est foliarisée.

Une «propension à fleurir» est associée à cet état foliarisé. Plus un module est constitué de métamères foliarisés et plus il sera florifère. Ces résultats sont confirmés par des observations réalisées sur différentes variétés de cerisiers (*Prunus avium*, ROSACEAE) chez lesquels la floraison n'apparaît qu'à la base d'u.c. longues et sur la totalité d'u.c. courtes. Sur ces u.c., les zones sexuées sont dans un état foliarisé tandis que les zones stériles sont plutôt axialisées (Lauri 1991).

2.2.2. L'évolution des u.c. courtes au cours du développement du hêtre.

Cette seconde modalité **(pl. 47, fig. 1 B, trait pointillé)** constitue un élément nouveau en ce qui concerne la croissance du hêtre. Les u.c. courtes sont des entités clairement définies (entre-noeuds courts et inaptitude à ramifier) au sein de la plante. Cependant, les modalités de fonctionnement des méristèmes responsables de leur édification évoluent significativement au cours du développement du hêtre. Les u.c. courtes présentent un nombre de noeuds et un diamètre qui évoluent continûment dès le début du développement du végétal et se stabilisent vers l'âge de 30 ans environ, tandis que la sexualité se manifeste au sein du végétal. Cette évolution sigmoïdale rappelle tout à fait celle du diamètre primaire de l'axe épicotylé chez un palmier de Nouvelle Zélande, *Rhopalostylis sapida* Wendl. et Drude (Tomlinson et Esler 1973), évoluant vers une structure adulte **(pl. 47, fig. 3)**.

[20] Des mesures sur le métamère, Lauri *et al* (1991) tirent les paramètres suivant : le paramètre T = aV + S et le paramètre D = bV - S (V : racine cubique du volume de l'entre-noeud, S : racine carré de la surface de la feuille qui lui est associée, a et b : des constantes positives). Le paramètre T oppose des structures de dimensions importantes (fortes valeurs de T) et des structures de faibles dimensions (faibles valeurs de T). Le paramètre D oppose des structures à "dominante axiale" dites axialisées (fortes valeurs de D) et des structures à "dominante foliaire" dites foliarisées (faibles valeurs de D).

2.3. La place de l'u.c. courte au sein du système caulinaire du hêtre. Le concept de plagiotropie.

Roux (1968) et Bancilhon (1969) se sont intéressés aux relations existant entre un axe édificateur et sa ramification chez différentes espèces de *Rhamnaceae* et d'*Euphorbiaceae*. *Phyllanthus amarus* est une *Euphorbiaceae* herbacée qui aura retenu le plus l'attention des chercheurs **(pl. 48, fig. 1)**. *P. amarus* est constitué d'un axe épicotylé orthotrope composé d'une succession de noeuds n'ayant pas la même structure en fonction du rang qu'ils occupent. Cette évolution est le fait d'un méristème terminal dont la structure et le fonctionnement se modifient graduellement (Roux 1968). A mesure qu'il devient plus gros, le méristème terminal forme un axe vertical dont l'évolution morphologique est marquée par un changement de la structure des aisselles foliaires comportant 1 puis 2 bourgeons, l'apparition des premières ramifications latérales plagiotropes à développement immédiat et une diminution de la taille des feuilles assimilatrices successives. Par la suite, le méristème terminal ne forme plus que des écailles au moment de l'apparition des rameaux latéraux plagiotropes qui auront l'exclusivité de la photosynthèse.

Lorsque les rameaux latéraux plagiotropes sont formés, leur développement et leur structure sont conditionnés par le fonctionnement du sommet de l'axe orthotrope dont le pouvoir organisateur s'affirme. L'évolution fonctionnelle du méristème terminal de l'axe orthotrope se traduit par une hétérogénéité physiologique des axes latéraux en partie révélée par la manifestation progressive de la sexualité qu'ils portent **(pl. 48, fig. 1)** : leurs premières aisselles foliaires sont vides, tandis que les suivantes sont pourvues de fleurs à partir d'un certain niveau d'organisation de la plante. Cette hétérogénéité le long d'un axe varie selon le rang du rameau dans la plante : le premier rameau formé est généralement stérile tandis que les suivants sont fertiles de plus en plus précocément. Cette situation induit l'existence d'une zone conique stérile au centre de la plante. L'expression de la sexualité n'est pas l'unique révélateur de l'hétérogénéité physiologique des ramules de *Phyllanthus amarus*. Leur relative simplicité morphologique masque une hétérogénéité physiologique latente plus large dont l'évaluation nécessite d'avoir recours à l'expérimentation. Roux (1968), réalisant des boutures du premier rameau plagiotrope apparu sur l'axe principal de *Phyllanthus amarus*, montre une différenciation morphologique de ces axes correspondant à une atténuation progressive le long des ramules de la potentialité orthotrope initiale (diminution de la probabilité de formation d'axes latéraux orthotropes) au profit de la tendance plagiotrope (formation d'axes latéraux plagiotrope) et de la floraison par la suite.

Roux résume les caractères communs des rameaux plagiotropes par le ralentissement, puis la cessation de l'activité édificatrice du méristème terminal de l'axe latéral plagiotrope, la diminution progressive des potentialités à revenir vers un mode de développement orthotrope et la suppression progressive de l'aptitude à se ramifier. Cette simplification graduelle s'accompagne d'une spécialisation des structures plagiotropes à l'assimilation chlorophyllienne.

Edelin (1977) souligne les mêmes critères chez les conifères. La plagiotropie se manifeste par la formation de branches latérales caractérisées par une symétrie bilatérale liée à la disposition des feuilles et des branches et par la présence de la sexualité. Le caractère plagiotrope évolue le long de ces branches.

Planche 48.

Figure 1 - Distribution des zones stériles et florifères sur les 12 premiers rameaux plagiotropes de plantes intactes de *Phyllanthus amarus* cultivées en hiver. Les 4 premiers rameaux sont entièrement stériles et ce n'est qu'à partir du huitième que tous les rameaux portent des fleurs (d'après Bancilhon 1969). (rp. : rameau plagiotrope, f. : feuille).

Figure 2 - La plagiotropie chez *Sequoia sempervirens* (d'après Edelin 1977). Le schéma représente l'évolution de la taille et de la disposition des feuilles sur un axe d'ordre 2. Les feuilles sont symbolisées par le contour général qu'elles confèrent aux unités de croissance successives. Les schémas 2 à 8 sont les coupes transversales de ces unités de croissance. Ils indiquent la position des feuilles autour de l'axe.

Figure 3 - La plagiotropie chez *Fagus sylvatica*. Le schéma de gauche symbolise une partie de la base d'un tronc qui porte des branches. Le tronc est composé d'une succession d'u.c. de plus en plus longues. Ces u.c. portent chacune une branche. Ces branches sont constituées d'u.c. successives de plus en plus réduites à mesure que l'on approche de leur périphérie, au niveau de laquelle sont formées des u.c. courtes. Les schémas de droite figurent la structure des u.c. courtes périphériques des branches plagiotropes à rangs différents.

Il se traduit par une modification graduelle de la direction de croissance (horizontale) et de la symétrie (accentuation de la dorsiventralité) **(pl. 48, fig. 2)**. Cette évolution est accompagnée de la formation, sur les branches plagiotropes, d'u.c. plus petites et moins ramifiées. Le terme de cette évolution est la formation de pousses courtes qui constituent généralement le cas extrême de l'évolution dans ce sens.

Le développement du hêtre se traduit par l'édification d'un axe vertical constitué d'u.c. de plus en plus longues ayant une symétrie radiale de plus en plus prononcée en raison d'une torsion secondaire des entre-noeuds. Le caractère orthotrope de l'axe principal est de plus en plus marqué et **l'évolution dans cette direction spécialise l'axe à l'exploration du milieu** qui l'entoure. A mesure que l'axe principal grandit, il met en place des rameaux latéraux plagiotropes de plus en plus grands tout en maintenant une hiérarchie très prononcée entre lui et eux. Parallèlement à l'augmentation du taux d'accroissement annuel des parties hautes de l'arbre, les basses branches subissent une réduction progressive de leur taux de croissance annuel et montrent un retour vers une dorsiventralité marquée. Le caractère plagiotrope de l'axe latéral est de plus en plus marqué et **l'évolution dans cette direction spécialise l'axe à l'exploitation de son milieu**. Au bout d'un temps, les axes ne forment plus que des u.c. courtes, puis meurent et disparaissent. Ainsi à tous moment de la vie du hêtre, l'activité du ou des méristèmes édificateur de l'axe principal souligne la limite supérieure des potentialités des méristèmes de la plante, tandis que l'activité des méristèmes édificateurs des u.c. courtes souligne la limite inférieure des potentialités des méristèmes de la plante.

Comme chez *P. amarus*, le degré de spécialisation extrême atteint par la première branche plagiotrope de hêtre et matérialisée par la formation d'u.c. courtes, ne représente pas une valeur maximale définitivement fixée. Il évolue continûment au cours du développement de l'organisme qui forme de nouvelles branches chez lesquelles le degré de spécialisation extrême sera différent **(pl. 48, fig. 3)**. Mais si chez Phyllanthus, aucun marqueur morphologique caulinaire ne révèle cette évolution physiologique, excepté la formation des fleurs, l'évolution physiologique des structures plagiotropes du hêtre est révélée par l'évolution des u.c. courtes qui rendent compte de la progression des choses. Dès lors, tout évènement tel que la marcescence ou la floraison, se produisant au cours du développement des branches, pourrait être relié à l'expression d'une certaine morphologie des u.c. courtes formées au même moment et à proximité **(photographie 2)**. C'est ce que nous nous proposons d'examiner dans ce qui suit.

2.4. L'évolution des u.c. courtes et l'expression de caractères de juvénilité ou de maturité chez le hêtre. Marcescence et floraison.

2.4.1. La morphologie des u.c. courtes d'un an et la marcescence.

Le phénomène de la marcescence traduit un certain état de juvénilité de la plante (Shaffalitzky de Muckadell 1959) et se produit généralement sur de jeunes arbres ou à la base d'arbres adultes. En fonction du milieu dans lequel ceux-ci se développent, ce caractère est plus ou moins intense ou bien ne s'exprime pas du tout (Shaffalitzky de Muckadell 1959).

2.4.1.1. Expression de la marcescence chez des hêtres en milieux ouverts ou fermés.

Durant les premières années de vie du jeune hêtre au sein d'une clairière, les feuilles sèches persistent sur l'ensemble de son houppier. Lorsque l'arbre est plus grand, la marcescence s'exprime essentiellement au niveau des parties les plus basses, au niveau desquelles les méristèmes ont toujours formé des u.c. réduites (u.c. de 1 à 20 cm et constituées de 3 à 8 feuilles). En revanche, au niveau des parties les plus hautes et périphériques du houppier, au niveau desquelles les méristèmes ont formé des u.c. successives plus développées (u.c. de 20 à 60 cm et constituées de 8 à 11 feuilles), les feuilles tombent rapidement en automne. La zone marcescente forme alors un cône caractéristique d'environ 2 mètres de haut.

Dans ces conditions, l'expression de la marcescence peut aussi être associée à un autre caractère de la croissance. L'observation des u.c. courtes révèle que celles de la zone marcescente sont plus fines et ont moins de noeuds que les u.c. courtes des zones dépourvues de feuilles sèches **(pl. 49, fig. 1)**.

Il existe cependant des individus qui, malgré une augmentation rapide de leur taux de croissance annuel, tardent à perdre le caractère marcescent. Ces hêtres, âgés d'une quinzaine d'années et hauts de plus de 5 mètres, présentent un houppier bien hiérarchisé entièrement marcescent. Généralement, lorsque les arbres atteignent ce degré de développement, ils ne le sont que partiellement. Il s'avère aussi que les u.c. courtes prélevées dans le haut de leur houppier sont très similaires à celles prélevées à leur base **(pl. 49, fig. 2 B)**. **A partir de là, on peut envisager l'existence d'un lien entre une structure particulière des u.c. courtes et l'expression de la marcescence au niveau des zones où elles sont formées**.

Cette hypothèse est renforcée par l'observation de hêtres plus vieux vivant dans un milieu plus fermé. Ces arbres, hauts de 2 mètres environ, sont constitués d'un tronc, envahi par des rameaux tardifs, qui porte un houppier tabulaire. Les axes en présence ont un taux d'accroissement annuel peu important (u.c. de 1 à 12 cm et constituées de 3 à 7 feuilles). Certainsde ces axes peuvent être plus ou moins marcescents. Dans un premier cas où la marcescence se produit sur tous l'arbre, les u.c. courtes du houppier tabulaire sont plus épaisses et plus feuillées que celles des rameaux tardifs ; mais l'écart est faible **(pl. 49, fig. 1 C)**. Sur des arbres de même taille, mais ne présentant le caractère marcescent que sur les rameaux tardifs, les u.c. courtes du houppier tabulaire sont plus épaisses et plus feuillées que celles des rameaux tardifs. Dans ce dernier cas, l'écart est plus marqué **(pl. 49, fig. 1 D)**. Si les u.c. courtes observées sur les rameaux tardifs sont similaires dans les 2 cas décrits, celles appartenant aux houppiers tabulaires marcescents sont généralement plus fines et moins feuillées que celles des houppiers tabulaires non marcescents.

Ces observations confirment celles réalisées par Schaffalitzky de Muckadell (1954). Une de ses expérimentations consiste à prélever des greffons sur un hêtre adulte au niveau de sa partie basse marcescente et au niveau de sa partie haute non marcescente, puis de les greffer sur de jeunes porte-greffes. Deux ans plus tard, les greffons prélevés dans le haut de l'arbre sont toujours non marcescents, tandis que ceux du bas de l'arbre sont toujours marcescents. De la même manière, les greffons placés sur des porte-greffes adultes gardent leurs propriétés d'origine. Dans ces 2 cas, il y a eu conservation des propriétés acquises sur l'arbre mère et le porte-greffe n'a pu les modifier. **Ces propriétés semblent inscrites dans les tissus caulinaires différenciés avant la greffe et ils semblent capables d'orienter le fonctionnement des méristèmes dans une direction indiquée par le pied mère d'origine plutôt que dans une nouvelle direction relative à la nouvelle situation dans laquelle se trouvent les méristèmes**.

Mais il existe des situations dans lesquelles les arbres présentent des u.c. ayant une structure «apte» à l'expression de la marcescence, mais ne l'expriment pas. On rencontre de telles situations chez des arbres tabulaires ou des structures ramifiées croissant sous des futaies très ombrées.

Planche 49. La morphologie des u.c. courtes d'un an et le caractère de la marcescence.

Figure 1 - Expression de la marcescence en fonction de la structure des arbres (schémas à gauche) et le diamètre des u.c. courtes d'un an (graphes à droite) ; sur les schémas, le trait noir figure la structure globale de la plante tandis que le figuré gris souligne les zones marcescentes ; sur les graphes, la courbe noire représente les u.c. courtes portées par les structures ramifiées les plus basses tandis que la courbe grise représente les u.c. courtes portées par les structures ramifiées les plus hautes des arbres.

A - Chez un jeune arbre partiellement marcescent en milieu ouvert.

B - Chez un jeune arbre complètement marcescent en milieu ouvert.

C - Chez un arbre à houppier plagiotrope complètement marcescent sous futaie dense.

D - Chez un arbre à houppier plagiotrope partiellement marcescent sous futaie dense.

E - Chez un arbre adulte non marcescent en futaie dense.

Figure 2 - Expression de la marcescence en fonction de la croissance en hauteur des arbres.

Figure 3 - Le diamètre des u.c. courtes d'un an et le caractère de la marcescence.

Nous présentons ici un cas où des rameaux tardifs, croissant sur le tronc d'arbres dominés, sont totalement dépourvus de marcescence malgré la morphologie «adéquate» de leurs u.c. courtes **(pl. 49, fig. 1 E)**. Dans ces cas, il faut noter que la croissance de ces rameaux était très faible et similaire pour tous les axes en présence (pas d'axe dominant et pas de gradient marqué entre les différentes catégories d'axes). Un comportement similaire a été noté chez de jeunes hêtres âgés de 7 ans poussant en futaie fermée. Ces hêtres, hauts de 20 cm, sont constitués d'un axe principal portant un seul ordre de ramification. Ils ont des accroissements annuels faibles (u.c. de 1 à 7 cm et de 3 à 7 feuilles) **(pl. 49, fig. 2)** et les différences entre les différents ordres d'axes sont peu marquées. A côté d'eux, d'autres arbres de même âge, situés en milieu plus ouvert, sont bien marcescents. Ils sont aussi plus hauts (35 cm) et constitués d'un axe principal bien individualisé portant 2 ordres de ramification. Ces arbres ont des taux d'accroissement annuel plus importants (u.c. de 1 à 17 cm et de 3 à 9 feuilles) et les différences entre les ordres d'axes sont plus marquées que précédemment.

Considérons maintenant une autre expérience de Schaffalitzky de Muckadell, (1959) qui consiste à placer en situation ouverte de petits hêtres de moins de 50 cm de haut, âgés de 17 à 37 ans et ayant poussé en situation très ombragée. Avant le changement, les arbres non marcescents présentent un houppier tabulaire constitué d'axes de statuts égaux et ayant un taux d'accroissement annuel global très faible (u.c. de 1 à 3 cm). Quatre ans après leur transfert, les arbres présentent un taux d'accroissement annuel global plus important. Ils sont plus ramifiés et certains de leurs axes sont devenus dominants (établissement de gradients de croissance plus marqués entre les différents axes de leur houppier). Ils expriment aussi le caractère de la marcescence. Par la suite, les arbres marcescents sont replacés sous ombrière et le caractère marcescent disparaît de nouveau sur certains individus. Cette expérimentation révèle la **nécessité d'un certain taux d'accroissement annuel, d'un certain niveau d'organisation de l'organisme pour que le caractère marcescent puisse être exprimé**.

2.4.1.2. Conclusion.

Ces exemples permettent de distinguer 2 situations. La **première situation** est figurée par des arbres subissant un ombrage, qui présentent une diminution maximale de leur taux d'accroissement annuel. Leurs houppiers adoptent un port tabulaire caractéristique au sein duquel tous les axes ont sensiblement le même statut et sont destinés à l'exploitation du milieu. Il n'y a plus de hiérarchie évidente, plus de gradient de développement entre les différentes catégories d'axes. Au sein de cette structure d'attente, chaque méristème semble avoir un fonctionnement «autonome». Lorsque ce type d'organisation est atteint, la marcescence ne s'exprime plus dans l'arbre quel que soit son âge et quel que soit l'état dans lequel il se trouvait avant. **On peut associer l'absence de la marcescence à une absence de hiérarchie à l'échelle de l'individu**.

La **seconde situation** est figurée par des arbres en conditions plus ensoleillées qui présentent des taux d'accroissement annuel plus importants. Ils adoptent un port arboré plus classique, au sein duquel un axe principal dominant porte un ou plusieurs ordres d'axes latéraux différents. Chaque ordre d'axe supplémentaire a un taux d'accroissement annuel inférieur à celui qui le porte et chaque catégorie d'axe a son propre statut. Le système présente une hiérarchie forte qui se traduit par l'existence de gradients multiples, au sein duquel des phénomènes physiologiques contribuent à favoriser le développement de certains axes par rapport à d'autres. Lorsqu'un semblant d'organisation de ce type est adopté au début du développement du jeune hêtre, la marcescence fait son apparition sur tous les axes. Par la suite, à mesure que la plante sort de cette période de recherche d'un «équilibre» en édifiant un système ramifié hiérarchisé de plus en plus élaboré avec un taux d'accroissement annuel plus important, elle perd la faculté d'exprimer la marcescence. Celle-ci ne s'exprime plus qu'à la base et au centre du houppier, zones au niveau desquelles, les méristèmes présentent un développement relativement réduit.

La marcescence souligne un état d'initiation de l'organisation du hêtre. Elle apparaît comme le révélateur de l'acquisition graduelle par les arbres d'une hiérarchisation croissante. Des valeurs ayant trait aux u.c. d'un an peuvent être associées à cet état particulier (pl. 49, fig. 3).

2.4.2. La morphologie des u.c. courtes d'un an et la manifestation de la sexualité.

2.4.2.1. Rappel de la localisation de la floraison chez des hêtres en milieu forestier.

Au cours des stades de développement ultérieurs, le système ramifié du hêtre devient plus élaboré. L'axe principal poursuit son développement par l'acquisition de nouvelles u.c. plus longues et plus feuillées et par la formation de branches plus redressées, plus ramifiées et constituées elles-aussi d'u.c. plus développées. Au terme de cette phase d'augmentation de l'activité des méristèmes, le hêtre forme des complexes réitérés immédiats vertic aux qui permettent la poursuite du développement de son axe principal et constituent la charpente de la future couronne de l'arbre. A cette étape du développement, la floraison se manifeste dans l'arbre.

En situation forestière, la sexualité ne se manifeste pas en même temps dans toutes les parties de l'arbre. Si l'on considère sa répartition à un instant donné **(pl. 50, fig. 1)**, elle est absente des branches les plus basses et les plus hautes du houppier, tandis qu'elle se manifeste sur les branches média nes. L'axe principal des plus hautes branches est constitué d'u.c. assez longues et la fructification ne se produit que sur les A3 et les A4 constituées d'u.c. plus petites. (u.c. de 1 à 12 cm et constituées de 4 à 7 feuilles assimilatrices). En revanche, l'axe principal des branches médianes de l'arbre, constitué d'u.c. moins développées, est aussi affecté par la fructification. Ce gradient du taux de croissance annuel des branches peut être superposé au gradient de floraison. Cette situation aboutit à l'existence d'une zone centrale conique stérile au centre des branches, mais aussi au centre de la plante, (Krenke 1940, Passecker 1947, Bancilhon 1968, ...).

L'expression de la sexualité peut aussi être associée à une certaine morphologie des u.c. courtes : celles présentes au niveau des zones fructifères du haut de l'arbre sont plus épaisses et ont plus de noeuds que les u.c. courtes présentes sur les zones dépourvues de fruits du bas de l'arbre **(pl. 30, fig. 2)**. Les u.c. courtes présentes dans les zones fructifères ont 2,3 mm d'épaisseur et sont constituées en moyenne de 11 feuilles écailleuses et 5 feuilles assimilatrices **(pl. 50, fig. 3)**.

Mais, il existe des situations dans lesquelles les arbres présentent des u.c. ayant une morphologie «apte» à l'expression de la sexualité, mais qui ne l'expriment pas toujours. On les rencontre chez des hêtres adultes qui présentent une alternance d'années fructifères et d'années stériles.

Planche 50. Répartition de la fructification sur les branches d'un arbre adulte.

Figure 1 - Expression de la fructification en fonction de la structure et de la position des branches (schémas à gauche) sur les jeunes arbres ; sur les schémas, le trait gris figure la structure globale des branches de la plante tandis que le figuré noir souligne les zones fructifères.

Figure 2 - Expression de la fructification sur les arbres adultes.

Figure 3 - Le diamètre des u.c. courtes d'un an et le caractère de la fructification.

2.4.2.2. Interprétation.

Au cours de son développement, le houppier du jeune hêtre devient plus élaboré, **mettant en jeu un nombre sans cesse croissant de méristèmes tout en maintenant une organisation hiérarchique. Cette situation implique que les méristèmes doivent se réorganiser à chaque instant et que les relations entre anciens et nouveaux méristèmes se modifient continuellement**. Cette réorganisation a des répercussions sur leur fonctionnement et sur la morphologie des u.c qu'ils produisent en différents endroits du houppier en expansion (Nozeran 1974, ...). De cette manière, la plante ne forme jamais une structure donnée de la même manière. C'est notamment le cas des u.c. courtes dont le diamètre et le nombre de noeuds évoluent régulièrement à mesure que celles-ci sont formées dans les parties les plus hautes de la plante. **Nous avons vu que cette évolution au sein d'une catégorie d'u.c. courtes se produit aussi chez une catégorie d'u.c. longues (pl. 27). Rien ne s'oppose à ce que les autres catégories d'u.c. se comportent de la même manière**. Ainsi, le méristème terminal édificateur de l'axe principal ne forme pas seulement des u.c. plus longues avec une morphologie caulinaire qui serait automatiquement associée à leur longueur, il forme des u.c. proportionnellement plus feuillées et plus épaisses que dans le passé **(pl. 51, flèches noires)**. Cette évolution n'est pas limitée au fonctionnement du méristème terminal ; elle se retrouve aussi dans le fonctionnement des méristèmes latéraux successifs qui en sont issus. Ceux-ci, entraînés dans son sillage, vont à leur tour former des u.c. qualitativement différentes de celles formées par les méristèmes latéraux mis en place précédemment **(pl. 51, flèches grises)**.

Dès lors, l'état de départ d'un méristème latéral au moment de son entrée en activité est différent de celui d'un méristème latéral sous-jacent. Lorsque chaque méristème latéral entre en activité, il forme des u.c. successives qui s'organisent pour constituer un axe directeur. Par le mode d'organisation hiérarchique adopté par la plante, un méristème n'a pas le même fonctionnement selon sa situation topologique, ceux situés le plus bas sur le tronc formant des branches constituées d'u.c. moins développées que celles des branches hautes. Comme pour le tronc, les branches pourront montrer une évolution morphologique des u.c. d'une même catégorie au cours de leur développement. Cependant, la dynamique de cette évolution ne sera pas la même pour toutes. Sur les branches basses constituées d'u.c. successives peu développées, cette dynamique est moins rapide que celle des branches hautes constituées d'u.c. plus développées ; les branches basses restent plus longtemps marcescentes que les autres. Ajouter à cela un niveau de départ différent, les méristèmes édificateurs de l'axe principal des branches hautes **(pl. 52, fig. 1),** partant d'états physiologiques plus avancés et évoluant plus rapidement que ceux des branches basses **(pl. 52, fig. 2)**, accèdent plus rapidement à des états physiologiques ultérieurs permettent la manifestation de la sexualité. Cette modalité peut expliquer l'absence de floraison sur les branches du bas de l'arbre qui ne sont pas encore parvenues au stade florifère et meurent parfois avant de l'avoir atteint **(pl. 52, fig. 2)**.

En résumé, parmi les méristèmes responsables de l'édification des u.c. courtes, ceux générés lors de la croissance du tronc ont progressé plus rapidement vers des stades morphogénétiques supérieurs que ceux générés par la croissance des branches les plus basses. Les premiers dépassent rapidement certaines limites physiologiques que les autres n'ont pas encore atteint. Le dépassement de ces limites conduit à la manifestation de la sexualité, dont l'expression dans la plante peut être superposée à la formation d'**u.c. courtes de 2,3 mm d'épaisseur (pl. 50C) et constituées en moyenne de 11 feuilles écailleuses et 5 feuilles assimilatrices.**

Planche 51. Evolution de la morphologie des u.c. d'un an formées au niveau des parties les plus hautes des hêtres au cours de leur développement. Les schémas du haut de la figure représentent l'évolution des structures ramifiées les plus hautes des arbres parvenus à différents stades de développement **(A, B, C, D)** ; sur ces schémas, le figuré gris clair représente la structure globale, le figuré noir représente l'u.c. terminale d'un axe directeur de la plante tandis que le figuré gris foncé représente l'u.c. terminale d'un axe latéral d'ordre ultime (ici, les rameaux courts) ; l'ensemble des figurés rectangulaires symbolise différents types d'u.c. pouvant être formés au cours du développement des arbres ; les flèches noires soulignent l'évolution morphologique des u.c. édifiées par le méristème terminal d'un axe directeur de l'arbre, tandis que les flèches grises soulignent l'évolution morphologique des u.c. courtes édifiées par des méristèmes latéraux en périphérie de la ramification séquentielle.

Cependant, ces éléments ne justifient pas l'absence de la sexualité dans les zones les plus hautes de l'arbre. Leur stérilité apparente ne signifie pas que ces zones ne sont pas parvenues au stade de la maturité. Ce sont les premières à avoir dépassé cette limite. Cependant dans ces zones, les u.c. formées sont trop longues. Cette situation d'«antagonisme» entre floraison et forte croissance (N'Seir 1977, Fontanazza et Tombesi 1966, Poli 1979, Lemoine-Sébastian 1971) nous ramène au processus d'«axialisation» et de «foliarisation» (Lauri *et al.* 1991, Lauri 1988). Chez *Alstonia vieillardii* (APOCYNACEAE), la floraison se manifeste lorsque les axes formés sont moins développés que dans le jeune âge et montrent un retour à un état foliarisé originel. Ce retour ne peut cependant pas justifier à lui seul la manifestation de la sexualité puisque, dans le jeune âge, les axes sont foliarisés mais stériles[21]. La sexualité ne se manifeste que lors du dépassement d'une certaine valeur de « dimension » (Lauri *et al.* 1991) qui est la différence entre la valeur de départ et la valeur d'arrivée de la courbe **(pl. 47, fig. 2 A)**.

Chez le hêtre, la floraison se manifeste sur des petites et moyennes u.c. qui présentent probablement un état foliarisé optimal, tandis qu'elle ne se produit pas sur les u.c. dépassant une certaine longueur **(pl. 17)** probablement plus axialisées. Ces petites et moyennes u.c. se retrouvent aussi dans les parties basses mais stériles de l'arbre. Elles montrent que le franchissement d'un seuil de foliarisation reste nécessaire, mais non suffisant pour induire la mise à fleur et la mise à fruit. Il faut pour cela que les méristèmes forment des u.c. ayant une dimension minimale, suffisante pour pouvoir former des fleurs et assurer le développement des fruits. Cette dimension minimale peut être traduite par un nombre déterminé de feuilles assimilatrices par unité de longueur, par une qualité de feuilles, mais aussi par une certaine organisation des tissus conducteurs et des tissus de stockage qui constituent la tige des u.c.. Lorsque ces u.c. ont atteint une structure physique minimale, caractérisant une maturité structurale (ripeness to flower, Klebs 1918), elles pourront fleurir et fructifier. Cette notion a été observée sur de nombreux végétaux (pommes, orchidées, ...), chez lesquelles l'initiation florale ne peut avoir lieu qu'après la formation d'un certain nombre de primordias foliaires (Abbot 1977, Luckwill 1974, Heath *et al.* 1947, Barthélémy 1988).

Chez le hêtre, l'acquisition de la maturité est associée à l'atteinte par la plante d'un stade de développement particulier, celui qui marque le début de la constitution de la couronne de l'arbre. Mais avant de parvenir à ce stade de développement, l'organisme végétal traverse différentes étapes de construction qui lui ont permis d'acquérir des u.c. dont la structure sera suffisante pour pouvoir assurer le bon déroulement du cycle de la reproduction. Nous caractérisons cette maturité de l'organisme par la formation d'u.c. courtes de 2,3 mm d'épaisseur **(pl. 50, fig. 3)** et constituées en moyenne de 11 feuilles écailleuses et 5 feuilles assimilatrices. Ces u.c. représentent aussi la plus petite structure de la plante pouvant fleurir, en d'autres termes, l'"unité architecturale minimale" (Barthélémy 1988). Mais il convient de rappeller que les u.c. courtes n'ont pas l'exclusivité de cette évolution. C'est l'organisme complet qui se métamorphose et les u.c. courtes ne constituent qu'un élément d'appréciation des choses.

Planche 52. Evolution de la morphologie des u.c. d'un an formées au niveau de la partie terminale de branches insérées à différents niveaux du houppier de jeunes hêtres au cours de leur développement. Les schémas à gauche de la figure représentent la stucture globale des arbres ; sur ces schémas, le figuré gris clair représente la structure globale, le figuré noir représente l'axe directeur de la plante tandis que le figuré gris foncé représente l'axe directeur de la branche ; l'ensemble des figurés rectangulaires symbolise différents types d'u.c. pouvant être formés au cours du développement des arbres ; les flèches noires soulignent l'évolution morphologique des u.c. édifiées par le méristème terminal de l'axe directeur de l'arbre, tandis que les flèches grises soulignent l'évolution morphologique des u.c. édifiées par le méristème terminal de l'axe directeur de la branche considérée.

Figure 1 - Pour une branche du haut de l'arbre.

Figure 2 - Pour une branche du bas de l'arbre.

---

[21] A propos du phénomène de floraison néoténique, l'hypothèse d'une relation entre degré de foliarisation dans les jeunes stades et manifestation de la floraison néoténique est vraisemblable (Lauri 1991). Mais les germinations fleuries sont incapables de former des fruits, des graines. Il semble que la simple manifestation de la floraison puisse s'affranchir de certaines conditions nécessaires au cycle complet de reproduction, Chouard (1950, 1962) relate des expériences pouvant mener à la formation de fleurs incomplètes en raison de la réalisation insuffisante de certaines conditions. Par ailleurs, le phénomène de floraison neoténique serait peut-être le résultat de liens préexistants entre la graine et l'organisme qui la crée comme cela a été observé chez *Phyllanthus amarus*, mais aussi chez certains jeunes mammifères lors de l'expression précoce de caractères sexuels secondaires (Bancilhon 1969).

L'implication de ces 2 facteurs morphologiques, foliarisation et dimension minimale, dans la manifestation de la floraison est confirmée au cours de la phase d'expansion de la couronne du hêtre. Durant cette période, le taux d'accroissement annuel de la plante diminue graduellement, tandis que la floraison affecte enfin directement les axes principaux issus de la multiplication du tronc **(pl. 50, fig. 2)** sans que la morphologie des u.c. courtes formées subisse de changements morphologiques notables. Malgré cela, la sexualité ne se produit pas tous les ans. Elle montre un phénomène d'alternance **(pl. 53)**. Dans ce cas, la réalisation des différentes conditions nécessaires et «suffisantes» énumérées tantôt (uc pas trop longue mais suffisement épaisse) ne suffit plus à justifier l'absence de la floraison.

- Au cours du développement de la couronne.

L'alternance des fructifications du hêtre est similaire à celle observée chez d'autres espèces végétales. Elle semble être le résultat de facteurs physiologiques ayant pour origine une compétition trophique entre croissance et floraison (Couranjou 1982). L'hypothèse la plus couramment avancée est une compétition pour la nutrition entre les structures en croissance rapide (Arnon et Hoagland 1943). Chez le hêtre, cette compétition semble intense lors de la morphogénèse simultanée des u.c et des inflorescences qu'elles porteront, le résultat étant la formation d'u.c. courtes florifères incapables de se ramifier. La formation des bourgeons à fleurs peut aussi être conditionnée par une grande surface foliaire (Kraus et Kraybill 1918). Comme chez le pommier (Singh 1948), la surface des feuilles des hêtres adultes semble être plus petite les années fructifères **(pl. 43, fig. 2).** L'inhibition de la formation des bourgeons à fruits de l'année suivante pouvant provenir d'une surface foliaire par fruit insuffisante (Magness et al. 1933, Aldrich et al. 1934, Couranjou 1982). Une autre hypothèse développée à propos du phénomène d'alternance est l'action du grossissement des fruits (Fulford 1962, Hoblyn *et al.* 1936) et du développement de leurs graines (Chan et Cain 1967). Chez le hêtre, nous avons pu observer sur des peuplements de hêtres ayant subi une gelée tardive qui a détruit les fruits avant grossissement, une fructification massive l'année suivante (absence d'alternance).

Des paramètres externes plutôt liés au milieu pourraient également avoir une certaine importance. Ainsi, un phénomène d'alternance régionale est observé pour l'Olivier (Almeida 1940). Mais il faut ajouter que Villemur *et al.* (1978) ont observé des alternances sur différents cultivars en l'absence d'accident climatique. Le même paradoxe est observé dans de grands peuplements de hêtres, au sein desquels tous les arbres adultes sont synchronisés sur le même rythme d'alternance. Cet élément appuierait l'hypothèse d'une influence climatique, comme le montrent Holmsgaard et Olsen (1961, 1966).

En conclusion, la manifestation de la floraison du hêtre requiert de passer certaines barrières physiologiques pour mener à bien le cycle de reproduction. Pour cela, l'organisme végétal doit acquérir une certaine dynamique de développement conduisant à l'édification d'un houppier ayant des caractéristiques précises de dimension et d'organisation qui permettront la formation d'u.c. de structure «adéquate». Lorsque ce niveau est atteint, la floraison ne se manifeste qu'à la condition que l'arbre soit disposé à le faire, disposition en rapport avec un état trophique de la plante. De ces différents éléments requis, certains, les plus labiles (état trophique par exemple), ne sont pas directement perceptibles, tandis que d'autres plus stables peuvent être visibles extérieurement, transcrits dans la structure des u.c., faisant de celles-ci un outil de diagnostic supplémentaire du degré de différenciation morphologique et du degré de propension à fleurir du hêtre.

Planche 53. Evolution de la morphologie des u.c. d'un an formées au niveau de la partie terminale de complexes réitérés immédiats de la couronne de hêtres adultes.

Les schémas en haut de la figure représentent l'évolution de la structure des complexes réitérés immédiats du haut de la couronne d'un arbre à différentes étapes de sa croissance **(étapes 1, 2, 3, 4, 5, 6)** ; sur ces schémas, le figuré gris clair représente la structure globale, le figuré noir représente les u.c. terminales formées durant certaines étapes ; l'ensemble des figurés rectangulaires symbolise différents types d'u.c. pouvant être formés au cours du développement des arbres ; les flèches noires soulignent l'évolution morphologique des u.c. édifiées par le méristème terminal de l'axe directeur d'un complexe réitéré de l'arbre.

3. Conclusion : la morphologie de l'u.c. courte d'un an, un indicateur du degré de différenciation chez le hêtre.

Au terme de cette première partie, nous avons mis en évidence des éléments qui nous permettent de répondre à des questions posées à propos de la manifestation ponctuelle chez le hêtre de potentialités telles que la marcescence ou la floraison. Une des questions posées était la suivante :

- La marcescence et la floraison peuvent-elles être associées à des critères morphologiques simples, visibles extérieurement et caractérisant l'u.c. qui les exprime ? La réponse est oui.

Le système caulinaire du hêtre ne cesse de se différencier tout au long de son développement. Cette différenciation se produit à différents niveaux dans la plante et peut être considérée différemment selon le niveau d'observation adoptée au sein de l'organisme végétal **(pl. 54)**.

Considérant la plante entière, celle-ci forme un système ramifié de plus en plus volumineux à mesure qu'il vieillit. Partant de la graine, le hêtre édifie en premier lieu un système ramifié oblong puis, à mesure que l'arbre grandit, la forme générale de l'arbre se modifie pour parvenir à celle de l'arbre adulte avec une couronne hémisphérique. Cette évolution est le résultat de la différenciation de différentes catégories d'axes formés selon une chronologie. Ces différents éléments s'agencent entre eux selon différents modes d'organisation. Le passage d'un mode d'organisation à l'autre est graduel. L'arbre passe d'une organisation hiérarchisée, découlant de l'existence d'un seul axe ramifié organisateur, à une organisation moins hiérarchisée résultant de l'existence d'un nombre croissant d'axes organisateurs. Par ailleurs, ces différentes structures ramifiées en présence ne sont jamais constituées de la même manière au cours du développement du végétal. Elles sont édifiées par des méristèmes terminaux ou latéraux dont la structure et le fonctionnement ne cessent d'évoluer au cours de la genèse du système caulinaire. Cette évolution graduelle, qui se traduit par une modification du taux de croissance annuelle, se répercute sur la structure des u.c. formées en différents endroits de la plante. Ainsi, les méristèmes forment des u.c. évoluant selon **2 modalités de différenciation morphologique** qui seront plus ou moins prononcés en fonction de leur situation topologique au sein du système caulinaire du hêtre.

Ces u.c peuvent avoir différentes longueurs. A chaque classe de longueur d'u.c. peut être associé un nombre de feuilles ou un diamètre. L'évolution de ces différents caractères au cours de la vie du hêtre est illustrée par une courbe unimodale **(pl. 54, trait pointillé)** dont la phase ascendante peut être assimilée à la notion de «maturation» (Wareing 1959). La phase descendante peut être assimilée à la notion d'«ageing» (Wareing 1959).

Au sein d'une classe de longueur donnée, les u.c. peuvent être morphologiquement différentes, plus feuillées, plus épaisses, constituées de plus de xylème et de phloème, etc.. L'évolution de certains de ces caractères est illustrée par une courbe sigmoïdale **(pl. 54, trait continu)**, dont la phase ascendante peut être aussi assimilée à la notion de «maturation» (Wareing 1959), tandis que la phase stable révèle un arrêt de la différenciation morphologique en ce qui concerne ce caractère.

Planche 54. Les phases d'évolution de la structure primaire des u.c. chez *Fagus sylvatica*. Cette figure est accompagnée de différentes notions élaborées par plusieurs auteurs qui ont permis de discrétiser le développement continu d'un organisme végétal en une succession de phases distinctes. Le trait plein figure l'évolution de la structure des u.c. successives d'un axe principal, tandis que le trait en pointillé figure l'évolution de la structure d'un type d'u.c. au cours du développement de la plante, ici les u.c. courtes ; les niveaux de gris soulignent les différentes phases d'évolution.

Le développement d'un axe organisateur chez le hêtre intègre ces 2 modalités tandis que le développement d'une entité définie et répétée au cours du développement de la plante, permet de les séparer. Cette séparation est rendue possible en raison du caractère rythmique de sa croissance du hêtre et a permis de préciser la séparation entre les 2 phénomènes que Wareing (1959) assimilait aux notions de «maturation» et d'»ageing» et a permis de préciser la nature de ces 2 phénomènes.

Le phénomène de **«maturation»** est l'acquisition graduelle de la maturité par la plante et se traduit par la transition d'un état juvénile stérile instable (Wareing 1959) vers un état mature florifère relativement stable. Au début de la vie de la plante, les modalités de différenciation morphologique des u.c. rendent compte de ce phénomène **(pl. 54, partie grise des courbes)**.

Le phénomène d'**«ageing»** est le phénomène de réduction de vigueur d'une plante. Cette évolution se caractérise principalement par sa réversibilité lorsque des structures prélevées sur des vieux arbres, faites d'u.c. courtes, réacquièrent des u.c. longues lorsqu'elles sont greffées sur de jeunes porte-greffes. Dans ce cas là, seule la première modalité de différenciation morphologique des u.c. rend compte du phénomène **(pl. 54, trait pointillé noir)** ; la seconde modalité s'avère constante.

Les u.c. courtes constituent un indicateur supplémentaire de la différenciation morphologique du hêtre au cours de son développement. Elles figurent l'évolution des potentialités minimales des méristèmes organogènes et histogènes lors de l'édification de la structure la plus petite que peut former la plante au cours de sa vie et en différents endroits de sa structure ramifiée. Ainsi, chaque étape du développement de la plante, caractérisée par une architecture donnée, peut l'être aussi par une certaine morphologie des u.c. courtes. **L'évolution de leurs caractères constitue une échelle de différenciation sur laquelle certains caractères externes, qui traduisent des potentialités internes de la plante, peuvent être repérés**. la plante parvenue au-dessus d'un certain diamètre et d'un certain nombre de noeuds de ses u.c. courtes, n'exprime plus de marcescence, de même qu'en deçà d'une certaine valeur de ces 2 caractères, elle ne peut fructifier. Etant un élément de discrétisation de la séquence de différenciation continue du hêtre, elles permettent d'accéder de manière plus précise à la dynamique de différenciation morphologique du hêtre au cours de son développement.

L'évolution de la morphologie des u.c courtes, et des u.c. en général, associée à l'évolution architecturale du végétal, révèle un mouvement global continu entrepris par la plante lors de la réalisation d'une séquence de développement de sa structure ramifiée et au cours duquel celle-ci perd ou acquiert de nouvelles potentialités (marcescence, floraison, ...). Ce mouvement continu conduisant l'ensemble de l'individu en développement vers la sénescence et la mort, développement entrecoupé «... de phénomènes de renouveaux partiels (phénomène de l'alternance et réitération notamment) qui cassent cette avancée» (Nozeran 1986), n'est autre que le «mouvement morphogénétique» défini par Nozeran *et al.* (1983).

Des caractères morphologiques propres à l'u.c ont été mis en évidence, permettant d'apprécier la dynamique de différenciation du hêtre.

- Quel type de renseignement, ces éléments peuvent-ils nous apporter lors de la considération de la séquence de développement du hêtre.
- Peuvent-ils nous amener à considérer le développement du hêtre sous un aspect nouveau ? Ou bien permettront-ils d'affiner des conceptions qui existent déjà ?

Nous nous proposons à présent de discuter de l'apport de la connaissance du gradient de differenciation des u.c. dans la perception de la séquence de développement du hêtre. Dans cette seconde partie, nous considérerons le développement architectural du hêtre dans sa globalité, en examinant les différentes organisations qu'il est capable d'exprimer lorsqu'il est confronté à différentes situations environnementales.

III. APPORT DE LA CONNAISSANCE DU GRADIENT DE DIFFERENCIATION DES UC DANS LA PERCEPTION DU DEVELOPPEMENT DU HÊTRE.

Des caractères morphologiques liés à l'u.c., permettant d'apprécier la dynamique de différenciation du hêtre, ont été mis en évidence dans des conditions de sylviculture classiques au sein desquelles les conditions environnementales sont relativement peu contraignantes. Mais qu'advient-il de cette dynamique de différenciation chez des hêtres croissant dans différentes conditions environnementales ?

1. Evolution de la dynamique de différenciation des u.c. en fonction du milieu dans lequel les arbres se développent.

1.1. rappel des faits.

Au cours des premiers stades de développement en futaie claire, les hêtres de régénérations naturelles denses passent par une phase d'installation de leur système caulinaire marquée par une augmentation de la dimension des u.c. successives du tronc et par la différenciation des différentes catégories d'axes de plus en plus développées. Lorsque le milieu est régulièrement ouvert par le retrait des semenciers qui constituent l'abri supérieur **(pl. 55, fig. 1, situation 1)**, la progression des accroissements annuels du tronc et des branches se poursuit et les arbres parviennent rapidement à la mise en place des complexes réitérés, à l'expression de leur sexualité et à l'installation de leur couronne. Par la suite, la couronne s'agrandit par vagues de réitération, tandis que le taux de croissance annuel des axes principaux diminue et que l'organisation hiérarchique de la plante s'estompe. En revanche, si le milieu n'est pas ouvert **(pl. 55, fig. 1, situation 2)**, les accroissements annuels du tronc se stabilisent, tout comme la différenciation des catégories d'axes latéraux, et les arbres conservent un houppier bien hiérarchisé «tronc-branches». Lorsque le milieu se referme un peu plus, en raison de la croissance des arbres de la strate supérieure **(pl. 55, fig. 1, situation 2,3)**, les accroissements annuels du tronc et des branches diminuent rapidement. Cette diminution s'accompagne d'un appauvrissement de leur ramification, de la mort des branches les plus basses et d'un changement de direction de croissance de l'axe principal qui devient plagiotrope et forme avec ses dernières branches un houppier tabulaire dépourvu de hiérarchie lorsque la croissance atteint un niveau bas. Il faut ajouter à cela que ces arbres n'expriment jamais leur sexualité et si les conditions environnementales ne changent pas, ils mourront bien avant d'avoir atteint ce stade. La **situation 4** illustre des hêtres croissant d'emblée en futaie fermée et ne formant que des u.c. peu développées et peu ramifiées.

La **figure 2** de la **planche 55** associe les formes d'arbres observées et la dynamique de différenciation de leurs u.c. courtes. Pour chaque situation, l'évolution des u.c. courtes se traduit par une augmentation plus ou moins rapide de leur nombre de noeuds et de leur diamètre lorsque les arbres présentent un accroissement annuel soutenu de la masse de leur houppier, suivie par l'atteinte d'un plateau lorsque cette croissance se stabilise ou diminue **(pl. 55, fig. 2)** et que la hiérarchie de la plante commence à s'estomper.

Planche 55. Evolution du diamètre des u.c. courtes d'un an en fonction de l'âge et de la forme des arbres observés.

Figure 1 - Evolution de la forme des arbres en fonction de l'importance du couvert forestier. Chaque schéma, associé à un petit figuré exprimant l'importance du couvert forestier, présente la structure des arbres observés ; les flèches numérotées signalisent les différentes évolutions que les arbres peuvent suivre au cours de leur développement depuis le stade de la graine et en fonction de l'évolution du couvert sous lequel ils vivent. Le scénario **1** présente une évolution dans un milieu de plus en plus ouvert, tandis que le scénario **4** présente des individus croissant d'emblée en milieu fermé ; les voies intermédiaires présentent des situations où le milieu se referme de plus en plus rapidement après la germination des graines.

Figure 2 - Evolution observée **(A)** et théorique **(B)** du diamètre des u.c. courtes d'un an en fonction de l'âge et de la forme des arbres ; cette figure associe chaque diamètre moyen des u.c. courtes à des arbres d'âges et de formes différents observés dans des milieux variés présentés en **figure 1**.

(Figuré soleil : plein découvert, figuré soleil et nuage : futaie dense à claire, figuré nuage : futaie fermée)

Ici, la dynamique de différenciation des u.c. courtes semble liée à la dynamique de croissance des axes principaux du hêtre. Cependant, des observations sur des arbres plantés à différentes densités montrent que la simple considération du taux d'accroissement annuel d'un axe donné ne justifie pas à elle seule la dynamique du phénomène de différenciation des u.c. courtes. En plantation dense, les arbres ont une croissance en hauteur similaire à celle des arbres plantés à de faibles densités **(pl. 41)**. Mais ce type de situation induit un élagage naturel important des branches basses de telle manière que les dimensions de leur houppier augmentent moins vite que celles des houppiers des arbres isolés dont les branches persistent tout au long du développement de la plante. Cette évolution lente du volume de houppier fonctionnel des hêtres en forte densité est associée à une évolution plus lente de la morphologie caulinaire des u.c. courtes, en d'autres termes, une évolution plus lente du degré de différenciation des u.c. du houppier. Par ailleurs, des observations réalisées sur des hêtres solitaires croissant sur des sols pauvres, rocailleux et érodés du massif des Cévennes **(pl. 56, fig. 1)** ont révélé que ces arbres nanifiés portent des u.c. courtes ayant un degré de différenciation avancé, dont les caractéristiques sont similaires à celles d'arbres matures plus classiques prenant racines sur des sols plus riches **(pl. 56, fig. 2)**. Cette situation révèle que plus que l'influence de la croissance en hauteur des hêtres, **c'est la dynamique d'expansion globale de leur houppier, pouvant-être traduite par une production annuelle totale de matière sèche (Möller *et al.* 1954) ou par une production totale de feuilles, qui agit sur la dynamique de différenciation des u.c. courtes.**

Chez le hêtre, des conditions contraignantes ralentissent l'expansion du système ramifié caulinaire et la différenciation des u.c. courtes, différant dans le temps la formation de l'unité arcitecturale minimale et par là, l'expression de la floraison. En revanche, un taux de croissance annuel global important du végétal conduit à l'accélération du processus de différenciation et à une transition plus rapide vers la maturité.

1.2. Le cas d'autres végétaux.

De nombreuses études réalisées sur la longueur de la période strictement végétative qui précède la manifestation de la sexualité et sur la morphologie des structures végétatives édifiées durant cette période, vont dans le même sens que les faits observés chez le hêtre. Ainsi, chez *Trema micrantha* (ULMACEAE), les premières inflorescences apparaissent après que la plante ait formé un plus grand nombre de noeuds à l'ombre qu'en pleine lumière (Barthélémy 1988). De même chez *Symphonia globulifera* (CLUSIACEAE), la sexualité apparaît en forêt sur des arbres de 15 m de haut tandis qu'en savane, elle apparait sur des arbres de 7 m de haut (Barthélémy 1988).

Des observations similaires ont été effectuées par Doorenbos (1965B) sur des azalées et par Cameron (1969) sur *Eucalyptus fastigata* (MYRTACEAE). Chez cette espèce, un séjour prolongé à l'ombre ralentit la croissance d'un jeune individu et prolonge la formation de feuilles juvéniles, retardant la formation des feuilles adultes.

Chez *Araucaria araucana* (ARAUCARIACEAE), sur sols pauvres et secs, les arbres ont un développement très lent et la sexualité n'est pas atteinte avant l'âge de 70 ans sur des arbres ne dépassant pas la hauteur de 4 m, tandis que sur sols riches et humides, les arbres manifestent leur sexualité entre 25 et 40 ans et lorsqu'ils ont une hauteur de 6 à 8 m (Grosfeld *et al.*, sous presse).

Planche 56. Différenciation morphologique des u.c. courtes d'un an chez des hêtres croissant sur sols pauvres (Mont Aigoual, Cévennes).

Figure 1 - Structure d'un hêtre croissant sur sol pauvre **(A)** et structure des u.c. courtes en différents endroits de son houppier **(B)**.

Figure 2 - Structure des arbres observés **(A)** et évolution du nombre de noeuds et du diamètre d'u.c. courtes d'un an en fonction de l'âge des arbres qui les portent **(B)** ; cette figure est placée ici à titre de comparaison avec l'évolution des u.c. courtes observées dans l'Est de la France **(pl. 26, fig. 4)**. Elle montre que les hêtres montagnards du sud de la France et les hêtres de plaine de l'est de la France présentent un des évolutions de même amplitude en ce qui concerne ce caractère ; les dessins au dessus du graphe figurent la structure des arbres observés.

Chez *Cecropia obtusa* (CECROPIACEAE), sur sol riche la floraison apparaît sur des individus ramifiés, tandis que sur sols nus érodés, la floraison apparaît directement sur l'axe principal et l'arbre meurt sans jamais s'être ramifié (Barthélémy 1988). Cet auteur conclut que «si les facteurs externes peuvent agir sur la vitesse d'expression du mouvement morphogénétique, ils peuvent également influer sur son «ampleur», en permettant ou non l'expression totale de toutes les potentialités morphogénétiques d'une plante» (Barthélémy 1988).

Sur la base de l'expression de la sexualité des axes, le développement du hêtre peut être décomposé en 2 phases distinctes, une première phase de développement strictement végétative suivie par une phase mature durant laquelle la sexualité s'exprime régulièrement.

1.3. Développement et dynamique de différenciation au cours de la phase de développement végétative du hêtre.

Au cours des premiers stades de développement en plein découvert d'un hêtre isolé **(pl. 57, fig. 1)**, le méristème terminal issu de la graine édifie un axe principal par la mise en place d'u.c. de plus en plus longues et feuillées. Au cours de cette période il met en place des méristèmes latéraux successifs qui vont à leur tour former des u.c. plus longues, plus feuillées et plus ramifiées que celles formées par les méristèmes latéraux formés précédemment (croissance par intercalation). Par la suite, ces méristèmes latéraux connaîtront une progression similaire à celle du méristème édificateur du tronc et formeront des u.c. plus développées de telle manière qu'ils parviennent rapidement à des degrés de développement proches de celui du tronc. Ceci est d'autant plus vrai que les axes latéraux sont récents et insérés haut sur le tronc, les derniers formés dupliquent le développement du tronc. Dans ce cas précis, le méristème terminal suit une séquence de différenciation orientée vers l'exploration du milieu. Au cours de cette période, il met en place des méristèmes latéraux qui tendront à reprendre une séquence de différenciation similaire, appuyant l'action du premier dans la poursuite de l'expansion du houppier. Le résultat de cette synergie de groupe est une augmentation rapide du nombre de méristèmes actifs et de la masse foliaire de l'organisme qui maintient une organisation de type hiérarchique. Cette situation a des répercussions sur le fonctionnement des anciens et des nouveaux méristèmes en présence qui doivent se réorganiser d'autant plus intensément que le nombre de méristèmes nouvellement créés au cours de l'expansion du système caulinaire est grand. Le résultat de cette intense réorganisation transparaît dans la morphologie des u.c. courtes régulièrement qui se différencient et atteignent précocement le stade de l'unité architecturale minimale autorisant l'expression de la sexualité.

Chez de jeunes hêtres issus de régénérations naturelles denses et de plein découvert **(pl. 57, fig. 2)**, le développement des arbres débute de manière similaire. Cependant, les méristèmes latéraux, peu de temps après leur entrée en activité, sont rapidement «contraints» par les conditions du milieu à suivre des séquences de différenciation opposées à celles du tronc. Au cours de ces périodes, ils forment des u.c. de plus en plus courtes, d'exploitation. Le terme de ce processus est la mort du méristème et la disparition de l'axe formé. Le nombre de méristèmes en activité de l'organisme progresse lentement. Cette lente progression transparaît dans la différenciation lente des u.c. courtes. La formation de l'unité architecturale minimale est retardée, tout comme l'expression de la sexualité.

La situation extrême au sein de laquelle «rien» ne semble évoluer, est représentée par des hêtres issus de régénération naturelle dense et croissant sous futaie fermée **(pl. 57, fig. 3)**. Ces arbres ne forment que des u.c. courtes d'exploitation. Dans ce cas, le nombre de méristèmes en activité n'évolue pas, tout comme l'organisation de la plante et la différenciation morphologique de leurs u.c. courtes.

Planche 57. Synthèse du développement du hêtre dans un environnement de plus en plus contraignant. Le figuré gris représente la structure globale de la plante tandis que le figuré noir représente les u.c. d'un an. (Arrêt de croissance : =, mort d'apex : X)

Figure 1 - Développement d'un hêtre solitaire et de plein découvert.

Figure 2 - Développement d'un hêtre issu d'une régénération naturelle dense de plein découvert.

Figure 3 - Développement d'un hêtre issu d'une régénération naturelle dense sous futaie fermée.

2. La différenciation des u.c. courtes et les différents concepts architecturaux chez le hêtre.

2.1. Unité architecturale, architecture d'attente et architecture mature minimale.

Au cours de son développement en futaie claire, le jeune hêtre accède à des zones plus lumineuses **(pl.58, fig. 1)**. Ce faisant, l'organisme végétal s'ajuste progressivement à son milieu par la différenciation dans un ordre précis (croissance par intercalation, Edelin 1984) d'un nombre défini de catégories d'axes latéraux plagiotropes **(pl. 58, fig. 2)** et par la différenciation graduelle des u.c. de ses catégories d'axes **(pl. 29)**. Lorsque le hêtre a mis en place toutes les catégories d'axe plagiotrope possibles en conservant une hiérarchie marquée, il est parvenu au terme de l'édification de l'**unité architecturale (pl. 58, fig. 2 B)**, mode d'organisation regroupant 2 fonctions fondamentales, la fonction d'exploration et la fonction d'exploitation.

Les jeunes hêtres ne parviennent pas toujours au terme de l'édification de l'unité architecturale. Si, au cours de son édification, le milieu se referme rapidement, la plante abandonne le mode d'organisation hiérarchique plurifonctionnel (exploration et exploitation) de l'unité architecturale pour adopter un mode d'organisation polyarchique unifonctionnel (exploitation), l'**architecture tabulaire**. Au cours de cette transition, la plante privilégie les structures ramifiées plagiotropes les plus hautes au détriment des structures les plus basses qui ne tardent pas à disparaître, tout en diminuant son taux d'accroisssement annuel. Ce faisant, l'axe principal adopte une structure plagiotrope similaire à celle des derniers axes latéraux formés tandis que la morphologie des u.c. courtes se stabilise **(pl. 59, fig. 1)**. La plante adopte une **architecture d'attente** qui exploite le milieu avec des potentialités récemment acquises et adaptées aux conditions environnementales présentes lors de la transition vers la plagiotropie en se maintenant **pour un temps** sur un même niveau de différenciation des u.c. courtes. Si le milieu n'est pas ouvert, il est probable que l'arbre montre quelques signes de régression sur cette échelle de différenciation avant de mourir. Ce type d'organisation peut être adopté à n'importe quelle étape de la construction de l'unité architecturale et se traduit par l'expression exclusive des parties plagiotropes de l'unité architecturale.

Par la suite, le hêtre met en place des complexes réitérés immédiats (les charpentières) qui dupliquent le développement de l'axe principal. Durant la période d'enrichissement du système caulinaire, le hêtre forme des structures morphologiquement nouvelles et cette lente métamorphose se traduit par un changement graduel des potentialités intrinsèques des méristèmes primaires et secondaires, terminaux et latéraux. Au terme de cette période, le hêtre entre dans sa phase mature. Au cours de cette période d'enrichissement, il édifie un système ramifié que l'on peut appeler «**architecture mature minimale**» **(pl. 58, fig. 2 C)**, structure globale de l'organisme nécessaire à la formation d'u.c. autorisant la première expression de la sexualité dans la plante.

Chez le hêtre, la floraison n'est jamais exprimée durant la phase d'édification de l'unité architecturale. Cette non expression semble bien provenir d'une différenciation incomplète des u.c. de la plante, comme le présumait Barthélémy (1988). La **figure 2** de la **planche 59** présente la structure de jeunes hêtres âgés d'une vingtaine d'années, reitérés ou non, exprimant ou non leur sexualité, ainsi que la structure de leur u.c. courtes.

Planche 58.

Figure 1 - Simulation du rayonnement incident à différents niveaux d'une futaie de hêtres. Les résultats sont obtenus à l'aide de 2 programmes : M.I.R. (Mapping Intercepted Radiation) et M.U.S.C. (Multiple Scattering) (Dauzat et Eroy 1997). Ces programmes utilisent un découpage de l'hémisphère céleste en 46 secteurs, suivant le modèle «Turtle» (Den dulk 1989). Le Programme M.I.R. calcule l'interception du rayonnement incident par la plante et par le sol; tandis que le programme M.U.S.C. calcule les rediffusions multiples de la lumière interceptée à différents niveaux du couvert végétal. La figure 1 représente l'éclairement que recevrait des panneaux horizontaux placés à 0, 5, 10, 15, 20 et 25 m au dessus du niveau du sol, pour une scène comportant 5 arbres adultes (en gris) et entourée de scènes identiques (arbres blancs) **(A)**. La scène est divisée en secteurs. B et C présentent certains plans de la scène regroupant différents secteurs.

Figure 2 - Synthèse de la séquence de différenciation du hêtre dans le milieu de la futaie claire ; cette figure représente la structure de la plante, la structure de ses branches (en encadré) et la structure des u.c. courtes à différents stades de son développement.

Les hêtres, dont la structure est conforme à l'unité architecturale **(A)**, n'expriment pas leur sexualité. Les hêtres, dont la structure est réitérée **(B)**, portent des u.c. courtes plus épaisses et plus feuillées. Le hêtre **C** appartient à la même régénération naturelle que **B**. Il est aussi le seul ayant exprimé sa sexualité malgré son jeune âge. Si le diamètre de ses u.c. courtes est similaire à celui des u.c. courtes de ses voisins **(B)**, elles présentent cependant un nombre de feuilles supérieur, caractère pouvant expliquer la présence de la sexualité chez cet individu exceptionnel. Entre le moment de la formation de l'unité architecturale et celui de la formation des premiers complexes réitérés, le système ramifié du hêtre poursuit la différenciation morphologique de ces u.c.. Cette différenciation ne semble prendre fin qu'après la mise en place des complexes réitérés. Le terme de cette différenciation est signifié par la manifestation de la sexualité.

Au terme de l'édification de l'unité architecturale du hêtre, l'organisme n'a pas atteint un stade de différenciation maximal puisque celle-ci se poursuit ultérieurement, comme le montre les u.c. courtes. Chez le hêtre, l'unité architecturale peut être alors considérée comme un stade de hiérarchisation maximale atteint par l'organisme à un certain moment de son développement. Cette considération peut-être aussi étendue à d'autres végétaux qui fleurissent au terme d'une métamorphose architecturale (Edelin 1984, Sanoja 1992) lorsqu'ils sont entrés dans la phase de construction de leur couronne. Ceci n'exclut pas que certaines espèces, le Frêne (*Fraxinus exelsior*, OLEACEAE) par exemple, puissent fleurir et fructifier au terme de l'édification de l'unité architecturale (Barthélémy et al. 1997).

2.2. La réitération chez le hêtre.

Pour aborder les différentes notions qui se sont développées au sein du concept de la réitération, il est nécessaire de se remémorer les relations existant entre le concept de la réitération et les concepts du modèle et de l'unité architecturale.

Le modèle architectural représente une stratégie de croissance qui définit à la fois la manière par laquelle la plante élabore sa forme et l'architecture résultante. Il correspond au programme de croissance fondamental sur lequel l'architecture entière est établie et représente la stratégie de croissance et de ramification de base de la plante (Barthélémy *et al.* 1989). L'identification du modèle architectural est basée sur l'identification de caractères morphologiques simples **(cf. «première partie, paragraphe II. 1.»)** qui rendent compte avec précision des différents degrés de différenciation des axes qui le composent. Prenant l'exemple du modèle de Massart **(pl. 1)** qui caractérise la croissance du jeune hêtre forestier **(pl. 6)** : le tronc orthotrope à croissance rythmique forme des étages de branches plagiotropes ; sur ces derniers, la sexualité est latérale.

Selon Oldeman (1974), la couronne des grands arbres résulte du phénomène de répétition plus ou moins complet du modèle architectural. Le phénomène de répétition est appellé «réitération du modèle» **(pl. 3)**. La répétition du modèle de Massart, par exemple, est dite partielle si seulement certains éléments du modèle, les axes plagiotropes par exemple, sont répétés. La répétition est dite totale si le modèle, axe principal orthotrope et axes latéraux plagiotropes, est totalement reproduit (**pl. 3)**

Par la suite, la notion de modèle architectural a donné lieu à la création du diagramme architectural (Edelin 1977, 1984) qui est l'expression spécifique du modèle. Cette notion considère avec plus de précision le degré de différenciation existant entre les différents axes d'un système hiérarchisé.

Planche 59.

Figure 1 - Evolution de la morphologie des u.c. d'un an formées au niveau des parties les plus hautes de hêtres croissant sous futaie fermée. Les schémas à gauche de la figure représente des arbres parvenus à différents stades de développement **(A, B, ...)** ; l'ensemble des figurés rectangulaires symbolise différents types d'u.c. pouvant être formés au cours du développement des arbres ; les flèches noires soulignent l'évolution des u.c. édifiées par le méristème terminal d'un axe directeur de l'arbre.

Figure 2 - Morphologie caulinaire des u.c. courtes de hêtres de même âge se développant en milieux plus ou moins abrités. L'Architecture de hêtres sous futaie dense **(A)** et en plein découvert **(B et C)** est représentée à gauche. La morphologie des u.c. courtes d'un an est représentée à droite.

Elle aboutit au fait que plusieurs catégories d'axe plagiotrope peuvent exister au sein d'une espèce et s'organiser autour d'un axe principal orthotrope. Prenant en compte cette nouvelle notion et l'examinant au travers de la réitération, les observateurs se sont rendus compte que lorsqu'un phénomène de répétition avait lieu, toutes les catégories d'axes du diagramme architectural n'étaient pas toujours répétées. Ainsi à mesure qu'un arbre vieillit, il forme des complexes réitérés plus petits qui reprennent d'une manière partielle la structure du diagramme architectural (Barthélémy 1988, Sanoja 1992, Drénou 1994, Loubry 1994, Loup 1994). Seul certains types d'axes sont formés, même s'ils s'organisent toujours autour d'un axe orthotrope. Ce phénomène a donné lieu à la création de la notion d'unité architecturale minimale. les complexes réitérés issus de méristèmes dormants depuis de nombreuses années doivent parcourir une séquence de différenciation pour pouvoir édifier des structures florifères et ce parcours s'exprime par la formation d'une certaine structure ramifiée ayant au moins un certain degré de différenciation en rapport avec la complexité de l'unité architecturale.

Ces différents travaux ont accentué les convictions des chercheurs sur le fait que la phase de développement hiérarchique, correspondant à l'édification de l'unité architecturale, est le résultat d'une évolution constante des potentialités des méristèmes. Ils ont aussi accentué les convictions sur le fait que, en fonction du degré de précision de la description de cette phase élémentaire, les divers types de réitérations rencontrés pouvaient décrire des phénomènes très différents (Edelin 1984, Drénou 1994).

2.2.1. Clivage entre réitération immédiate et réitération retardée chez le hêtre.

Les observations à propos de la morphologie du système caulinaire du hêtre confirment ces convictions. La phase de développement hiérarchique, correspondant à l'édification de l'unité architecturale, est le résultat d'une évolution constante des potentialités des méristèmes. Au cours de cette période, rien n'est jamais pareil, tout est en évolution continuelle comme le montrent les u.c. courtes. C'est la capacité à caractériser et à quantifier cette évolution qui a permis de confimer les distinctions entre les différentes modalités de réitération.

Durant la période de construction de la couronne par réitération, les axes principaux orthotropes du hêtre traversent des phases de croissance réduite suivies par des phases de forte croissance lors desquelles ils édifient d'autres complexes réitérés qui contribuent à l'aggrandissement de la couronne **(pl. 20 et 22)**. Malgré l'existence de ces fluctuations, la longueur des u.c. des axes principaux ne cesse de décroître jusqu'à ce que les méristèmes ne forment plus que des u.c. courtes, tandis que leur ramification séquentielle plagiotrope s'appauvrit. Cette réduction s'accompagne aussi de la mort des axes latéraux des parties les plus basses de la couronne et par l'apparition, dans ces mêmes zones, de complexes réitérés différés de remplacement issus de méristèmes dormants. Ainsi, différentes structures latérales, formées par les axes principaux de la couronne à différentes périodes de leur développement, se superposent dans le temps.

Les **structures séquentielles,** édifiées par les méristèmes du haut des u.c., participent à la construction de la couronne de l'arbre qui conquiert un espace disponible autour d'elle. Tout au long de cette période, ces méristèmes édifient des structures avec des u.c. courtes dont la morphologie évolue très peu et reste très similaire à celle des u.c. courtes formées **au terme de l'ontogénèse de l'unité architecturale**,, au moment de la formation des premiers complexes réitérés immédiats (Edelin 1984) ou séquentiels (Drénou 1994). Ainsi**, le développement de l'organisme végétal se réalise de manière continue**, sans véritable retour en arrière.

Planche 60. Evolution de la morphologie des u.c. d'un an formées au niveau de la couronne de hêtres adultes. Le schéma en haut de la figure représente l'organisation des structures ramifiées ; sur ces schémas, le figuré gris clair représente la structure globale, le figuré noir représente les complexes réitérés tardifs tandis que le figuré gris foncé représente quelques complexes réitérés séquentiels ; les flèches gris foncé soulignent l'évolution des u.c. édifiées par le méristème terminal d'un complexe réitéré immédiat de la couronne de l'arbre tandis que les flèches noires soulignent l'évolution des u.c. édifiées par le méristème terminal d'un complexe réitéré différé.

Les seuls retours en arrière, très relatifs, se produisent lors des fluctuations de croissance dues au phénomène d'alternance de croissance et de fructification au cours desquelles les méristèmes édifient alternativement des u.c. plus ou moins longues et ramifiées. La transition se fait d'une catégorie d'u.c. à l'autre sans que les caractères au sein d'une même catégorie d'u.c. soient modifiés **(pl. 53) (pl. 60, flèches gris foncée)**. La réitération immédiate peut être considérée comme un phénomène qui dédouble une structure en cours de développement. A chaque stade de son développement, la plante crée des éléments morphologiquement nouveaux. Parvenu à un certain stade, au lieu de produire un élément nouveau en un seul exemplaire, elle produit simultanément plusieurs exemplaires similaires de cet élément. **Dans le cas du hêtre, la réitération immédiate (ou sylleptique ou séquentielle) a une connotation de duplication.** La duplication, du verbe dupliquer (*duplicare,* doubler), est l'opération par laquelle on double une quantité, un volume (Petit Robert, 1990).

Les **structures tardives,** édifiées par les méristèmes latents du bas des u.c., réoccupent l'espace acquis par les structures séquentielles plusieurs années auparavant. Lorsque les structures tardives sont formées, la morphologie de leurs u.c. courtes est similaire à celle des u.c. courtes formées par l'arbre **au cours de l'ontogénèse de l'unité architecturale** : plus ces rameaux tardifs sont formés à un niveau bas dans l'arbre et plus les u.c. courtes qu'ils forment sont proches de celles formées au début de l'ontogénèse de l'unité architecturale. Lors de la formation d'un rameau tardif, il y a une **rupture temporelle** entre la poursuite de la séquence de différenciation d'un axe directeur et la séquence de différenciation du rameau tardif qui apparaît sur lui. Lors de la formation des complexes réitérés différés (Edelin 1984) ou tardifs (Drénou 1994), le développement de la plante présente de véritables rajeunissements en reproduisant de manière partielle une partie de la séquence de différenciation parcourue précédemment. Dans ce cas, la différenciation des u.c. se fait d'une catégorie à l'autre, mais aussi au sein d'une même catégorie **(pl. 60, flèches noires)**. Au cours de la réalisation du phénomène de la réitération différée, la plante forme une structure dont la séquence de différenciation suit un chemin qui a déjà été parcouru dans le passé. La plante refait un élément qu'elle a déjà créé auparavant. Dans le cas du hêtre, **la réitération différée a une connotation de réitération**. La réitération, du verbe réitérer (*reiterare, de iterare,* faire de nouveau, faire plusieurs fois), est l'action de recommencer, refaire, renouveler, répéter (Petit Robert, 1990).

Dans cet ordre d'idée, Edelin (1984) observe la formation de complexes réitérés différés sur des zones élaguées de charpentières chez *Artocarpus elasticus* (MORACEAE) avec des feuilles à limbe très découpé (feuilles de jeunesse), alors que dans le haut de l'arbre, les complexes réitérés immédiats portent des feuilles à limbe entier (feuilles adultes).

Ce décalage dans la séquence de différenciation des réitérations immédiates issues de méristèmes séquentiels et des réitérations différées issues de méristèmes latents ressort bien dans la définition de l'unité minimale (Barthélémy 1988). Celle-ci a été définie uniquement dans le cadre de la réitération totale. Cette restriction a été justifiée notamment par l'existence chez certaines espèces (*Symphonia globulifera*, *Piper spp*., *Gossypium spp*., ...) d'une zone centrale de réitération totale entourée par une zone périphérique de réitération partielle **(pl. 61, fig. 1)** ; dans les cas cités, la réitération totale est représentée par des complexes réitérés différés et la réitération partielle, par des complexes réitérés immédiats.

Planche 61.

Figure 1 - Expression des potentialités réitératives chez *Symphonia globulifera* (zone de réitération totale en hachuré, zone de réitération partielle en blanc).

Figure 2 - Lien entre le diagramme architectural et l'unité minimale. Si toutes les catégories d'axes du diagramme **(A)** sont nettement différentes, l'apparition de la sexualité n'intervient sur l'unité minimale **(B)** qu'après la mise en place de toutes les catégories d'axes qui sont conservées. En revanche, si toutes les catégories d'axes du diagramme sont peu différentes, l'apparition de la sexualité intervient sur l'unité minimale après la mise en place de la première catégorie d'axe.)

Figure 3 - Différents types de fourches issus de réitérations immédiates chez des arbres d'une espèce quelconque. Contrairement à l'arbre **A**, l'arbre **B** a formé une fourche pérenne d'origine accidentelle au cours de sa jeunesse (d'après Drénou 1996).

Les complexes réitérés totaux issus de méristèmes dormants depuis de nombreuses années doivent parcourir une séquence de différenciation pour pouvoir édifier des structures florifères et ce parcours s'exprime par la formation d'une certaine structure ramifiée ayant au moins un certain degré de différenciation en rapport avec la complexité de l'unité architecturale : cette structure représente l'unité minimale **(pl. 61, fig. 2)**. En revanche, les réitérations partielles, qui sont des structures séquentielles, fleurissent en ayant une structure plus simple que celle de l'unité minimale. Elles n'ont pas besoin de reparcourir certaines étapes qui ont été parcourues lors de l'édification des structures sous-jacentes. Il y a eu une différenciation ininterrompue depuis la graine jusqu'à l'expansion de la couronne au cours du développement de l'organisme, ce qui n'est pas le cas des complexes réitérés différés issus de méristèmes dont les séquences de différenciation semblent bloquées après leur formation.

Encore à propos de la fonction de duplication de la réitération immédiate, Drénou (1996), dans un article sur les problèmes de fourchaison, présente un arbre ayant 2 types de fourchaison **(pl. 61, fig. 3)**, une fourche «accidentelle» au bas de l'arbre et une fourche «maitresse» dans le haut de l'arbre ; la fourche «maitresse» qui soutient la couronne de l'arbre est annoncée par un redressement préalable des branches latérales tandis que la fourche «accidentelle» ne l'est pas. Le même cas se produit chez des hêtres issus de régénérations naturelles denses en situation de plein découvert. Ces hêtres ont généralement un taux de croissance annuel très important qui induit une fourchaison précoce. Par la suite, les 2 brins de la fourche se développent simultanément, suivent une séquence de différenciation similaire et édifient chacun une couronne. Ces premièrs complexes réitérés immédiats sont apparus lorsque l'arbre a débuté sa séquence de différenciation. Elles n'ont fait que dupliquer cette séquence sans aucune répétition, sans rajeunissement, puisque l'arbre était au tout début de son développement.

2.2.2. Réitération partielle et réitération totale chez le hêtre.

Dans un cas comme dans l'autre, les complexes réitérés du hêtre ne reproduisent qu'une partie de la séquence de différenciation qui caractérise le développement du jeune individu. Elle est donc toujours partielle. La réitération totale serait seulement représentée par la formation d'un complexe réitéré dont le développement débuterait par la formation des cotylédons et dont la séquence de différentiation suivrait celle de l'unité architecturale. Ce cas semble ne pas exister, mais il convient d'être prudent face à cette inconnue. En revanche, le cas d'une marcotte pourrait représenter ce cas de réitération totale. En dehors de ces 2 cas, le terme de réitération totale ne pourrait plus être employé, mais ceci serait préjudiciable à l'avancée des recherches. Ce sont les observations successives qui ont permis de discrétiser le développement continu des plantes par la création de concepts divisant leur développement en parties distinctes. Il n'est pas question ici de supprimer une notion qui s'avère utile pour traduire nos observations. Il convient surtout, avant de caractériser tel ou tel phénomène de répétition, de préciser le niveau de précision sur lequel on se place.

Considérant les complexes réitérés formés par le hêtre, ceux-ci sont constitués d'un axe monopodial portant de manière rythmique des axes latéraux plagiotropes, tandis que la floraison se manifeste latéralement sur ces derniers. Considérant le niveau du modèle, le modèle de Massart en l'occurence, la réitération est totale. Si l'on considère maintenant le niveau de l'unité architecturale, la réitération est moins complète car généralement les premiers complexes ne portent que 2 à 3 catégories d'axes plagiotropes organisées autour de l'axe orthotrope, pour 4 dans le cas de l'unité architecturale. Si l'on considère maintenant le niveau de précision impliquant une évolution au sein d'une même catégorie d'axe, la réitération est encore plus partielle pour 2 raisons : d'une part toute les catégories d'axes ne sont pas représentées sur le complexe réitéré et d'autre part, la morphologie des catégories représentées est différente de celle formées au début de l'édification de l'unité architecturale.

Si l'on considère maintenant la réitération différée chez le hêtre, les premiers complexes réitérés sont constitués d'un axe monopodial plagiotrope portant de manière rythmique des axes latéraux plagiotropes, tandis que la floraison se manifeste latéralement. Considérant le niveau du modèle, la réitération est partielle car il y a absence de la structure orthotrope. Si l'on considère le niveau de l'unité architecturale, la réitération est également partielle pour les mêmes raisons. Si l'on considère maintenant le niveau de précision ayant trait aux u.c. courtes, la réitération est aussi partielle. Mais si dans ce cas présent, toutes les catégories d'axes ne sont pas représentées sur le complexe réitéré, la morphologie des catégories représentées est similaire à celle formées au début de l'édification de l'unité architecturale.

Dans le premier exemple de réitération, on ne peut pas parler de réitération totale. En revanche, considérant le phénomène sous l'angle d'une duplication, on s'affranchit de l'adjectif «totale» puisque le terme de duplication sous entend

ce terme : il ya duplication ou il n'y a pas duplication. **Une duplication est toujours totale. Si elle ne l'est pas, ce n'est pas une duplication, mais une tentative dans ce sens**.

En revanche dans le second exemple, la réitération peut avoir différent degré d'expression. La réitération ne sous entend pas la répétition complète d'une certaine entité. Chez le hêtre, cette répétition touche seulement certaines catégories d'axe de l'unité architecturale ayant elles-mêmes un certain degré de différenciation. La réitération peut révêtir des formes variées et sa qualification (totale ou partielle) est en rapport direct avec la précision des observations et le choix du critère de différenciation. Dans certain cas, le modèle peut -être totalement répété sans que l'unité architecturale ne le soit : la **«réitération du modèle»** peut-être totale, tandis que la **«réitération de l'unité architecturale»** peut-être partielle.

Les niveaux de précision successifs de la perception de la différenciation des végétaux ont conduits à l'élaboration successive d'outils et l'efficacité de chacun est conditionnée par l'usage que l'on veut en faire. Ainsi, bien que le marteau de vitrier et la masse de carrier aient les mêmes fonctions (enfoncer, frapper), ils ne sont jamais utilisés de la même manière, ni dans les mêmes situations (il faut l'espérer !).

Au terme de ce paragraphe. Nous avons précisé les limites de l'unité architecturale. Nous avons aussi précisé le concept de la réitération au sein du développement du hêtre et confirmé la séparation existant ses 2 modalités d'expression.

La réitération immédiate, phénomène de duplication des structures, survient inexorablement au cours du développement de la plante. Elle constitue l'essence même de son développement et, de ce fait, elle constitut un élément prédictible.

En revanche, les complexes réitérés différés ne sont pas systématiquement formés. Leur formation est erratique et imprédictible. Cependant au terme de cette étude, la prise en compte du développement global du hêtre a permis d'entrevoir une certaine logique de formation des complexes réitérés différés.

Dans dans ce qui suit, nous nous proposons d'analyser le rôle de la réitération différée au cours du développement du hêtre en examinant les différentes organisations des arbres et les situations dans lesquelles ils se développent qui donnent lieu à la formation des complexes réitérés différés.

3. Le rôle de la réitération différée chez le hêtre.

3.1. La répartition des rameaux tardifs chez différentes espèces végétales.

Après l'examen des diverses observations fragmentaires réalisées sur l'expression et la formation des rameaux épicormiques, il a été possible d'associer leur occurrence à certains phénomènes et certaines structures. Ainsi la formation des rameaux épicormiques évolue suivant certains critères :

- selon un critère spécifique ; la capacité à installer des rameaux épicormiques est différente selon les espèces (Kozlowsky 1971). Les premiers exemples venant à l'esprit sont les chênes formant plus fréquemment des rameaux épicormiques que le hêtre.

- en fonction de certains caractères du milieu, la formation des rameaux tardifs est souvent associée à une exposition soudaine et excessive à la lumière (Kozlowsky 1971, Krammer et Kozlowsky 1979, Cosens 1952) et ils sont plus nombreux sur la face du tronc à la lumière (Walhenberg 1950, Blum 1963). De même, de fortes sècheresses, de grands froids, des tempêtes, ... provoquent l'apparition de rameaux tardifs sur de nombreuses essences (Kazarjan 1969, Roloff 1986 1989).

- en fonction de l'âge des arbres ; les jeunes arbres ont moins de rameaux épicormiques que les vieux arbres (Blum 1963). Mais, passé un certain stade de développement, les arbres perdraient la potentialité à former des rejets de souche (Aumeeruddy 1984, Marion 1956, Khan et al. 1989). On voit même cela sur des buissons de sureau noir (Barnola et al. 1987). Plus un arbre sera âgé, plus son architecture aura tendance à inclure des rameaux tardifs apparaissant spontanément sur le pourtour du houppier, mais ils sera difficile de provoquer l'apparition de complexes réitérés tardifs supplémentaires sur le tronc et les branches de gros diamètre (Drénou, 1994).

- en fonction du diamètre des axes ; l'apparition des rameaux épicormiques diminue lorsque le diamètre du tronc augmente (Hedlund 1964, Bruner 1964, Cosens 1952, ...) **(pl. 62)**. Les arbres les plus disposés à former des rameaux épicormiques sont ceux montrant une activité cambiale faible, les arbres dominés des forêts préservées par exemple (Bachelard 1969). Ce même auteur suggère une compétition entre l'activité cambiale et la production de rameaux épicormiques. Il ajoute aussi que les rameaux épicormiques sont surtout produits pendant les phases de faible activité du cambium, comme cela est le cas chez les arbres dominés (Bachelard 1969).

Il s'avère que tous ces critères influençant la formation des rameaux tardifs sont fonction du statut des arbres dans un peuplement. Les arbres dominants en produisent moins que les arbres codominants et dominés (Krajicek 1959, Bruner 1964). Il apparaît aussi que les rameaux épicormiques apparaissent indépendamment des traitements d'éclaircies (Krajicek 1959). En revanche, de brusques changements de milieu accentuent ce caractère : les arbres de classes de cime inférieures et de moindre «vigueur» dans un peuplement donné montrent une plus grande tendance à former des rameaux tardifs après une éclaircie que les sujets «vigoureux» dominants (Rohmeder 1935, Hedlund 1964, Bruner 1966, Jemison and Schumacher 1948). Plus l'éclaircie est forte et plus il y a de rameaux tardifs (Ward 1966).

Planche 62.

Figure 1 - Un hêtre adulte de futaie dense. Lorsque cet arbre a été photographie en Mars, les plus beaux arbres de cette futaie venaient d'être abattus. Cet arbre fait partie d'un ensemble qui n'a pas été récolté d'une part pour permettre une régénération naturelle du peuplement et d'autre part, ces arbres pourront encore grossir avant leur exploitation.

Figure 2 - Vue détaillée de la couronne.

Figure 3 - Vue détaillée des structures soutenant la couronne. La fourche est constituée de 3 brins d'épaisseurs inégales. Le plus grêle (flèche), portant un petit houppier étroit atteignant la cime de l'arbre (flèche, fig. 2), est envahi par des rameaux tardifs ou complexes réitérés partiels. Ces rameaux tardifs sont apparus il ya plus d'une dizaine d'années lorsque la futaie est encore très dense. Cse rameaux tardifs ont donc été formées dans une ambiance forestière très ombragée.

3.2. Rappel de l'architecture du hêtre et de la répartition de la réitération différée.

L'étude architecturale du hêtre a montré que, **hormis les cas de traumatismes ou les changements brutaux d'environnement**, les rameaux tardifs apparaissent sur des structures dominées soit au sein d'un houppier, soit au sein d'un peuplement **(pl. 63)**. De telles structures sont caractérisées par un axe principal plus ou moins grêle, dont la longueur est souvent disproportionnée par rapport aux dimensions souvent réduites du houppier qu'il porte.

Le cas de hêtres sévèrement dominés (pl. 63, fig. 1). Sous futaie fermée, les hêtres sont constitués d'un tronc vertical long et grêle portant un petit houppier tabulaire. Des rameaux tardifs sont généralement présents au niveau de la première moitié basale du tronc, puis d'autres rameaux tardifs apparaissent plus haut sur le tronc.

Le cas de hêtres codominants ou légèrement dominés de futaie dense. Les arbres considérés **(pl. 63, fig 2 et 3)** présentent généralement un tronc bien différencié, relativement long, qui porte très haut une petite couronne étroite, oblongue ou en forme de cone renversé. Ces arbres ont une croissance en hauteur similaire à celle de hêtres dominants mais leur houppier est plus réduit que celui des arbres dominants (pl. 1D) en raison d'un élagage naturel important des branches les plus basses. Ils ont aussi un tronc plus grêle relatif à un épaississement annuel moins important. Ces arbres codominants présentent généralement des rameaux tardifs sur leur tronc tandis que le tronc des arbres dominants en est dépourvu **(pl. 63, fig. 4)**. Cette différence de comportement peut se retrouver au sein d'un même individu. Certains arbres portent une couronne soutenue par des complexes réitérés de dimensions inégales qui forment une fourche déséquilibrée **(pl. 63, fig. 5)** : un des brins de la fourche, le plus grêle, est constitué d'un tronc vertical qui porte au niveau de sa partie haute un houppier réduit et au niveau de sa partie basse, un étage de rameaux tardifs. L'ensemble a une hauteur proche de celle du brin dominant totalement dépourvu de rameaux tardifs.

Les hêtres dominants de futaie ou de taillis sous futaie (pl. 63, fig. 4) ont un tronc épais qui porte un large houppier constitué d'une infinité d'axes principaux. Des rameaux tardifs apparaissent à la base des axes principaux dépourvus de leur ramification d'origine. Ils sont très nombreux sur les structures ramifiées (charpentières ou branches) les plus dominées au sein de la couronne qui présentent un axe principal très grêle dont la longueur est disproportionnée par rapport au houppier qu'il porte.

Les hêtres précocement fourchus (pl. 63, fig. 6) présentent une fourche insérée à un niveau très bas : le tronc porte 2 brins égaux, chacun étant constitué d'un tronc long portant son propre houppier. Dans le cas présent, les rameaux tardifs sont formés uniquement sur les troncs jumeaux, alors que le tronc sous-jacent en est totalement dépourvu. A ce stade de développement, la ramification tardive ne dépasse pas la limite tracée par la fourche. La différence notable entre ces structures est l'écart de diamètre des axes de part et d'autre de la fourche, différence impliquant une différence du taux d'accroissement annuel en épaisseur du tronc et des axes qu'il porte. Le taux d'activité du méristème cambial pourrait s'avérer être un facteur déterminant sur les levées d'inhibition des méristèmes dormants chez le hêtre et sur la formation des rameaux tardifs.

Planche 63. Répartition spatiale des rameaux tardifs chez le hêtre.

Figure 1 - Chez un arbre tabulaire croissant sous futaie fermée.

Figure 2 et 3 - Chez des arbres codominants et dominés croissant au sein d'une futaie dense.

Figure 4 - Chez un arbre dominant croissant au sein d'une futaie dense.

Figure 5 - Chez un arbre codominant croissant au sein d'une futaie dense et ayant précocement fourchu ; la fourche s'est déséquilibrée par la suite.

Figure 6 - Chez un arbre codominant croissant au sein d'une futaie dense et ayant précocement fourchu.

3.3. Silhouette des arbres et croissance secondaire chez diverses espèces : l'exemple de quelques conifères et du chêne sessile.

La relation entre la silhouette d'un arbre, son degré de ramification et le produit du fonctionnement de son cambium est étudiée depuis de nombreuses années (Pressler 1865) et a été évoquée dans de nombreuses études portant sur des conifères (Satoo et al. 1955, Onaka 1950a, ...). La forme d'un axe végétatif peut être assimilée à un cône[22] **(pl. 64, fig. 1)** : à mesure que l'axe s'allonge de manière rythmique à son extrémité grâce à l'activité périodique de son méristème terminal, le manchon de cambium édifie de manière rythmique une couche de bois supplémentaire sur toute la longueur de l'axe. Par cette accumulation, le nombre de couches formées à la base de l'axe est beaucoup plus important que celui de la partie haute. Une coupe transversale à différents niveaux de l'axe permet d'accéder à la structure de la couche de bois à un niveau donné et visible sous la forme d'un cerne. Farrar (1961) propose un schéma synthétique à propos de la variation longitudinale de l'épaisseur et de la surface des cernes annuels **(pl. 64, fig. 2 B)** et de l'évolution de cette variation en fonction de la structure de l'arbre **(pl. 64, fig. 2 B)**, elle-même modulée par l'environnement. Chez un arbre dominant appartenant à un peuplement de moyenne densité avec un houppier occupant le tiers supérieur du tronc, la surface du cerne augmente rapidement jusqu'au niveau d'insertion des branches basses du houppier pour atteindre une valeur maximale qui reste constante sur tout le reste de la longueur du tronc dépourvu de branches (loi de Pressler), sauf près de la base, au niveau de laquelle elle a tendance à augmenter. L'évolution de **l'épaisseur** est différente en raison du caractère conique de la tige. Du haut vers le bas, l'**épaisseur** du cerne augmente et atteint une valeur maximale près d'un verticille de branches portant le plus de feuillage. Au niveau des parties plus basses du houppier et tout au long du tronc, l'épaisseur du cerne décroît. A la base de l'arbre, le cerne devient plus épais.

Cette évolution longitudinale de l'épaisseur du cerne est en rapport avec la silhouette de l'arbre, elle-même en rapport avec l'environnement dans lequel l'organisme se développe **(pl. 64 fig. 2 B,** Farrar 1961). Chez des arbres fortement dominés, constitués d'un tronc portant un petit houppier, le cerne le plus épais **(pl. 64, fig. 2 B, courbe de gauche)** est très proche de la cime de l'arbre. L'épaisseur diminue sur le reste du tronc. L'épaississement à la base du tronc peut aussi être quasiment inexistant chez des arbres sévèrement dominés (cernes discontinus chez *Pinus elliottii*, Larson 1956). Chez des arbres de plein découvert avec des houppiers occupant la totalité du tronc, l'épaisseur de cerne peut augmenter tout au long du tronc **(pl. 64, fig. 2 B, courbe de droite)**.

Planche 64. Quelques éléments à propos de la croissance en épaisseur des axes des végétaux ligneux.

Figure 1 - Coupe longitudinale **(A)** et coupe transversale **(B)** d'un axe dont la croissance en longueur et en épaisseur est rythmique ; **A** montre le profil de la tige avec ses arrêts de croissance en longueur (traits transversaux) et la moelle au centre (figuré gris foncé), tandis que les figurés en **B** représentent les cernes successifs qui correspondent aux accroissements en épaisseur successifs à un niveau donné de l'axe.

Figure 2 - (D'après Farrar 1961).

A - Evolution de la structure du dernier accroissement en épaisseur de l'axe principal d'un arbre ; l'espèce n'est pas précisée ; la courbe en trait plein représente l'évolution de la largeur de l'accroissement tandis que le trait en pointillé représente l'évolution de la surface du dernier cerne le long de la tige en croissance.

B - Evolution de la largeur du dernier accroissement en épaisseur de l'axe principal chez un arbre dominé avec un petit houppier appartenant à un peuplement dense **(1')**, chez un arbre dominant avec un petit houppier plus important appartenant à un peuplement dense **(2')** et chez un arbre de plein découvert avec un houppier occupant toute la longueur du tronc **(3')**.

Figure 3 - Croissance en hauteur et en diamètre de *Pinus strobus* dominants (trait plein) et dominés (trait discontinu) (D'après Bormann 1965).

Figure 4 - Evolution du rapport « hauteur de l'arbre / épaisseur du tronc à 1,3 m » chez des arbres dominants (trait noir) et des arbres dominés (trait gris) appartenant à l'espèce *Pinus strobus* ; ce graphe a été tiré des résultats de Bormann (1965) présentés en C.

[22] Excepté chez les végétaux monocotylédones.

Bormann (1965) présente la croissance en hauteur et en diamètre d'arbres dominants et dominés **(pl. 64, fig. 3)** appartenant à l'espèce *Pinus strobus* (PINACEAE) : les arbres dominés ont une croissance en épaisseur à 1m30 très inférieure à celle des arbres dominants, bien que leur croissance en hauteur soit très voisine de celle des arbres dominants. Il en résulte qu'en fonction de leur statut, les arbres ont un axe directeur ayant une conicité différente **(pl. 64, fig. 4)** : chez les pins dominés, l'axe principal tend vers une forme plus cylindrique, tandis que les pins dominants ont un tronc plus conique.

Une étude portant sur la géométrie des accroissements ligneux dans les tiges de jeunes chênes sessiles (*Quercus petreae* (Matt.) Lieb, FAGACEAE) ayant différentes formes (Hatsch, 1993) fournit les mêmes types de courbes. Ce travail présente différents cas de chênes sessiles et associe différentes silhouettes et différentes évolutions longitudinales de l'épaisseur des cernes annuels de bois. Choisissant un individu d'une forme donnée, cet auteur mesure la surface et l'épaisseur du ou des 4 derniers cernes de bois formés (un cerne par an chez le chêne) depuis la base du tronc jusqu'à la cime de l'arbre en suivant un ou plusieurs axes directeurs (cas d'arbres fourchus). Ce faisant, Hatsch note la hauteur de l'arbre, la hauteur d'insertion de la fourche si elle existe et la hauteur de l'insertion des plus basses branches du houppier vivant de l'arbre. Plusieurs types d'arbres ont été décrits.

* Chez un chêne non réitéré avec un houppier **(pl. 65, fig. 1)** occupant les 3/4 supérieurs du tronc, à mesure que l'on progresse du haut vers le bas de l'axe principal, les 4 derniers cernes de bois ont une épaisseur moyenne qui augmente, puis cette épaisseur reste constante sur toute la longueur du tronc sauf près de la base au niveau de laquelle elle réaugmente.

* Chez un chêne non réitéré avec un houppier **(pl. 65, fig. 2)** occupant le quart supérieur du tronc, du haut vers le bas de l'axe principal, les derniers cernes ont une épaisseur moyenne qui augmente, puis diminue à nouveau pour atteindre au niveau de l'insertion des branches les plus basses du houppier une épaisseur qui reste constante sur le reste du tronc.

* Chez un chêne réitéré, sur lequel chaque brin porte un gros houppier **(pl. 65, fig. 3)** occupant les 3/4 supérieurs de leur axe principal respectif, à mesure que l'on progresse du haut vers le bas de chaque brin, les derniers cernes ont une épaisseur moyenne qui augmente, puis reste relativement constante sur toute la longueur de chaque brin, sauf au niveau de la fourche où elle augmente brutalement puis montre la même évolution qu'auparavant.

* Chez un chêne réitéré, sur lequel chaque brin porte un houppier occupant le quart supérieur de leur axe principal respectif **(pl. 65, fig. 4)**, les derniers cernes ont une épaisseur moyenne qui augmente, puis diminue à nouveau un peu plus bas pour atteindre au niveau de l'insertion des branches les plus basses du houppier une valeur qui reste relativement constante sur tout le reste de la longueur du brin, sauf au niveau de la fourche ou elle augmente brutalement.

* Chez un chêne réitéré, sur lequel un brin domine l'autre **(pl. 65, fig. 5)**, chaque brin illustre l'une ou l'autre des 2 situations précédemment décrites.

Planche 65. Evolution de la largeur des derniers accroissements en épaisseur des axes principaux chez le chêne sessile (*Quercus petreae*, FAGACEAE) (D'après Hatsch 1993).

Figure 1 - Chez un chêne non réitéré avec un houppier occupant les 3/4 supérieurs du tronc.

Figure 2 - Chez un chêne non réitéré avec un houppier occupant le quart supérieur du tronc.

Figure 3 - Chez un chêne réitéré, sur lequel chaque brin de la fourche porte un gros houppier occupant les 3/4 supérieurs de son axe principal

Figure 4 - Chez un chêne réitéré, sur lequel chaque brin de la fourche porte un houppier occupant le quart supérieur de son axe principal.

Figure 5 - Chez un chêne réitéré, sur lequel un brin de la fourche domine l'autre.

Sur les figures **3**, **4** et **5**, le trait noir représente le tronc sous l'insertion de la fourche, tandis que les traits gris représentent les brins de la fourche ; le trait en gros pointillé indique le niveau d'insertion de la fourche, tandis que le trait en petit pointillé indique la limite du houppier vivant sur les axes principaux.

Chez les arbres réitérés, chaque brin d'une fourche semble se comporter de la même manière qu'un arbre non réitéré, mais il existe une grosse différence de comportement entre les brins d'une fourche et le tronc qui les recueille, ce dernier ayant toujours un accroissement en épaisseur supérieur à celui des axes qu'il porte.

3.4. Hypothèse d'une relation entre croissance secondaire des axes et formation des rameaux tardifs chez le hêtre.

En tenant compte des acquis sur les accroissements en épaisseur du chêne ou de quelques conifères en fonction de leur forme, ainsi que des acquis sur la croissance en hauteur, sur la forme des arbres et la répartition des rameaux tardifs chez le hêtre, on peut émettre l'hypothèse d'une liaison directe entre la formation des complexes réitérés tardifs et l'accroissement en épaisseur des axes. Si l'on considére l'accroissement en épaisseur des différents composants d'une fourche chez un hêtre par exemple **(pl. 66, fig. 1 A)**, les brins fils ont généralement des cernes moins épais que ceux de l'axe porteur **(pl. 66, fig. 1 B)**, comme cela est observé chez le chêne. De même, la surface de leurs cernes respectifs est moins importante que celle des cernes du brin porteur **(pl. 66, fig. 1 C)**. Cette différence peut être superposée à la répartition des complexes réitérés tardifs chez le hêtre adulte précocement fourchu **(pl. 63, fig. 6) (pl. 66, fig. 2 en bas à gauche)** : les complexes réitérés tardifs ne sont pas formés sous l'insertion de la fourche, niveau où l'axe principale présente de forts accroissements en épaisseur. Ainsi, **les rameaux tardifs ont tendance à être formé sur les zones ayant un faible accroissement en épaisseur.**

Un autre exemple conforte cette hypothèse, c'est celui des arbres tabulaires : ces arbres, lorqu'ils forment des rameaux tardifs pour la première fois, le font au niveau du premier tiers basal de leur tronc **(pl. 31, 32 et 63, fig. 1)**, zone au niveau de laquelle les cernes semblent être les plus fins. En revanche, les parties supérieures du tronc sont dépourvues de ces structures ; il est fort probable aussi que les cernes à ce niveau soient plus épais.

Diverses hypothèses ont été émises sur l'origine de la cause de la formation des rameaux tardifs (ou rameaux épicormiques, notamment l'hypothèse d'une influence de l'auxine et de la suppression de sa source (Kormanik et Brown 1969, ...). Cependant, si la théorie de l'auxine inhibitrice du développement des rameaux tardifs semble satisfaisante lors de l'étude de segments de chêne blanc (Bowersox et Ward 1968), son exclusivité est plus difficile à accepter lors de l'observation d'organismes plus développés et complets (Ward 1966). En fin de compte, les avis sont très partagés et très souvent les observations sont contradictoires. Travaillant sur les relations entre le cambium et les bourgeons axillaires, Amer et Neville (1980) observent qu'en fonction de la présence simultanée de certaines substances mais aussi en fonction de leur concentration, les relations entre le cambium et les bourgeons axillaires peuvent s'inverser. Ainsi, l'examen d'un élément isolé et dans des situations différentes peut faire aboutir à l'émission d'hypothèses inverses. Par ailleurs, les observations ont porté sur de nombreuses espèces encore mal connues. De plus, nous avons peu d'informations sur l'âge, la structure, l'architecture et surtout l'ontogénie des arbres décrits et il est évident que ces informations sont fondamentales pour réaliser une bonne synthèse du problème.

Planche 66. Croissance en épaisseur présumée des axes et répartition des complexes réitérés différés chez le hêtre.

Figure 1 - Croissance en épaisseur des différents composants d'une fourche chez le hêtre.
A - Coupe transversale de chaque axe en présence.
B - Evolution de la largeur des cernes successifs pour chaque axe.
C - Evolution de la surface des cernes successifs pour chaque axe.

Figure 2 - Evolution théorique de la largeur du dernier accroissement en épaisseur des axes d'arbres de structures différentes et répartition de leurs rameaux tardifs ; le graphe représente l'évolution de l'accroissement en épaisseur tandis que les dessins à droite schématisent la structure des arbres.

Considérant l'exemple du hêtre, il ressort que la formation des rameaux tardifs n'est pas le résultat exclusif d'une simple diminution de la dominance apicale qui s'exprimerait par une diminution de la production d'auxine venant des apex des axes en croissance. Si les rameaux tardifs apparaissent au niveau du premier tiers du tronc d'arbres tabulaires, pour quelle raison, chez un arbre précocement fourchu, les rameaux tardifs ne sont-ils pas formés sous la fourche ? S'il y a manifestement un gradient à propos de l'auxine et que les points les plus éloignés des apex ne sont plus soumis à l'action de cette dernière, quelle élément empêche leur formation sous l'insertion d'une fourche ? Une autre question vient à l'esprit : pourquoi chez un hêtre ayant une fourche déséquilibrée, le brin dominé porte-t-il des rameaux tardifs, tandis que les structures sous-jacentes ou plus développées en sont dépourvues ? Autant de faits qui indiquent que la formation des rameaux tardifs pourrait mettre simultanément en jeu d'autres facteurs au sein de la plante et, pourquoi pas, une influence de l'activité cambiale elle-même.

Les travaux de Lachaud et Bonnemain (1981) fournissent des éléments qui pourraient conforter l'hypothèse d'un lien entre le fonctionnement du cambium et la formation des rameaux tardifs. Travaillant sur les modalités de la remise en activité du cambium et de la xylogénèse chez les hêtres et les chênes âgés, ces auteurs ont montré que le fonctionnement cambial acquièrt une certaine «autonomie» (Lachaud et Bonnemain 1981) à mesure que les arbres vieillissent. Ainsi, chez le hêtre, la réactivation cambiale partant de la cime du houppier progresse dans une première phase de façon basipète. Par la suite, au cours d'une deuxième phase, une réactivation cambiale d'ensemble s'installe dans le tronc. Il faut ajouter à cela que le cambium du tronc peut être engagé dans la production des éléments du bois initial alors que le cambium de la base des branches n'a pas encore repris son activité.

Par ailleurs, des expérimentations ont montré que la décapitation et l'ébourgeonnement empêchent la xylogénèse chez de jeunes hêtres âgés de 8 à 14 ans et de 1 à 2 m de haut, alors qu'ils ne la modifient pas dans la base des tronc des hêtres âgés de 50 à 70 ans et hauts de 11 à 15 m. ; les hêtres âgés décapités sont capables de présenter une réactivation cambiale générale et de produire du bois normal à la base de leur tronc sensiblement au même moment et de la même façon que les hêtres âgés non décapités. Lachaud (1981) conclut que le mode de réactivation cambiale d'ensemble qui s'installe dans les troncs des hêtres, n'est pas du tout dépendant des phénomènes se déroulant dans la partie supérieure de l'arbre et cette propriété est acquise tardivement. Des observations similaires ont été réalisées par d'autres expérimentateurs.

Si l'on récapitule les zones de formation des rameaux tardifs chez le hêtre, ceux-ci sont formés sur les troncs ayant perdu leur ramification séquentielle, structures au niveau desquelles le cambium est autonome (réactivation cambiale d'ensemble), tandis qu'ils n'apparaissent jamais au niveau du houppier vivant des jeunes arbres[23], structure au niveau de laquelle le cambium semble dépendre du fonctionnement des méristèmes terminaux (réactivation cambiale basipète). Les rameaux tardifs apparaissent aussi sur les complexes réitérés qui constituent la charpente de la couronne de grands hêtres adultes de plus de 100 ans et hauts de plus de 20 m. Il faut ajouter à cela que la couronne de ces grands arbres peut être assimilée à une «colonie d'arbres» où chaque élément est constitué d'un tronc portant un houppier vivant. Lachaud ne fournit pas d'information sur le fonctionnement cambial de telles structures, mais si l'autonomie cambiale peut être associée à l'entité « tronc », il est fort probable que le cambium de la base des charpentières de la couronne de ces grands arbres ait un fonctionnement «autonome». Tous ces éléments suggèrent que la formation des rameaux tardifs pourrait mettre simultanément en jeu d'autres facteurs au sein de la plante tels que **intensité** et **«autonomie relative» du fonctionnement cambial**.

3.5. Conclusion.

Nous avons vu qu'à mesure qu'un méristème édifie un axe par la formation d'u.c. successives, son fonctionnement se modifie, le méristème se différencie. Cette évolution du fonctionnement se produit également au cours de la formation de l'u.c. A mesure que le méristème terminal forme les différents éléments de l'u.c., il forme des méristèmes latéraux successifs qui, entraînés dans son sillage, se différencient à leur tour : les méristèmes latéraux les plus hauts forment une u.c. peu de temps après leur création (structures séquentielles) et évoluent par la suite à mesure qu'ils édifient une structure ramifiée. En revanche, les méristèmes du bas de l'u.c. entrent en dormance peu de temps après leur création et leur séquence de différenciation semble «bloquée».

[23] Si l'on ne procède pas à des tailles sévères.

De cette manière, chaque méristème latéral dormant sur le tronc possède des propriétés similaires à celles du méristème terminal lorsque celui-ci se trouvait à ce niveau (Oldeman 1974), comme le montrent les expériences de décapitations de Charrier (1969), de Attims (1969), chez lesquelles un complexe réitéré situé dans des partie encore jeune régénère précisément la partie enlevée. De même, à un instant donné de la vie du hêtre, à mesure que l'on progresse vers la partie basse de l'arbre, lorsque des complexes réitérés différés sont formés, ils présentent des structures qui révèlent un degré de différenciation moins avancé que celui des parties hautes.

Considérant des espèces végétales plus longévives, il s'avère que les propriétés attribuées aux méristèmes latéraux dormants ne sont pas définitivement fixées. Ainsi, à un niveau donné dans la plante, la structure des complexes réitérés différés successifs évolue sensiblement au cours du temps (Barthélémy 1988, Drénou 1994). Cette situation révèle que les méristèmes dormants ont évolué eux aussi selon une séquence de différenciation invisible depuis l'extérieur. Il est nécessaire de préciser que ces méristèmes préformés latents dans l'écorce des arbres ne sont pas totalement au repos puisque certains croissent, forment des écailles de manière à se maintenir à la périphérie de la tige au niveau de l'écorce (Kauppi *et al.*1987, Fink 1986, ...). Ils sont donc probablement réceptifs aux changements qui se produisent dans la plante. Par ailleurs, ils progressent au voisinage de tissus régulièrement produits par le cambium mais dont les étapes de différenciation ne cessent d'évoluer au cours du développement de la plante (production de bois juvénile puis de bois adulte chez le peuplier et l'Angélique, Grzeskowiack 1997). Tout cela est susceptible d'influer sur l'évolution des potentialités des méristèmes latents qui suivent leur propre trajet morphogénétique (Edelin, com. pers.).

Reprenant les propos de Oldeman (1974), «l'activité méristématique est double : en parcourant une séquence visible, des séquences latérales latentes, imperceptibles, sont mises en place selon un gradient. C'est sur le jeu de gradients morphogénétiques pouvant se révéler sous la forme d'une organogénèse réelle, ... , que repose la séquence de différenciation du modèle initial, dans lequel d'autres séquences restent latentes. Ces dernières ne peuvent percer jusqu'au niveau du visible que plus tard, lorsqu'intervient un ensemble d'activations de méristèmes, provenant d'influences actuelles liées à la vigueur ...», vigueur liée au milieu d'où la plante tire son énergie, mais aussi des propriétés de la plante elle-même (masse, nature des réserves, structure).

Les complexes réitérés différés sont formés chez des organismes ayant suivi une voie de différenciation donnée dans des conditions particulières et au sein desquels leur équilibre est mis en jeu. Chez le hêtre, les complexes réitérés différés sont partiels, car ils ne font que reproduire les structures plagiotropes qui constituent une partie de l'architecture élémentaire. Considérant le cas précis de l'ontogénèse des arbres tabulaires **(pl. 67, fig. 1)**, **les complexes réitérés différés constituent des structures de secours, servant de renfort au système ramifié ou partie de système ramifié de hêtres en difficulté**. Quelques observations sur ces arbres tabulaires montrent que leur fonction de renfort s'exprime à différents niveaux.

Ils assurent la reconstitution d'une masse foliaire venant en complément de celle encore présente au niveau du houppier séquentiel. L'examen de la croissance en longueur et en épaisseur de l'axe principal d'un hêtre tabulaire et la chronologie d'apparition des rameaux tardifs ne montre aucune répercussion visible résultant de la présence des tardifs sur la structure de la plante **(pl. 67, fig. 2)**. Ceci suggère que la formation des rameaux tardifs doit assurer le maintien de fonctions fondamentales (réserves ?, croissance racinaires ?) qui n'ont pas été observées. Les rameaux tardifs sont le siège de phénomènes de rajeunissement qui s'expriment par la formation d'u.c. dont la morphologie est plus proche de celle d'u.c. formées dans le jeune âge que celle des u.c. formées au niveau des parties les plus hautes de l'arbre. Nous avons vu aussi que la morphologie des feuilles évoluait aussi, celles-ci perdant progressivement les caractéristiques de feuilles d'ombre. **Si** les morphologies caulinaire et foliaires vont de pair, le soutien consisterait aussi en une mise en place d'une masse foliaire supplémentaire mieux adaptée à la nouvelle situation environnementale au sein de laquelle l'arbre se retrouve : la futaie fermée.

Les complexes réitérés différés pourraient aussi assurer la maintenance et la reconstitution des tissus de conduction des axes comme le montre la **figure 3 de la planche 67** : la formation des premiers rameaux tardifs sur l'axe principal d'un arbre tabulaire coïncide d'une part, avec la formation d'u.c. courtes par le méristème terminal de celui-ci et d'autre part, avec la formation de cernes annuels très fins.

Par la suite, l'augmentation du nombre et des dimensions des rameaux tardifs va de pair avec la formation de cernes plus larges au bas du tronc, tandis que le taux de croissance annuel en longueur de l'axe principal ne se modifie pas.

Ces conclusions vont dans le sens des hypothèses émises par de Reffye et al. (1996), Fourcaud et al. (1996). Partant du postulat que la production des assimilats est proportionnelle à la transpiration cumulée de la plante sur une période de fonctionnement photosynthétique suffisamment longue, ces auteurs considèrent que la résistance hydraulique des tissus des végétaux, influant sur la circulation de l'eau depuis les racines jusqu'aux feuilles assimilatrices et donc sur la production des assimilats et la constitution de réserves, est un des éléments directement responsables de la croissance en longueur et en épaisseur des axes des plantes. La résistivité hydraulique s'exprime au niveau des couches successives de bois des axes caulinaires et racinaires et au niveau du pétiole et du limbe des feuilles. En ce qui concerne les couches de bois assimilées à des cylindres creux, leur résistance hydraulique est fonction du rapport de la longueur du cylindre sur l'épaisseur des parois du cylindre. Schématiquement, une couche de bois épaisse appliquée sur un axe court aura une résistance hydraulique moins importante qu'une couche de bois fine appliquée sur un axe long pour un volume de bois constant.

Cette dernière situation illustre tout à fait l'exemple des arbres tabulaires croissant sous futaie fermée qui ont un axe principal très long par rapport à leur diamètre (hauteur de l'arbre / diamètre du tronc à 1m30 = 180) en comparaison d'arbres non réitérés issus de régénération naturelle dense de plein découvert chez lesquels le tronc est proportionellement plus épais (hauteur de l'arbre / diamètre du tronc à 1m30 = 120). Considérant cette hypothèse, la résistance hydraulique des tissus du tronc des arbres tabulaires peut être amenuisée soit en diminuant la distance entre le système racinaire et les zones portant les feuilles assimilatrices par la mise en place de structures portant des feuilles assimilatrices (les rameaux tardifs) plus bas sur le tronc, soit en augmentant le diamètre du tronc entre le système racinaire et les zones portant des feuilles par une augmentation du taux de croissance en épaisseur du tronc à la suite du développement des rameaux tardifs.

Il est important ici de souligner l'intérêt des arbres tabulaires qui n'en présentent pourtant aucun d'un point de vue sylvicole. Au regard des nombreuses études de la formation des rameaux épicormiques chez diverses espèces et de l'étude du hêtre, 2 situations opposées conduisent à la formation des rameaux tardifs sur les axes. Nous avons le cas où le milieu se referme progressivement. Cette situation conduit à la génèse d'un houppier réduit qui pourrait être insuffisant pour maintenir un flux hydrique sur un tronc long et grêle devenu trop «résistant». Nous avons aussi le cas d'un milieu ouvert brutalement par une diminution de la densité du peuplement. Sachant que chez des hêtres de 80 ans, les feuilles de la zone de contact entre les couronnes et celles nettement à l'ombre assurent respectivement 63% et 23% de la photosynthèse potentielle totale (Ducrey 1981), le houppier exposé à une plus grande quantité de lumière pourrait devenir, en fonction de l'évolution de l'efficacité photosynthétique des feuilles, soit trop, soit moins efficient pour un tronc dont la structure interne n'a pas évolué et pourrait constituer un frein au développement de la plante.

Planche 67. Ontogénie de hêtres au houppier tabulaire.

Figure 1 - Développement d'un arbre croissant sous futaie fermée et répartition des complexes réitérés différés.

Figure 2 - Evolution du taux de croissance annuel en longueur et en épaisseur de l'axe principal d'un hêtre au houppier tabulaire dont le tronc porte de nombreux complexes réitérés différés ; la courbe en trait noir représente le taux d'accroissement annuel en longueur de l'axe principal ; la courbe en trait gris clair représente l'évolution au bas de l'arbre de la largeur des cernes annuels successifs et la courbe en trait gris foncé pointillé, l'évolution du nombre de rameaux tardifs présents sur le tronc.

Figure 2 - Relance de la croissance en épaisseur chez un hêtre au houppier tabulaire dont le tronc porte de nombreux réitérations complexes réitérés différés ; cet arbre est décrit à la **planche 35** ; la courbe en trait noir représente le taux d'accroissement annuel en longueur de l'axe principal ; la courbe en trait gris clair représente l'évolution au bas de l'arbre de la largeur des cernes annuels successifs ; la courbe en trait gris foncé en pointillé représente l'évolution du nombre de rameaux tardifs présents sur le tronc.

Au sein d'une futaie gérée, certains arbres subissent successivement des fermetures et des ouvertures de milieux. Ces arbres intègrent les 2 situations opposées lors de la formation des rameaux tardifs et compliquent la compréhension du problème. Ceci pourrait expliquer les observations et conclusions variées émises jusqu'à présent, car ce sont surtout ces arbres qui ont été étudiés. En revanche, les arbres qui expriment de la manière la plus claire la chronologie des événements et permettent de relier des événements externes à des événements internes sont les arbres devenus tabulaires sous la pression du milieu. Ceux-ci ont subi un changement de condition graduel et toujours dans le même sens. La formation des rameaux tardifs se produit dans un milieu de moins en moins éclairé, ce qui a pour intérêt d'écarter l'hypothèse simpliste d'une influence directe de la lumière sur la levée d'inhibition des bourgeons latents.

4. Synthèse générale et hypothèse sur les limites de la séquence de développement du hêtre.

4.1. Synthèse du développement architectural du hêtre.

Sur la base de l'identification de structures ramifiées exprimant ou non des phénomènes de rajeunissement qui consistent en une réacquisition des propriétés d'un individu jeune (Fortanier et Jonkers 1976, Franclet 1983) ou à reparcourir une partie plus ou moins importante de l'ontogénèse de l'architecture élémentaire, l'appareil caulinaire des hêtres peut être subdivisé en parties distintes :

- les **structures caulinaires séquentielles** avec lesquelles l'arbre réalise l'exploration et l'exploitation de l'espace environnant **(pl. 68)** depuis le stade de la graine jusqu'à l'expansion maximale de sa couronne par réitération «immédiate» ou «séquentielle». Le developpement du système ramifié séquentielle se déroule d'un trait.
- les **structures caulinaires tardives** avec lesquelles l'arbre réalise une réexploitation de l'espace environnant libéré à la suite de l'élagage naturelle **(pl. 68)**. Ces structures peuvent être formées à n'importe quel stade de développement du système caulinaire séquentiel de l'organisme végétal. Elles reproduisent (Edelin, 1984) des formes et des structures créées au cours de l'édification de l'architecture élémentaire **(pl. 68, petites flèches).**

En fonction du milieu dans lequel les hêtres se développent, les limites de leur développement séquentiel et l'amplitude de participation des complexes réitérés différés dans leur développement sont différents. A mesure que l'on progresse d'un milieu fermé vers un milieu plus ouvert, les limites du développement séquentiel sont repoussées plus loin tandis que l'apparition des complexes réitérés différés sur le tronc des arbres est différée dans le temps et que ceux-ci sont repoussés vers des ordres de ramification supérieurs conformément aux observations de Drénou (1994).

Sous futaie fermée, les hêtres passent sans transition du stade de la graine à une architecture d'attente suivie quelques temps après par la mort de l'organisme **(pl. 68, fig. 1 noir)** si les conditions environnementales ne changent pas.

Dans des conditions environnementales d'abord claires puis de plus en plus sombres, les arbres, peu de temps après avoir entamé la phase d'installation de leur système ramifié, passent rapidement vers une architecture d'attente interrompant le processus d'édification de l'unité architecturale, tandis que des complexes réitérés différés apparaissent sur le tronc lorsque la croissance atteint un niveau bas.

Planche 68. Synthèse du développement du hêtre.

Figure 1 - Un hêtre issu de régénération naturelle dense et croissant sous futaie fermée. La croix symbolise la mort de l'individu

Figure 2 - Un hêtre issu de régénération naturelle dense et croissant d'abord sous futaie dense puis sous futaie fermée.

Figure 3 - Un hêtre issu de régénération naturelle dense et croissant sous futaie claire.

Figure 4 - Un hêtre issu de régénération naturelle claire et croissant sous futaie claire. Le point d'interrogation symbolise la méconnaissance du stade de développement ultérieur.

Figure 5 - Un hêtre isolé.

Si les conditions ne s'améliorent pas, les complexes réitérés différés sont plus nombreux tandis que le houppier séquentiel de l'arbre meurt. Puis la mort se propage selon un gradient basipète et affecte les complexes réitérés différés les plus hauts et l'organisme ne tarde pas à mourir en l'état.

En futaie dense, les arbres parviennent au terme de l'édification de l'unité architecturale et accèdent au niveau d'organisation supérieur, celui de l'architecture réitéré. Ce faisant, les arbres confinés dans un milieu dense subissent un élagage naturel important, une diminution du taux de croissance en épaisseur de leur tronc qui ne tarde pas à former des rameaux tardifs. Si les arbres restent en conditions forestières, le houppier séquentiel commence à mourir et les arbres finissent par mourir en l'état, sans que les réitérations tardives ne puissent régénérer un houppier. Une évolution similaire est rapportée par Loubry (1994) dans une étude de la phénologie de quelques arbres tropicaux.

Le même phénomène se produit en futaie claire, mais dans ce cas, les arbres ont une couronne plus développée et les tardifs n'apparaissent que sur les branches tandis qu'elles sont absentes sur le tronc. Nous n'avons pas d'information sur la mort de ces arbres, mais il semble peu probable que si les arbres ne sont pas sortis de leur contexte actuel, leur architecture se modifie profondément avant leur mort conformément aux conclusions avancées par Drénou (1994) à propos de la sénescence de vieux arbres de différentes espèces végétales tempérées et tropicales.

Ce sont les arbres isolés qui expriment le développement séquentiel le plus large. Parvenu au terme de l'édification de l'unité architecturale, puis de l'architecture réitérée, l'organisme végétal poursuit son expansion par l'édification de marcottes d'origine séquentielle qui le font passer à un niveau d'organisation supérieur : celui de la colonie.

4.2. Une succession nécessaire de différents types d'organisation. La notion de plan d'organisation.

Tout au long de leur développement, les arbres montrent différents niveaux d'organisation successifs et leur pérennité semble conditionnée par un développement qui inclut des changements de niveau d'organisation. L'impossibilité d'un organisme à accéder à un niveau d'organisation supérieur à celui dans lequel il se trouve, entraine son déclin et sa mort à plus ou moins brève échéance. C'est notamment le cas d'arbres dominés de futaie dense qui ne parviennent pas à accéder au stade de l'architecture réitérée, passent progressivement vers une architecture d'attente et meurent si les conditions ne changent pas, malgré l'intervention de réitérations tardives dans leur développement.

Cette situation semble être due à un problème d'exploitation de l'espace, inhérente au mode de construction de la plante fixée à son substrat qui engendre des structures s'opposant progressivement à son expansion dans un milieu contraignant. Les exemples fournis par le développement de pins dominés (*Pinus strobus,* Bormann 1965) ou bien celui de hêtres tabulaires, illustrent bien cette situation. Les arbres dominés privilégient durant un temps leur croissance en hauteur au détriment de leur croissance en épaisseur[24]. Puis, ils parviennent à un stade de développement, où même la croissance en hauteur commence à décliner par la mise en place d'u.c. moins longues, moins feuillues. Kazarjan (1969) voit chez ces arbres, l'expression «... d'une part de l'extrême non correspondance entre la masse des feuilles et des racines absorbantes, et d'autre part la grande distance entre feuilles et racines». Ce déclin pourrait bien trouver son origine dans l'existence d'une limite physique telle qu'une résistance[25] hydraulique croissante occasionnée par la formation de troncs plus longs et cylindriques (augmentation du rapport hauteur/diamètre), comme le pressentent de nombreux chercheurs (Oldeman 1974, Reffye *et al.* 1996, ...).

4.2.1. Les limites du développement du hêtre conforme à son unité architecturale

[24] Il est fréquent de voir des hêtres ayant poussé durant une longue période au sein de régénérations naturelles denses, ployer sous le poids de leur houppier lors d'un dépressage important, incapables de se soutenir par eux-même et de se redresser par la suite, tandis que leur tronc se couvre de rameaux tardifs. Du fait de la densité, les arbres se soutenaient mutuellement et ont relativement peu investi en tissus de soutien (bois), privilégiant leur croissance en hauteur.

[25] La transpiration est la force qui tracte la sève des racines jusqu'aux feuilles. Elle crée ainsi entre 2 points quelconques une tension de la sève appellée aussi différence de potentiel hydrique. L'analogie a été faite avec un circuit electrique comprenant plusieurs résistances en série. C'est le concept de «formalisme ohmique». Chaque organe végétal est caractérisé par une résistance R au transport de la séve. Lorsque la transpiration et l'absorption sont égales, la valeur de ces flux est donnée par le rapport de la différence de potentiel entre 2 points à la résistance entre ces points. Cette méthode à l'avantage de permettre une modélisation assez simple du transfert de l'eau, mais elle ne répond pas à un certain nombre de questions concernant les phénomènes physiques spécifiques intervenant dans ce transfert (Cruiziat et al. 1990).

Considérons le développement d'un arbre conforme à son unité architecturale. Celui-ci conserve une organisation hiérarchique, en raison d'un développement dans des conditions envirronnementales limitantes. Ces conditions maintiennent l'organisme végétal en deçà d'un certain seuil de vigueur autorisant des levées d'inhibition du développement de bourgeons latéraux (Champagnat 1954) et la formation de complexes réitérés (Hallé *et al.* 1978, Nicolini *et al.* 1994) et l'empêchent d'accéder au niveau d'organisation supérieur. Il arrive un moment où l'on constate un déséquilibre croissant entre le tronc et le houppier qu'il porte. L'unité architecturale illustre une organisation hiérarchique, au sein de laquelle l'activité d'un méristème et le développement d'un axe sont privilégiés au détriment des autres qui constituent les structures d'exploitation et ne tardent pas à disparaître par élagage naturel. Le développement prolongé de la plante suivant un «plan d'organisation hiérarchique» (Edelin 1991) conduit au grandissement disproportionné de l'axe directeur au sein de structures d'accompagnement (les branches) qui sont maintenues à un même niveau d'importance. De ce fait, la plante doit assurer l'entretien d'une structure porteuse sans cesse croissante, mais avec avec un houppier assimilateur dont les dimensions n'évoluent pas significativement. Dans un premier temps, ces arbres privilégient un réinvestissement dans une organogénèse caulinaire et racinaire future et n'assurent que le strict minimun quant à l'épaississement du tronc (Bormann 1965, Houllier *et al* 1991). Celui-ci, dont la forme évolue d'une forme conique vers une forme cylindrique, acquièrerait une résistance hydraulique plus importante qui agirait directement sur la production des assimilats produits dès lors en moindre quantité : la plante devant entretenir plus ne peut que moins réinvestir dans une organogénèse racinaire et caulinaire future. L'enchaînement de ces évènements provoquerait un déclin rapide de l'organisme, visible au travers de la diminution de la longueur des u.c. successives de son axe principal **(pl. 67)**. La plante entre dans une spirale, dont elle ne pourra sortir que si le milieu dans lequel elle évolue change (ouverture du milieu aérien, relèvement de la surface du sol). En dépit de quoi, les arbres évoluent vers des architectures d'attente faisant intervenir des structures tardives destinées retarder la mort de la structure.

Ce déclin affectant des arbres chronologiquement jeunes illustre bien les modalités de développement conduisant à l'accumulation d'éléments qui constituent des freins à leur expansion. Ces éléments pourraient être assimilés à la notion d'entropie[26] appliquée aux végétaux par Oldeman (1974), notion énergétique globale regroupant à la fois des éléments de gestion des assimilats (nécessité d'entretenir des structures non assimilatrices) et des problèmes de résistance hydraulique en relation avec l'architecture hydraulique de la plante. Chez le hêtre, le développement prolongé d'un végétal conformément à son modèle architectural conduirait fatalement à une accumulation d'entropie et au déclin de la structure. Le développement de la plante dépend des préséances et des dominances entre les bourgeons (Champagnat 1974, Barnola 1970). Par une diminution graduelle de la dominance apicale des méristèmes se traduisant par la formation répétée de complexes réitérés immédiats, la plante duplique son système ramifié. Ceci a pour effet de multiplier les surfaces d'assimilation, mais aussi d'augmenter le taux de croissance en épaisseur de l'axe qui porte les complexes réitérés, comme le révèlent les observations de Hatsch (1993) **(pl. 65, fig 3 et 4) (pl. 66, fig. 1)** et les simulations de Reffye (de) *et al.*(1997) et, a priori, de diminuer la résistance hydraulique sur une partie du chemin qui conduit des racines aux feuilles. Ces 2 éléments favoriseraient une nouvelle augmentation du taux de croissance en longueur des axes. Ce phénomène est bien visible au cours de l'expansion de la courronne du hêtre adulte, chez lequel, les vagues de réitérations et l'augmentation de la longueur des u.c. successives vont de pair, le paroxysme de ce phénomène étant la manifestation d'une fructification massive. Cette situation illustre tout à fait la notion de «bouffées d'énergie libre»[27] successives dues à des vagues de réitérations complètes, accompagnées d'une floraison abondante chez des avocatiers et des manguiers âgés (Oldeman 1974).

La résistance hydraulique des tissus combinée aux contraintes imposées par le milieu, pourrait constituer un des obstacles majeurs à l'expansion de la plante. C'est par son réseau de corrélations morphogènes que celle-ci fait face et réagit en orientant le système dans telle ou telle direction. Ces prises de décisions sont illustrées par l'exemple des arbres dominés qui s'orientent d'abord vers une croissance en hauteur, privilégiant un seul méristème, «plan d'organisation hiérarchique» (Edelin 1991), tandis qu'au moment du déclin de la croissance, la dominance apicale s'estompe et l'arbre

---

[26] «Dand un arbre, l'énergie des liaisons chimiques de la biomasse morte est métaboliquement et morphogénétiquement inutile ou *entropique*. La masse totale des tissus morts est, à chaque instant, une mesure de cette entropie (Oldeman 1974).

[27] «Les tissus jeunes contiennent la totalité de l'énergie utile pour le métabolisme et la morphogénèse. Toute énergie sous forme utilisable s'apelle en thermodynamique *énergie libre*» (Oldeman 1974).

adopte alors une architecture d'attente, structure régie selon un «plan d'organisation polyarchique»[28] (Edelin 1991) au sein duquel tous les méristèmes du houppier présentent la même importance. Elles sont aussi illustrées par des levées d'inhibition de méristèmes dormants qui formeront des rameaux tardifs «de secours». Chez le hêtre, la transition du système ramifié séquentiel vers une polyarchie croissante pourrait être le reflet de la lutte de la plante contre la progression d'effets néfastes à son expansion qui dépendent de l'organisation des tissus et organes qu'elle a mis en place. Cette polyarchie croissante s'effectuant par le biais d'une métamorphose commencée depuis la germination de la graine est l'expression directe d'une séquence morphogénétique (Edelin 1984) qui, dès le début de son développement, font emprunter à la plante des voies qui lui permettront de contourner ces obstacles en facilitant le transport des sèves. Ce programme morphogénétique donnant lieu à un mouvement morphogénétique (Nozeran 1983, 1986) décrit par la plante, est exprimé au travers de l'évolution de la morphologie des u.c. chez le hêtre.

Dès le début de son développement, cet organisme végétal forme des u.c. de plus en plus longues, plus ramifiées mais aussi des u.c. qui, **pour une longueur définie**, portent plus de feuilles (pl. 26 et 27) et renferment plus de xylème (pl. 27 et 28) facilitant un transport accru de la sève brute vers les feuilles assimilatrices, plus de phloème permettant une rediffusion active des sèves élaborées des feuilles vers les racines ; autant d'éléments qui semblent contribuer à rendre le système plus performant et appuie l'hypothèse de la résistance hydraulique des tissus comme une des limites au développement du hêtre. Un événement majeur de cette métamorphose est la stabilisation de la morphologie des u.c. d'une même catégorie qui se produit lorsque l'arbre a atteint les niveaux d'énergie maximale de la canopée. Cette stabilisation morphologique est accompagné de la formation de complexes réitérés immédiats et de la mise en place de «fourches maîtresses» au sens donné à ce terme par Drénou (1996). L'atteinte d'un degré de différenciation maximal des u.c. (inter et intra-catégorie) marque les limites spécifiques du fonctionnement des méristèmes primaires du hêtre conformément aux hypothèses de Edelin (1984). A partir de ce moment, la plante ne peut poursuivre son expansion tout en retardant l'accumulation d'éléments néfastes qu'en faisant intervenir des éléments générateurs de croissance en épaisseur, tels que les complexes réitérés immédiats formés au terme de la métamorphose architecturale, puisque la différenciation des u.c. a montré ses limites. La formation de la couronne du hêtre semble être la conséquence directe de la stabilisation morphologique des u.c.. La formation des complexes réitérés immédiats marque l'entrée dans un autre mode d'organisation, celui de l'architecture réitérée et pourrait constituer le premier symptôme de ce que Oldeman (1974) appelle **la faillite de la séquence de rajeunissement.**

4.2.2. Les limites du développement du hêtre lors de l'édification de son architecture réitérée.

Par la suite, chaque complexe réitéré se développe conformément au modèle architectural spécifique et subit un élagage naturel progressif en raison de l'encombrement de la couronne en expansion. Chaque complexe réitéré va

---

28 A propos du caractère hiérarchique ou polyarchique de l'organisation d'une structure ramifiée, celui-ci peut être perçu différemment selon le critère que l'on considère au sein de la plante.

Exemple 1. Chez certains arbres, les complexes réitérés totaux de la partie aérienne présentent une forte coordination à la fois spatiale et chronologique au cours de leur développment. Il est par ailleurs démontré que cette grande prédictabilité spatio-temporelle est corrélée avec un comportement phénologique de l'arbre très homogène (Loubry 1992). Le plan d'organisation de ces arbres peut-être qualifié de hiérarchique (Drénou 1994).

Exemple 2. Des arbres jeunes ou âgés peuvent aussi être constitués d'un ensemble de complexes réitérés totaux au sein duquel il semble n'exister aucune intégration. Les rejets sont à des stades de développement hétérogènes, ce qui correspond souvent à une phénologie désynchronisée (Loubry 1992). Le plan d'organisation de ces arbres peut-être qualifié de polyarchique (Edelin 1991). Dans ces cas, 2 critères sont considérés : le **degré de développement** des structures et le caractère simultanée ou non de leur formation.

Exemple 3 Si l'on considère maintenant le cas d'un arbre constitué d'un axe directeur autour duquel s'organisent des branches plagiotropes. Si tous les axes croissent simultanément, mais ont des taux de croissance différents qui ont fait qu'un axe domine les autres, le plan d'organisation de ces arbres peut aussi être qualifié de hiérarchique, tout comme celui des arbres de l'exemple 1. Pourtant, dans l'exemple 1, il y a plusieurs axes organisateurs dans la couronne d'un arbre adulte, signifiant que la hiérarchie s'est modifiée au sein de l'organisme végétal.

Le caractère hiérarchique peut revêtir différent degré d'expression et il existe un continuum entre l'organisation hiérarchique et l'organisation polyarchique. De fait, la caractérisation d'un plan d'organisation, reflet d'un réseau de corrélations morphogénétiques au sein de la plante, nécessite de renseigner le critère ou les critères sur lesquels l'appréciation est basée. Chez le hêtre, essence peuplant les zones ayant un climat saisonnier avec un hiver froid qui implique un arrêt de la croissance, la simultanéité est de mise lors de la reprise de croissance des axes au printemps. Il est vrai qu'en été, certains peuvent croître à nouveaux tandis que d'autres ne le font pas, mais ce phénomène que l'on appelle polycyclisme, est relativement peut important. Le critère principal considéré ici est le taux de croissance annuel des axes qui traduit le mieux leur égalité ou leur inégalité.

progressivement rencontrer les mêmes obstacles que ceux rencontrés par l'arbre jeune croissant au sein d'une régénération dense de plein découvert et l'effet bénéfique de la formation d'un complexe réitéré immédiat **(pl. 65, fig. 3)** n'est pas une propriété définitivement acquise par la plante. La conservation de cette propriété va dépendre de la manière dont la plante conduit la duplication de sa structure. Très souvent, en futaie dense, la duplication s'arrête à la conservation des premiers complexes réitérés, tandis qu'elle ne parvient pas à pérenniser les complexes réitérés suivants. Cette situation conduit à l'élaboration par chaque complexe réitéré d'un « tronc» long et grêle portant un petit houppier **(pl. 65, fig. 4)** et l'on remarque que l'écart entre la croissance en épaisseur du tronc et celle des brins qu'il porte, important au début **(pl. 65, fig. 3)**, diminue par la suite **(pl. 65, fig. 4)** tandis que le taux d'accroissement en épaisseur des axes en présence ne cesse de diminuer. L'exemple **E** de la **planche 65** illustre le cas d'un arbre à fourche dyssimétrique, chez lequel l'effet de la première vague de réitération sur la croissance en épaisseur du tronc s'est estompé malgré la persistance des 2 complexes réitérés : il y a continuité parfaite entre le brin dominant et le tronc tandis que l'autre complexe réitéré se comporte en définitive comme une branche.

La diminution de la taille du houppier fonctionel et celle du taux d'épaississement d'une structure porteuse sans cesse croissante constituent autant d'éléments générateurs d'entropie notamment sous la forme de résistance hydraulique, qui contribueront à freiner puis à arrêter le développement de l'organisme si le milieu n'est pas modifié. La diminution de la longueur des u.c. successives de la couronne rend compte de l'approche par l'arbre des limites qu'impose son mode d'organisation actuel. Lorsque les complexes réitérés ne forment plus que des u.c. courtes, l'arbre est parvenu au terme de l'expansion de sa couronne et si le milieu ne change pas, la mort de l'individu est inexorable. Il semble même qu'une ouverture drastique du milieu environnant ne suffit plus à inverser le processus. Plusieurs auteurs (Aumerrudy 1984, Barthélémy 1988, ...) ont observé que les capacités à rejeter évoluent avec l'âge et qu'au delà d'un certain stade de développement, d'un certain diamètre, les arbres ne forment plus de rameaux tardifs capables de régénérer de nouvelles branches plus bas sur le tronc et de modifier le contexte actuel dans lequel se trouve l'arbre (Drénou 1994) ; diverses hypothèses à propos de ce phénomène ont été émises : mort ou isolement des bourgeons latents, dormance auto-maintenue. De fait, l'arbre adulte est bloqué dans ce mode d'organisation et meurt en l'état (Drénou 1994).

L'absence des rameaux tardifs sur le tronc des gros arbres suggére que des changements profonds, tels que des pertes de certaines fonctions, se sont produits dans l'arbre. Elle suggère aussi que, même si la diminution de la longueur des u.c. précède généralement la mort d'un hêtre, la situation dans laquelle se trouvent les gros arbres avant de mourir n'est pas du tout comparable à celle dans laquelle se trouvent les petits arbres tabulaires dominés chronologiquement et morphologiquement jeunes avant qu'ils ne meurent. A partie de là, l'hypothèse pouvant être émise serait que les arbres adultes, ayant passé la canopée, vivent et meurent dans un milieu riche car ils ont épuisé leurs ressources spécifiques. Dans le second cas, les arbres meurent en possession de tous leurs moyens sous la contrainte d'un milieu qui a neutralisé leurs ressources spécifiques.

En définitive, les seuls hêtres qui pourraient accéder à un développement végétatif prolongé et les seuls aptes à pérenniser leur patrimoine par voie végétative sont les hêtres isolés **(pl. 68, fig. 5)**. Ceux-ci peuvent poursuivre leur expansion par la formation de marcottes avec un nouveau tronc, un nouveau houppier, un nouveau système racinaire, une réitération totale en somme. Près d'Edinburgh, un hêtre âgé de 300 ans et de 35 mètres de haut (en 1906), avait une circonférence de 130m. De nombreuses branches avaient pris racines et formaient des cercles successifs de tiges érigés autour du tronc principal (Elwes et Henry 1906). Ce sont les branches les plus basses, constituées d'un axe principal long et grêle portant un houppier réduit qu, ployant sous leur propre poids, entrent en contact avec le sol et forment des racines. Le résultat est une réaugmentation de la croissance en longueur de la structure et une réaugmentation de la croissance en épaisseur de l'axe principal au delà du nouveau sytème racinaire. Cet effet peut être assimilé à une remontée de sol qui a modifié artificiellement le contexte, le réseau de corrélations dans lequel était bloquée la branche, ceci en diminuant la distance entre le système assimilateur et le système absorbant.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

CONCLUSION.

L'analyse architecturale du hêtre apporte de nouvelles suggestions en ce qui concerne l'interprétation du développement des arbres forestiers. Considérant l'évolution architecturale des hêtres et l'évolution morphologique de leurs u.c., éléments de base de leur construction, l'analyse architecturale a permis de progresser dans la compréhension des grandes phases du développement de cet arbre forestier. Cette progression trouve son origine dans la prise en compte de caractères morphologiques nouveaux qui ont permis d'atteindre un niveau de discrétisation du développement du végétal traduisant mieux son caractère continu.

La précision de la description architecturale du hêtre a été possible grâce à l'utilisation de concepts architecturaux qui traduisent le développement des végétaux avec un certain degré de précision.

Le premier concept permettant la subdivision du développement d'un arbre forestier est le modèle architectural. Son identification est basée sur l'identification de caractères morphologiques simples. A partir de sa reconnaissance, le développement du hêtre a pu être divisé en 2 étapes principales. La première correspond à la réalisation du modèle, tandis que la seconde est le résultat d'un phénomène de répétition du modèle architectural et correspond au développement de la couronne.

Par la suite, la notion de modèle architectural a donné lieu à la création des concepts de diagramme et d'unité architecturale qui considèrent avec plus de précision le degré de différenciation des différents axes d'un système hiérarchisé. Cette évolution du niveau d'observation a abouti au fait que plusieurs catégories d'axes plagiotropes peuvent exister autour d'un axe directeur et que leur mise en place est progressive au cours du développement d'un arbre. Examinant cette nouvelle notion au travers de la réitération, les observateurs ont aussi observé que lorsqu'un phénomène de répétition avait lieu, toutes les catégories d'axes de l'unité architecturale n'étaient pas toujours répétées. A partir de là, les 2 principales étapes du développement de l'arbre ont été scindées en sous-étapes. La phase de formation du tronc à été divisée en sous-étapes considérant les différents stades d'enrichissement de l'unité architecturale (acquisition graduelle de nouvelles catégories d'axe), tandis que la phase de formation de la couronne a été divisée en sous-étapes qui correspondent a ses différents stades d'appauvrissement.

L'analyse architecturale du hêtre a permis d'appliquer un niveau de division supplémentaire. Par la considération des caractères morphologiques des u.c. qui constituent les différentes catégories d'axes, elle a montré que chaque catégorie d'axe de l'unité architecturale pouvait évoluer au cours du temps. Ainsi au cours de la première grande phase du développement de l'arbre conforme à son modèle architectural, chaque étape d'enrichissement peut être subdivisée en sous-étapes traduisant les différents degrés de différenciation d'une catégorie d'axe donnée.

Ce dernier niveau de discrétisation a permis d'émettre ou de préciser certaines hypothèses à propos de la signification des phases successives du développement du hêtre.

L'édification de l'unité architecturale correspond à la mise en place d'un système caulinaire hiérarchisé de plus en plus élaboré, constitué d'u.c. plus longues, plus ramifiées, mais aussi des u.c. qui, pour une longueur définie, (i) portent plus de feuilles, des feuilles plus grandes, plus épaisses, (ii) renferment plus de xylème et de phloème facilitant le transport des sèves brutes ou élaborées - Autant d'éléments qui semblent contribuer à accroître les performances de la plante. Le terme de l'édification de l'unité architecturale correspond à l'atteinte des limites fonctionnelles des méristèmes de la plante qui semblent dans l'incapacité de poursuivre indéfiniment cette évolution.

Cet arrêt de la différenciation des u.c. semble être à l'origine de la transition graduelle de la plante d'un mode d'organisation hiérarchique vers celui d'une polyarchie croissante. En dupliquant ses structures en développement par le processus de réitération immédiate, le hêtre renforce la croissance en épaisseur des axes sous-jacents aux complexes réitérés immédiats, phénomène qui pourrait améliorer la circulation des sèves et pourrait permettre à la plante d'accroître ses performances par un autre procédé que celui de la différenciation des u.c..

L'analyse architecturale du hêtre confirme également le clivage existant entre les différentes modalités de réitération. Le processus de réitération immédiate, phénomène de duplication, n'intègre pas de phénomène de rajeunissement et il y a continuité de la séquence de développement des structures caulinaires lors de la transition d'une phase de développement à l'autre. En revanche, Le processus de réitération différée intègre des phénomènes de rajeunissement qui expriment une discontinuité entre la différenciation des structures caulinaires séquentielles et celles des structures tardives.

Considérant l'évolution des structures séquentielles, l'édification du système caulinaire du hêtre semble être réalisée d'un trait, sans retour en arrière ; les arbres isolés et préservés de parcs au climat humide et aux sols riches constituent l'exemple le plus proche de cet idéal. Mais les conditions permettant ce parcours idéal sont rarement réalisées et les conditions environnementales sont toujours plus ou moins contraignantes. Ces dernières allongent la durée de certaines étapes du développement du hêtre et ralentissent sa séquence de différenciation caulinaire, écartant l'organisme végétal de la trajectoire idéale. Lorsque les écarts sont trop importants, ils donnent lieu à la manifestation de déséquilibres au sein de la plante qui réagit en formant des structures tardives de secours destinées à la rééquilibrer. L'alternance de périodes de déséquilibre et de périodes de rééquilibrage confère un aspect plus saccadé au développement de la plante.

L'équilibre d'un hêtre est étroitement associé à la dynamique de sa séquence de développement et à sa capacité à passer d'un niveau d'organisation à l'autre. De jeunes arbres, poussant sous futaie dense et parvenus au stade de l'unité architecturale, meurent rapidement après avoir adopté une architecture d'attente s'ils ne parviennent pas à passer au stade de l'"architecture réitérée". De même, les arbres adultes d'une futaie dense, parvenus au stade de l'architecture réitérée, mourront à ce niveau d'organisation si le milieu n'est pas ouvert avant le terme de l'expansion de leur couronne. Un tel changement de situation pourrait éventuellement leur permettre d'accéder à un niveau d'organisation supérieur comme cela est le cas de hêtres isolés qui augmentent leur structure par la formation de marcottes et passent de l'état d'«arbre» à celui de la «colonie d'arbres». L'existence de ce dernier stade de différenciation nous amène à considérer chez le hêtre une unité de construction de niveau supérieur à celle de l'unité architecturale, une sorte de super-unité de structure composite représentant le niveau d'organisation de l'«arbre» au cours du développement de l'organisme végétal.

PERSPECTIVES.

Un fait ressort d'études précédentes et de l'analyse architecturale du hêtre : il devient de plus en plus nécessaire de prendre en compte l'architecture interne des axes qui est le fruit du fonctionnement des méristèmes secondaires, notemment le cambium. De nombreux travaux montrent que la structure des tissus et l'architecture hydraulique de la plante sont en grande partie responsables de l'orientation du fonctionnement des méristèmes primaires du végétal. La poursuite de l'analyse architecturale du hêtre et des arbres en général sera donc :

- d'associer une architecture interne aux différentes formes d'arbre observées,
- de confirmer la relation entre l'expression de la réitération différée et une architecture interne particulière du hêtre,
- de préciser l'impact du développement des complexes réitérés différés sur le développement ultérieur de l'arbre.

Il faut ajouter aussi que l'analyse architecturale du hêtre apporte une vision globale de son mode de développement, de sa dynamique de croissance et des différents types d'architecture que les représentants de cette espèce peuvent adopter dans différentes conditions environnementales. Ces différents éléments sont étroitement associés, dynamique de croissance et forme des arbres, dynamique de croissance et conditions environnementales, forme des arbres et conditions environnementales. Par leur liaison, ces différents éléments offrent de nouvelles perspectives en ce qui concerne l'étude et la compréhension des hêtraies, peuplements forestiers dont la dynamique est étroitement associée à la dynamique de développement de ses constituants.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Abbot D.L., 1977. Fruit-bud formation in Cox's orange pippin. Ann. Rep. for. 1976, Long Ashton Research Station : 167-176.

Aldrich W.W., Work R.A., 1934. Effect of leaf-fruit ratio and available soil moisture in heavy clay soil upon amount of bloom of pear trees. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., vol. 31, 57-74.

Allsopp A., 1967. Heteroblastic development in vascular plants. Adv. Morphog. 6, 127-171.

Almeida F.J., 1940. Safra e contra safra na oliveira. Publ. Min. Agr. (Lisboa), Direccao. General des servicios agricolas, serie investigaçao n° 7, 154 p.

Amer M., Neville P., 1980. Morphogénèse chez *Gleditsia triacanthos* L. XV. Existe-t-il une relation entre la croissance des bourgeons axillaires et l'activité cambiale. Dans : Colloque Ramification, Marseille (FRA), 22-23 mars 1979, Bull. Soc. Bot. Fr., Actualités Botaniques, 127(B) : 87-92.

Arnon D.I., Hoagland D.R., 1943. Composition of the tomato plant as influenced by nutrients supply in relation to fruiting. Bot. Gaz., 104, pp. 576-590.

Ashby E., 1948. Studies in the morphogenesis of leaves. I. An essay on leaf shape. New Phytologist, Vol. 47, N°2.

Atger C., 1994. Essai sur l'architecture racinaire des arbres. Th. Doct., Univ. Monptpellier II ; 287 p.

Attims Y., 1969. Etude de la morphogénèse dans le genre *Gossypium* L. (*Malvaceae*). Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Biol., 10, 95-116.

Aumeeruddy Y., 1984. Etude de la régénération des arbres par rejet de souche. D.E.A., Ecologie, Univ. Montpellier II, 52 p.

Aussenac G., 1975. Couverts forestiers et facteurs du climat : leurs interactions, conséquences écophysiologiques chez quelques résineux. Thèse d'Etat Nancy, 234p.

Aussenac G. et Ducrey M., 1977. Etude bioclimatique d'une futaie feuillue (*Fagus sylvatica* L. *et Quercus sessiflora* Salisb.) de l'Est de la France. I/ Analyse des profils microclimatiques et des caractéristiques anatomiques et morphologiques de l'appareil foliaire. Ann. Sci. For., 34 (D), 265-284.

Bachelard E.P., 1969. Studies on the formation of epicormic shoots on eucalypt stem segments. Aust. J. Biol. Sci., 22, 1291-1296.

Bancilhon L., 1969. Etude expérimentale de la morphogénèse et plus spécialement de la floraison d'un groupe de *Phyllanthus* (*Euphorbiaceae*) à rameaux dimorphes. Anna. Sci. Nat., Bot., Paris, 12è Sér., Tome X, pp. 127-224.

Barczi J.F., Reffye (de) Ph., Caraglio Y., 1994. Essai sur l'identification et la mise en oeuvre des paramètres nécessaires à la simulation d'une architecture végétale. Comptes Rendus du Colloque I.N.R.A/C.I.R.A.D., "Modélisation et simulation des arbres fruitiers et forestiers". 23-25 Novembre 1993, Montpellier.

Barnola P., 1970. Recherches sur le déterminisme de la basitonie chez le framboisier (*Rubus idaeus* L.). Ann. Sci. Nat. Bot. ; Sér. 12, XI, 129-152.

Barnola P., Lavarenne S., Champagnat P., Gendraud M., 1987. Basitonie de souche, basitonie de rameau d'un an, drageonnement ont-ils un dénominateur commun ? Dans : Les phénomènes de réitérations chez les végétaux ligneux. Séminaire du Groupe d'Etude de l'Arbre, Grenoble, 24-25 sept. 1987, pp.43-64.

Barthélémy D., 1988. Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales: le concept de floraison automatique. Thèse de doctorat, U.S.T.L. de Montpellier, 262 p.

Barthélémy D., 1991. Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. Acta Biotheoretica 39: 309-323.

Barthélémy D., Caraglio Y., Costes E., 1997. Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. *in* "Modélisation de l'architecture des végétaux", I.N.R.A. édition, 89-136,.

Barthélémy D., Edelin C., Hallé F. 1989. Architectural concepts for tropical trees. In: Tropical forests: Botanical dynamics, speciation and diversity, L.B. Holm-Nielsen and H. Balslev (Eds.), 89-100, Academic Press, London.

Benedict H.M., 1915. Senile changes in leaves of certain plants. Mem. Cornell agric. Exp. Sta., 7, 281-370. (in ashby 1948)

Blum B.B., 1963. Excessive exposure stimulates epicormic branching in young northern hardwoods. U.S.For. Serv. Res., Note NE-9, 6 P.

Bormann F.H., 1965. Changes in growth pattern of white pine trees undergoing suppression. Ecology, 46, 269-277.

Bowersox T.W., Ward W.W., 1968. Auxin inhibition of epicormics shoots in white oaks. Forest Sci. 14, 192-196.

Brink R.A., 1962. Phase change in higher plants and somatic cell heredity. The quarterly review of Biology, 37, 1, 1-22.

Bruner M.H., 1964. Epicormic sprouting on released yellow poplar. J. For. 62, 754-755.

Büsgen M., Münch S., 1957. Bau und Leben unserer Waldbäume 3., 50-52, 70-78, 260. Jena.

Cameron R.J., 1969. Light intensity and the growth of *Eucalyptus* seedlings. I. Ontogenetic variation in *E. fastigata*. Aust. J. Bot., 18, 29-43.

Caraglio Y., 1996. Le développement architectural du Merisier. Forêt-Entreprise n° 107, p. 72-80.

Caraglio Y., Barthélémy D., 1997. Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires. *in* "Modélisation de l'architecture des végétaux", pp. 11-87, I.N.R.A. édition.

Chadefaud M., Emberger L., 1960. Traité de Botanique systématique. Tome II : Les végétaux vasculaires. Fascicule 1, Masson et Cie Editeurs.

Champagnat P., 1954. Les corrélations sur le rameau d'un an des végétaux ligneux. Phyton, 4, (1/2), 1-102.

Champagnat P., 1954. Recherches sur les « rameaux anticipés » des végétaux ligneux. Rev. Cyt. Biol. Vég., 15(A) : 1-51.

Champagnat P., 1974. Introduction à l'étude des complexes de corrélation. Rev. Cytol. Biol. Vég., 37, 175-208.

Champagnat P., Barnola P., Lavarenne S., 1986. La croissance rythmique de jeunes chênes pédonculés cultivés en conditions contrôlées et uniformes. In: C.R. Colloque International "L'arbre", Montpellier, 9-14 septembre 1985, 303-337. Naturalia Monspeliensa, n° hors série.

Chan B.G., Cain J.C., 1967. The effect of seed formation on subsequent flowering in apple. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 91, p. 63-67.

Charrier A., 1969. Contribution à l'étude de la morphogénèse et de la multiplication végétative du cacaoyer (*Theobroma cacao* L.). Café Cacao Thé, 13, 2, 97-115.

Chouard P., 1950. Pourquoi fleurissent les plantes ? Conférences faites au Palais de la Découverte, 29 Oct. 1949, Univ. Paris ; 61 p.

Chouard P., 1962. Quelques réflexions sur la physiologie de la floraison. Soc. Bot. Fr., 219-241.

Clark J.R., 1983. Age-related changes in tree. J. Arbor., 9 : 201-205.

Colombo-Mariani P., 1971. Studio fisio-ecologico sul faggio (*Fagus sylvatica* L.) dell'altipiano del cansiglio (Prealpi venete). Archivio Botanico e Biogeografico Italiano, 47, 4ème série, Vol. 16 (1-12): 1-20.

Cosens R.D., 1952. Epicormic branching on pruned white fir. J. For. 50, p. 939-940.

Coudurier T., Barthélémy D., Chanson B., Courdier F., Loup C., 1994. Modélisation de l'architecture du Pin Maritime *Pinus pinaster* Ait. (Pinaceae) : premiers résultats. Comptes Rendus du Colloque I.N.R.A/C.I.R.A.D., "Modélisation et simulation des arbres fruitiers et forestiers". 23-25 Novembre 1993, Montpellier.

Couranjou J., 1982. Les résultats de quinze années de recherches sur les aspects génétiques de l'alternance posent de nombreux problèmes sur la physiologie de l'arbre. Dans : 2èm Coll. sur les Rech. Fruit., Bordeaux, pp. 107-123.

Cruiziat P., Tyree M.T., 1990. La montée de la sève dans les arbres. La Recherche, n° 220, pp.407-414.

Dauzat J., Eroy M.N., 1997. Simulating light regime and intercrop yields in coconut based farming systems. European Journal of Agronomy 7, 1-12.

Den Dulk J.A., 1989. The interpretation of remote sensing, a feasibility study. Thesis, Wageningen.

Drénou C., 1994. Approche architecturale de la sénescence des arbres. Le cas de quelques angiospermes tempérées et tropicales. Th. Doct., Univ. Monptpellier II ; 263 p.

Drénou C., 1996. Les fourches : un problème de taille ... Forêt-Entreprise n° 108, p. 43-47.

Doorenbos J., 1954. Rejuvenation of *Hedera helix* in graft combinations. Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetenschaf., Amsterdam, Ser. C, 57, 99-102.

Doorenbos J., 1965b. Shortening the breeding cycle of rhododendron. Euphytica 4, pp. 141-146.

Duba S.E., Carpenter S.B., 1980. Effect of shade on the growth, leaf morphology and phtosynthetic capacity of an American sycamore clone. Castanea 45 (D), 219-227.

Ducrey M., 1981. Etude bioclimatique d'une futaie feuillue (*Fagus sylvatica* L. *et Quercus sessiflora* Salisb.) de l'Est de la France. III/ Potentialités photosynthétiques des feuilles à différentes hauteurs dans le peuplement. Ann. Sci. For., 38 (A), 71-85.

Ducrey M., 1992. Variation in leaf morphology and branching pattern of some tropical rain forest species from Guadeloupe (Frensh West Indies) under semi-controlled light conditions. Ann. Sci. For., 49, 553-570.

Edelin C., 1977. Images de l'architecture des conifères. Th. Doct. 3ème cycle, Univ. Montpellier II ; 255 p.

Edelin C., 1984. L'architecture monopodiale : l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale. Th. Doct. Etat, Univ. Monptpellier II ; 258 p.

Edelin C., 1991. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux : le concept de plan d'organisation. *Dans* : Edelin, C. ed.. L'arbre, biologie et développement, 127-154. Nat. Monspeliensa, n° hors série.

Eggert D.A., 1961. Palaeontographica 108B:4443. In : **Gifford E.M., Foster A.S., 1989**. Morphology and evolution of vascular plants. Third edition, Kennedy & Park editors, W.H. Freeman and Company, New york, 626 p.

Elwes H.J., Henry A., 1906-1913. The trees of Great Britain and Ireland. In: **White J., 1979**. The plant as a metapopulation. Annu. Rev. Ecol. Syst. 10 :109-145.

Farrar J.L., 1961. Longitudinal variation in the thickness of the annual ring. The Forestry Chronicle, vol. 37, ser. n° 156, n° 4, 303-330.

Fink S., 1986. Anatomical aspects of regenerative bud development on the shoots of some temperate and tropical trees. Naturalia Monspeliensa, Colloque international sur l'Arbre, 35-45.

Fisher J.B., 1986. Sun and shade effect on the leaf of *guarea* (Meliaceae). Plasticity of a branch analogue. Bot. Gaz. 147 : 84-89.

Fetcher N., Strain B.R., Oberbauer S.F., 1983. Effect of light regime on the growth, leaf morphology and water relations of seedlings of two species of tropical trees. Oecologia (Berl) 58, 314-284.

Fontanazza G., Tombesi A., 1966. Osservazioni preliminari sulle zone di produzione e sui rametti fruttiferi dell'olivo in vecchie et nuove forme di allevamento. An. Fac. Agr. Univ. Perugia, Vol. 21, p. 194-215.

Fortanier E.J., Jonkers H., 1976. Juvenility and maturity of plants as influenced by their ontogenical and physiological ageing. Acta Hort., 56, 37-44.

Fourcaud T., Blaise F., Barthélémy D., Houllier F., Reffye (de) Ph., 1996. A physiological approach for tree growth modelling in the software AMAPpara. *In : Connection between silviculture and wood quality through modelling approaches and simulation software*, second workshop IUFRO WP S5.01-04, Kruger National Park, South Africa, sous presse.

Franclet A., 1983. Rajeunissement, culture *in vitro* et pratique sylvicole. Bull. Soc. Bot. Fr., Actual. Bot., 130, 87-98.

Fromard L., 1982. Croissance rythmique et variabilité chez le hêtre (*Fagus sylvatica* L.).Mémoire de D.E.A., Univ. Clermont-Ferrand II, 53 pp.

Fulford R.M., 1962. Le problème de l'alternance des récoltes. Facteurs responsables de la régularité de la fructification chez les arbres fruitiers à pépins. ????.

Gill A.M., Tomlinson P.B., 1971. Studies on the Growth of Red Mangrove (*Rhizophora mangle* L.) 3. Phenology of the shoot. Biotropica, 3, 2, 109-124.

Godin C., Caraglio Y., 1997 (sous presse). A multiscale model of plant topological structures. Journal of Theorical Biology.

Goebel K., 1898. Ueber die Jugendzustände der Pflanzen. Flora, 72, 1-45.

Goethe J.W., 1790. La métamorphose des plantes. Traduction de Bideau, H., 1975, Editions Triades, Paris. 272 p.

Gorenflot R., 1979. Homoblastie et hétéroblastie chez les plantains. Bull. Soc. Bot. Fr., 126, Actula. Bot., 3, 111-116.

Grzeskowiack V., 1997. Le bois juvenile de deux angiospermes à pores diffus (*Populus euramericana* CV I214, *Dicorinia guianensis*) : variations radiales et avec la hauteur des caractéristiques anatomiques, de l'infradensité et du retrait axial. Thèse ENGREF.

Grosfeld J., Barthélémy D., Brion C., (sous presse). Architectural variations of *Araucaria araucana* (MOLINA) K. KOCH (ARAUCARIACEAE) in its natural habitat. Royal Botanical Gardens Bulletin.

Hackett W.P., 1985. Juvenility, Maturation, and Rejuvenation in Woody Plants. Horticultural Reviews, Vol.7, 109-155.

Hallé F., 1965. Les stolons de la fougère arborescente *Cyathea manniana* Hooker, C. R. Acad. Sci., gr. 11, 261 (15) : 2935-2938.

Hallé F., 1986. Modular growth in seed plants. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B, Biol. Sci. B, 313 : 77-87.

Hallé F., Edelin C., 1986. L'analyse architecturale des arbres. In : 6e Colloq. sur les Recherches Fruitières, Bordeaux, 10-11 Déc. 1986, pp. 5-19. C.T.I.F.L., Pont de la Maye et I.N.R.A., Paris.

Hallé F., Martin R., 1968. Etude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Mull. Arg.). Adansonia, Ser. 2, Vol. 8, n° 4, pp. 475-503.

Hallé F., NG F., 1981. Crown construction in mature *dipterocarp* trees. The Malaysian Forester, vol. 44, n° 2 et 3, p. 222-233.

Hallé F., et Oldeman R.A.A. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson, Paris, 178p.

Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B., 1978. Tropical Trees and Forests. An architectural analysis. Berlin, Heidelberg, New York : Springer-Verlag, 441p.

Hatsch E., 1993. Géométrie de l'aubier et des accroissements ligneux dans les tiges de jeunes chênes sessiles (*Quercus petreae* (Matt.) Lieb). Mémoire de DEA, Université de Nancy I, 22p.

Heath O.V.S., Holdsworth M., 1947. Morphogenic factors as exemplified by the onion plant. Sympos. of the Soc. for Exp. Biol., 11 : 326-350.

Hedlund A., 1964. Epicormic branching in North Louisiana delta. U. S. For. Serv., Res. Note SO-8, 3 pp.

Hoblyn T.N., Grubb N.H., Painter A.C., Wates B.L., 1936. Studies in biennial bearing. J. Pomol, 14, pp. 39-76.

Holmsgaard E., Olsen H.C., 1961. On the influence of the weather on beech mast and the employment of artificial drought as a means to produce beech mast. Intern. Union of Forest Research Organ. Proceedings 13th Congress. Wien.

Holmsgaard E., Olsen H.C., 1966. Experimental induction of flowering in beech. Forsogsv. Dan., 30, 3-17.

Holttum R.E., 1955. Growth-habits of monocotyledons - Variations on a theme. Phytomorphology 5 : 399-413.

Houllier F., Leban J.M., 1991. Modèle théorique de croissance des arbres en peuplement équien et monospécifique. Document interne, I.N.R.A.- Station de Recherches sur la Qualité des Bois -E.N.G.R.E.F. (Nancy).

Jay-Allemand C., Cornu D., Macheix J.J., 1988. Biochemical attributes associated with rejuvenation of walnut trees. Plant. Physiol. Biochem., 26, 139-144.

Jay-Allemand C., Barthélémy D., Sabatier S., Bruant B., 1995. Gradients morphologiques et biochimiques chez un noyer hybride (*Juglans nigra x Juglans regia*). *in* Architecture des arbres fruitiers et forestiers, Montpellier (France), 23-25 novembre 1993, INRA, Paris (Les Colloques, n°74).

Jemison G.M., Schumacher F.X., 1948. Epicormic branching in old-growth Appalachian hardwoods. J. For. 46, 252-255.

Jentys-Szaferowa J., 1955. Polymorphism of tree leaves and its causes. Acta Soc. Bot. Polon., 24, 207-236.

Jones C. S., 1995. Does shade prolong juvenile development ? A morphological analysis of leaf shape changes in *Cucurbita argyrosperma* subsp. *sororia* (Cucurbitaceae). Am. J. Bot. 82(C): 346-359.

Kauppi A., Rinne P., Ferm A., 1987. Initiation, structure and sprouting of dormant basal buds in *Betula pubescens.* Flora 179, 55-83.

Khan M.L., Tripathi R.S., 1989. Effects of stump diameter, stump height and sprout density on the sprout growth of four tree species in burnt and unburnt forest plots. Acta Oecol. Appl., 10(D) : 303-316.

Krajicek J.E., 1959. Epicormic branching in even-aged, undisturbed white oak stands. J. For. 57, 372-373.

Krammer P.J., Kozlowsky T.T., 1979. Physiologie of woody plants. Academic Press, New York, London.

Kraus E.J., Kraybill H.R., 1918. Vegetation and reproduction with special reference to the tomato (*Solanum lycopersicum*). Oregon State Bull., n° 149.

Klebs G., 1918. Über die Blütenbildung von Sempervivum. Flora (Jena), 111 : 128-151.

Kormanik P., Brown C.L., 1969. Origin and development of epicormics branches in sweetgum. U. S. For. Serv. Res., Note SE-54, 17 pp.

Kozlowshy T.T., 1971. Growth and Development in Trees. Vol. 1 : Seed Germination, Ontogeny, and Shoot growth ; 443 P. - Vol. 2 : Cambial Growth, Root Growth, and Reproductive Growth ; 514 P. Academic Press, Inc., New York, London.

Krenke N.P., 1940. The theory of the cycle of senescence and rejuvenation of plants and its practical application. Plant. Breed. Abstr., 15, (181), 1-135.

Lachaud S., 1981. Xylogénèse chez les dicotylédones arborescentes. II. Evolution avec l'âge des modalités de la réactivation cambiale et de la xylogénèse chez le hêtre et le chêne. Can. J. Bot. 59 : 2692-2697.

Lachaud S., Bonnemain J.L., 1981. Xylogénèse chez les dicotylédones arborescentes. I. Modalités de la remise en activité du cambium et de la xylogénèse chez les hêtres et les chênes âgés. Can. J. Bot. 59 : 1222-1230.

Lauri P.E., 1986. Evolution de paramètres morphologiques au cours du cycle de croissance de *Callisia fragrans* (*Commelinaceae*). Can. J. Bot. 64, 1664-1670.

Lauri P.E., 1988. Le mouvement morphogénétique, Approche morphométrique et restitution graphique. L'exemple de quelques plantes tropicales. Thèse de doctorat, U.S.T.L. de Montpellier, 282p.

Lauri P.E., 1991. Données sur le contexte végétatif lié à la floraison chez le cerisier (*Prunus avium*). Can. J. Bot. 70, 1848-1859.

Lauri P.E., Terouanne E., 1991. Eléments pour une approche morphométrique de la croissance végétale et de la floraison : le cas d'espèces tropicales du modèle de Leuwenberg. Can. J. Bot. 69, 2095-2112.

Larson P.R., 1956. Discontinuous growth rings in suppressed slash pine. Tropical Woods 104 : 80-99.

Lemoigne Y., 196?. La moelle et son évolution en un aérenchyme chez les Lépidophytales arborescentes du paléozoïque. Ann. Sci. Nat., Bot., Paris, Sér. 12, VI, 315-338.

Lemoine-Sébastian C., 1971. Répartition de la sexualité chez quelques Taxodiacées. Soc. Bot. Fr., Mémoires 1971, 65-77.

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., Vol. 35, n°6, pp. 452-459.

Le Tacon F., Buffet M., Teissier-Du-Cros E., 1981. Comportement des plantations. In "Le hêtre", I.N.R.A., pp. 264-266. Article de comptes rendus de conférence.

Loach K., 1970. Shade tolerance in tree seedlings. II. Growth analysis of plants raised under artificial shade. New Phytol., 69, 273-286.

Logan K.T., 1970. Adaptation of the photosynthetic apparatus of sun- and shade-grown yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britt.). Can. J. Bot. 48 (9) : 1681-1688.

Loubry D., 1994. Déterminisme du comportement phénologique des arbres en forêt tropicale humide de Guyane Française (5°lat. N.). Thes. Doct., univ. Paris VI, Biol. Veg. Trop., 394 p.

Luckwill L.C., 1974. A new look at the process of fruit bud formation in apple. Proc. 19th. Intern. Hortic. Congress, Varsovie, 11-18 sept. 1974, Vol. 3, pp. 237-245.

Magness J.R., Fletcher L.A., Aldrich W.W., 1933. Time during which fruit bud formation in apples may be influenced in the Shenandoah Cumberland fruit district. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., vol. 30, pp. 313-318.

Marion J., 1956. Contribution à l'étude de la régénération du chêne liège par rejets de souches. Ann. Rech. For. Maroc, 4(A) : 26-61.

Masarovicova E., Stephancik L., 1990. Some ecophysiological features in sun and shade leaves of tall beech trees. Biol. Plant., 32(E) : 374-387.

Mason (de) D.A., 1983. The primary thickening meristem : definition and function in Monocotyledons. Am. J. Bot. 70(F) : 955-962.

Masotti V., Barthélémy D., Mialet I., Sabatier S., Caraglio Y., 1994. Etude de l'effet du milieu sur la croissance, la ramification et l'architecture du Cèdre de l'Atlas, *Cedrus alantica* (Endl.) Manetti ex Carrière. Comptes Rendus du Colloque I.N.R.A/C.I.R.A.D., "Modélisation et simulation des arbres fruitiers et forestiers". 23-25 Novembre 1993, Montpellier.

McClendon J.H., McMillan G.G., 1982. The control of leaf morphology and the tolerance of shade by woody plants. Bot. Gaz., 143(A), 79-83.

Michaux-Ferrière N., 1971a. Structure et fonctionnement du méristème apical du *Pteris cretica* L. I. Etude cytologique, histochimique et histoautoradiographique. Ann. Sci. Nat., Bot. Biol. Veg., 12ème Sér., 12 : 17-125.

Michaux-Ferrière N., 1973. Culture et comportement in vitro du méristème apical adulte du *Pteris cretica* L. C. R. Acad. Sci. Paris, ser. D, 277 (20) : 2149- 2152.

Murray J.R., Hackett W.P., 1991. Dihydroflavonol reductase activity in relation to differential anthocyanin accumulation in juvenile and mature phase in *Hedera helix* L., Plant. Physiol., 97, 343-351.

Molisch H., 1915. Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei 1., 233-239.

Möller C. M., Müller D., Nielsen J., 1954. Graphic representation of dry matter production of European beech. Det. Forstl. Forsogsv. Danmark, 21, 327-335.

Monteuuis O., 1985. La multiplication végétative du séquoia géant en vue du clonage. Annales AFOCEL 1984, 139-171.

Monteuuis O., Bailly A., 1987. Le bouturage des Cyprés. AFOCEL-ARMEF Information-Forêt, 313, 41-50.

Nicolini E., Caraglio Y., 1994. L'influence de divers caractères architecturaux sur l'apparition de la fourche chez *Fagus sylvatica* L., en fonction de l'absence ou de la présence d'un couvert. Can. J. Bot. 72, 1723-1734.

N'Seir S.M., 1977. Contribution à l'étude de l'alternance de production chez l'olivier (*O. europaea* L.) : manifestation du phénomène, ses relations avec la croissance de l'arbre. Thes. Doct. Ing., Faculté des Sciences Montpellier, 194 p.

Nozeran R., 1986. Le mouvement morphogénétique spécialement chez les végétaux supérieurs pérennes. Naturalia Monspeliensa, p. 415-430.

Nozeran R., Neville P., 1974. Morphogénèse des feuilles et des bourgeons : résultante d'interactions multiples. Rev. Cytol. Biol. Veg., 37, 217-242.

Nozeran R., Demni S., Bouzid S., Rossignol-Bancilhon L., 1983. Analyse du comportement morphologique de jeunes bigaradiers (*Citrus aurantium* L. Rutacées). Bull. Soc. Bot. Fr., 130, Lettres Botaniques : 109-129.

Nygren M., Kellomaki S., 1983. Effect of shading on leaf structure and photosynthesis in young birches, *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh. For. Ecol. M

Oldeman R.A.A., 1974. L'architecture de la forêt guyanaise. Mem. 73, O.R.S.T.O.M., Paris ; 204 p.

Onaka F., 1950a. The longitudinal distribution of radial increment in trees. (Trans. by Canadian Bureau for Translation). Kyoto Univ. For. Bull. 13 : 1-53.

Passecker R., 1947. Entwicklungsphasen und vegetativ Vehrmerung holziger Gewächses. Zentbl. ges. Forst. -u. Holzw, 70, 270-292.

Petit Robert, 1990. Dictionnaire de la Langue Française. Dictionnaire Le Robert, Paris.

Pieters G. A., 1974. The growth of sun and shade leaves of *Populus euramericana* Robusta in relation to age, light intensity and temperature. Meded. Landbouwhogesch. Wageningen 74(11):1-106.

Pieters G. A., 1983. Growth of *Populus euramericana*. Physiol. Plant. 57:455-462.

Pieters G. A., 1985. Effects of irradiation level on leave growth of sunflower. Physiol. Plant. 65:263-268.

Poethig R.S., 1990. Phase change and the regulation of shoot morphogenesis in plants. Science, 250, 923-930.

Poli M., 1979. Etude bibliographique de la physiologie de l'alternance de production chez l'olivier (*Olea europaea* L.). Fruits, Vol. 34, n°11.

Rauh W., 1939. Über die GesetzmäBigkeiten der Verzweigung und deren Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. Mitt. Dtsch. Dendr. Ges. 52: 86-111.

Reffye (de) Ph., Houllier F., Blaise F., Fourcaud T., 1997. Essai sur les relations entre l'architecture d'un arbre et la grosseur de ses axes végétatifs. *in* "Modélisation de l'architecture des végétaux", pp. 255-424, I.N.R.A. édition.

Reffye (de) Ph., Dinouard P., Barthélémy D., 1991. Modélisation et simulation de l'architecture de l'Orme du Japon *Zelkova serrata* (Thunb.) Makino (Ulmaceae): la notion d'axe de référence. C.R. 2ème Colloq. int. sur l'arbre, Montpellier, 9-14 Sept. 1990, Naturalia Monspeliensa, n° hors série, 251-266.

Reffye (de) Ph., Barthélémy D., Blaise F., Fourcaud T., Houllier F., 1996. Essai sur la simulation des relations fonctionnelles entre architecture racinaire, architecture caulinaire et croissance en épaisseur des axes chez les végétaux. *in* C. Edelin (ed.), *L'Arbre. Biologie et Développement*, 3ème colloque, Montpellier France. Naturalia Monspeliensa, n° hors série, sous presse.

Reffye (de) Ph., Fourcaud T., Blaise E, Barthélémy D., Houllier F., 1996. An ecophysiological model for tree growth and tree architecture. *In Workshop on Functionnal Structural Tree Models*, Helsinki, Silva Fennica, sous presse.

Robbins W.J., 1957. Physiological aspects of aging in plants. Am. J. Bot., 44 : 289-294.

Robbins W.J., 1961. Juvenility and the induction of flowering. Recent Adv. Bot., 2 : 1647-1652.

Rohmeder E., 1935. Relation between classification of tree classes and the development of watersprouts in young oak stands. U. S. For. Serv., translation 276.

Romberg L.D., 1944. Some characteristics of the juvenile and the bearing pecan tree. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 44, 255-259.

Roloff A., 1985. Morphologie der Kronenentwicklung von *Fagus sylvatica* L.(Rotbuche) unter besonderer Berücksichtigung möglicherweise neuartiger Veränderungen. Thes. Doct., Göttingen, 56 p.

Roloff A., 1988. Morphologie der Kronenentwicklung von *Fagus sylvatica* L.(Rotbuche) unter besonderer Berücksichtigung neuartiger Veränderungen. II. Strategie der Luftraumeroberung und Veränderungen durch Umwelteinflüsse. Flora 180: 355-378.

Roloff A., 1989. Kronenentwicklung und Vitalitätsbeurteilung ausgewählter Baumarten der gemäBigten Breiten. J.D. Sauerländer's Verlag Frankfurt am Main, 258 pages.

Roux J., 1968. Sur le comportement des axes aériens chez quelques plantes à rameaux végétatifs polymorphes ; le concept de rameau plagiotrope. An. Sci. Nat., Bot.,Paris, 12ème ser., IX, pp. 109-256.

Sanoja E., 1992. Essai d'application de l'architecture végétale à la systèmatique. L'exemple de la famille des *Vochysiaceae*. Th. Doct., Univ. Montpellier II ; 311 p.

Satoo T., Nakamura K., Senda M., 1955. Materials for the studies of growth in stands. I. Young stands of Japanese red pine of various densities. Bull. Tokyo Univ. For. 48 : 65-90.

Schaffalitzky de Muckadell M., 1954. Juveniles stages in woody plants. Physiol. Plant., 7, p. 782-796.

Schaffalitzky de Muckadell M., 1959. Investigations on aging of apical meristems in woody plants and its importance in sylviculture. Forsth. Forsgösv. Denmark, 25 (D), 309-455.

Seeliger R., 1924. Topophysis und Zyklophysis pflanzlicher Organe und ihre Bedeutung für die Pflanzenkultur. Angew. Bot., 6, 191-200.

Singh L.B., 1948. Studies on biennial bearing. J. Hort. Sci., Vol. 24, 45-65, 123-148, 159-177.

Sinnot E.W., 1936. The relation of organ size to tissue development in the stem. Am. J. Bot., 23, 418-421.

Stephens S.G., 1945. The genetic organisation of leaf shape development in the genus *Gossypium.* J. Genet. 46, 28.

Stoutemeyer V.T., 1937. Regeneration in various types of apple wood. Res. Bull. Ia. agric. Exp. Sta., 220, 308-352.

Soegaard B., 1956. Leaf blight resistance in thuja. Arsskr. Vet.-Landbohojsk, 30-48.

Teissier Du Cros E., Thiébaut B., 1988. Variability in beech : budding, height growth and tree form. Ann. Sci. For., 45 (4), pp. 383-398.

Teissier du Cros E., Le Tacon F., Nepveu G., Pardé J., Perrin R., Timbal J., 1981. Le hêtre. I.N.R.A. éditions, 610 p.

Thiébaut B., 1982. Observations sur le polymorphisme des axes du hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.), orthotropie et plagiotropie. C.R. Acad. Sc. Paris, t. 293, Série II, Figure 9 - 483.

Thiébaut B., 1982. Observations sur le développement de plantules de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) cultivées en pépinières, orthotropie et plagiotropie. Can. J. Bot. 60 : 1292-1303.

Thiébaut B., Payri C., Vigneron P., Puech S., 1981. Observations sur la croissance et la floraison du hêtre (*Fagus sylvatica* L.). Naturalia Monspeliensa, sér. bot., Fasc. 48, p.1-25.

Thiébaut B., Comps B., Plancheron F., 1990. Anatomie des feuilles dans les pousses polycycliques du hêtre européen (*Fagus sylvatica*). Can. J. Bot. 68: 2595-2606.

Thiébaut B., Puech S., 1984. Développement du hêtre commun. Morphologie et architecture de l'arbre. 2ème partie : le développement des arbres. Revue Forestière Française, 36, 1, 45-58.

Tomlinson P.B., 1960a. Essays on the morphology of palms. I. Germination and the seedling. Principes, 4 : 56-61.

Tomlinson P.B., 1964. Stem structures in arborescent monocotyledons. In Zimmerman M.H. (Editor). « The formation of wood in forest trees ». pp. 65-86. Academic Press, New York.

Tomlinson P.B., Esler A.E., 1973. Establishment growth in woody monocotyledons native to New Zealand. Principes, 19 (C) : 83-99.

Torquebiau E., 1979. The reiteration of the architectural model. A demographic approach to the tree. Mem. D.E.A., Ecologie générale et appliquée, Université Montpellier II, 51 p.

Troll W., 1937. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Berlin, Bortraeger, Band 1, Teil 1.

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. Mémoire. Institut Fédéral suisse de recherches forestières, Vol. 32, pp. 229-370.

Villemur P., Musho S.U., N'Seit S.M., Delmas J.M., 1978. Variabilité de production chez l'olivier : improductivité et alternance. Col. Int. Bargemon, 28 fev-2 mars 1978.

Vindt-Balguerie E., 1971. Organisation de l'apex du jeune sprophyte de *Phyllitis scolopendrium* (L.) NEWMAN. Le Botaniste, sér. LIV, fasc. I-VI.

Vindt-Balguerie E., 1988. Recherches morphologiques et expérimentales sur la phyllotaxie de quelques Ptéridophytes. Th. Doct. Etat, Univ. Paris VI ; 180 p.

Walhenberg W.G., 1950. Epicormic branching of young yellow poplar. J. For. 48, p. 417-419.

Walton J., 1934. Scottish carboniferous plants ; the fossil hollow trees of Arran and their branches. Trans. Roy. Sco., Bd. 162.

Ward W.W., 1966. Epicormic branching of black and white oaks. For. Sci., vol. 12, (C) : 290-296.

Wareing P.F., 1959. Problems of juvenility and flowering in trees. J. Linn. Soc. London, Bot., 56, 282-289.

Wareing P.F., 1961. Juvenility and induction of flowering. Recent Adv. Bot., 2, 1652-1654.

Wareing P.F., Seth A.K., 1967. Ageing and senescence in the whole plant. Symp. Soc. Exp. Biol., 21, 543-558.

White J., 1979. The plant as a metapopulation. Annu. Rev. Ecol. Syst. 10 :109-145.

TITRE : Approche morphologique du développement du hêtre (Fagus sylvatica L.)

AUTEUR : Eric Nicolini

RESUME : Ce travail propose une vision globale du développement du hêtre. Il se traduit par une description du développement architectural du hêtre depuis le stade de la graine jusqu'à la mort de la plante dans différents environnements. Cette étude a permis d'émettre et de préciser certaines hypothèses à propos de la signification de certaines phases du développement du hêtre. L'édification de l'unité architecturale correspond à la mise en place d'un système caulinaire hiérarchisé de plus élaboré, constitué d'unités de croissance plus longues, plus ramifiées, mais aussi des u.c. qui, pour une longueur définie, portent plus de feuilles, des feuilles plus grandes, plus épaisses, renferment plus de xylème et de phloème facilitant le transport des sèves brutes ou élaborées - Autant d'éléments qui semblent contribuer à accroître les performances de la plante. Le terme de cette différenciation correspond à l'atteinte des limites fonctionnelles des méristèmes de la plante. Cet arrêt de la différenciation des unités de croissance semble à l'origine de la transition graduelle de la plante d'un mode d'organisation faisant intervenir des complexes réitérés. L'analyse architecturale du hêtre confirme également le clivage existant entre les différentes modalités de réitération. Le processus de réitération immédiate, phénomène de duplication, n'intègre pas de phénomène de rajeunissement et il y a continuité de la séquence de développement des structures caulinaires lors de la transition d'une phase de développement à l'autre. En revanche, Le processus de réitération différée intègre des phénomènes de rajeunissement qui expriment une discontinuité entre la différenciation des structures caulinaires séquentielles et celles de structures tardives (rameaux épicormiques).

MOTS CLES : hêtre, architecture, croissance, réitération, morphologie, anatomie.

TITLE : Morphological approach of the development of the beechtree (Fagus sylvatica L.)

ABSTRACT : This study give a global vision of the beechtree development. This study is a description of the beech architectural development from the seed to the death plant in various environments. This study has allowed to propose or precise some hypothesis about the signification of certain beech development phases. The edification of the architectural unit is the edification of a hierarchic branching system more and more élaboré, constituated of longer and more branched growth units, but also growth units which, for a given lenght, (i) bear more leaves, bigger et thicker leaves, (ii) have more xylem and more phloem for conduction of sap flow - many elements which seem contribuate to increase the plant potentialities. The end of the differenciation corresponds to the reaching of the meristematic functionnal limits of the plant. This stop of the growth unit differenciation seems induce in the plant the gradual transition from an hiérarchic organization to a polyarchic organization.The beech architectural study confirme also the limits between the different reiteration modalities. The sylleptic réitération, duplication phenomenon, not integrate rejuvenation and there is continuity during development phase.The proleptic réitération integrate rejuvenation phenomenon and there is discontinuity beetwen sequential and proleptic structures (here the epicormic shoots).

KEY WORDS : beechtree, architecture, growth, reiteration, morphology, anatomy.