

COURS ARCHITECTURE ET MORPHOLOGIE VEGETALES

Ce que l'on va voir aujourd'hui, c'est essentiellement les résultats d'une discipline qui est née il y a environ 30 ans avec la parution des ouvrages de synthèse de HALLE et OLDEMAN en 1970 puis HALLE, OLDEMAN et TOMLINSON en 1978 sur l'architecture végétale. Qu'est-ce que c'est l'architecture végétale ? C'est une approche nouvelle, je vous l'ai dit, et originale dans ce sens où elle va prendre en compte la dynamique de développement des végétaux et la globalité du végétal, c'est-à-dire que l'on va analyser la nature et la position relative des diverses parties d'une plante au cours de son développement et en fonction des conditions. A un moment donné, l'architecture végétale d'un individu va être en fait le résultat d'un équilibre entre les processus endogènes c'est-à-dire internes de la plante et l'influence des facteurs du milieu. C'est donc le but de l'architecture d'identifier ces paramètres endogènes par rapports aux paramètres qui sont dus au milieu ou à des itinéraires techniques etc. Donc, avant de passer aux notions d'architecture végétale proprement dite, on va faire un rappel de morphologie et notamment des critères qui sont utilisés pour reconnaître la plante en fait pour lire son architecture. Tout d'abord, une plante est toujours constituée de deux parties, une partie aérienne et une partie souterraine. Ce qui va caractériser ces parties, ce sont les organes qui sont portés notamment sur la partie aérienne des organes qui vont servir à l'assimilation photosynthétique et qui sont bien entendu les feuilles. Le système enracinaire lui peut avoir des structures différentes. Il sera généralement constitué de racines principales et racines secondaires. La limite entre ces deux zones, c'est ce que l'on appelle le collet qui est une zone où les différences anatomiques permettent de reconnaître le passage de l'une à l'autre. Donc, une partie aérienne qui sera la plus visible évidemment sauf chez certaines plantes qui sont épiphyte c'est-à-dire qui poussent sur d'autres plantes et où le système enracinaire est lui aussi très visible. Donc, ça, c'est une partie aérienne ou encore on va parler de partie caulinaire, de caulium en latin qui veut dire tige et une partie racinaire, le plus souvent souterraine et formée donc de racines. On ne détaillera pas plus le système racinaire mais on va plutôt s'attacher à comprendre la partie aérienne et son fonctionnement. Comme vous le voyez, elle est formée d'entités de base que l'on voit ici et qui sont constituées par en fait une partie de tige, c'est ce que l'on va appeler un entre-nœud, une portion ici où sont insérées la ou les feuilles de la tige c'est ce que l'on va appeler le nœud et une partie le plus souvent complexe, verte et que l'on va appeler la feuille avec à son aisselle un ou plusieurs bourgeons latéraux. Donc ceci est très important puisque c'est ce qui va dicter la structure de toute plante et donc, bourgeon latéral. L'ensemble formant ce que l'on appelle un métamère ou que l'on appelle encore un phytomère. Pourquoi ces deux noms ? Et bien tout simplement parce que métamère vient plutôt du règne animal comme la plupart des notions que l'on retrouve en botanique, qui ont été développées au départ dans le règne animal et qui ont été appliquées au règne végétal. Un métamère c'est par exemple l'entité élémentaire du corps d'un ver annelé qui se répète mais évidemment il n'y a pas ici de tête et de partie postérieure encore que ceci puisse être discuté. Donc vous le voyez, une structure qui va se répéter par cette structure élémentaire qui va être produite au cours de la croissance qui est un des phénomènes principaux du développement des plantes. Alors comment sont formés les organes ? Ils sont formés au niveau de la partie apicale des axes. Ici pour la partie caulinaire, c'est ce que l'on va appeler des méristèmes donc ça, ce sera un bourgeon terminal de tige. C'est ce qui va permettre de donner naissance aux organes que vous voyez là-bas avec une zone centrale constituée de cellules embryonnaires qui vont se diviser et qui vont donner naissance aux diverses structures de la plante. Il s'agit là de ce que l'on appelle le dôme apical qui est au centre de ce que l'on va appeler un méristème apical sachant que cette structure est évidemment très fragile ce qui fait qu'elle est le plus souvent protégée par les ébauches des premières feuilles qui sont formées qui vont porter le nom, lorsqu'elles sont indifférenciées d'initium puis de primordium lorsque l'on arrive à identifier leurs structures. Donc ça, se sont des jeunes feuilles bien sûr en formation. Le processus de formation de ces structures à partir du dôme apical, c'est ce que l'on appelle l'organogénèse, on en reparlera tout à l'heure. Organogénèse c'est la formation

des organes et une fois que ces organes sont formés et bien ils vont pouvoir s'allonger, c'est que l'on va appeler le processus d'allongement. L'ensemble de ces deux processus, organogenèse plus allongement donnant ce que l'on appelle la croissance. Lorsque la croissance résulte du fonctionnement de ces méristèmes primaires, on va parler de croissance primaire qui va être le fait des méristèmes donc caulinaires ou racinaires. Ce sont essentiellement les phénomènes d'organogenèse et d'allongement des tiges et des racines, ils résultent du fonctionnement des méristèmes primaires de tige comme on l'a vu tout à l'heure ou de racines. A ce moment-là, on les trouverait dans les zones les plus apicales de ces racines, on l'illustrera tout à l'heure. Une autre possibilité de croissance, c'est ce que l'on appelle la croissance secondaire. La croissance secondaire se rencontre essentiellement chez les dicotylédones c'est-à-dire les arbres, les arbustes essentiellement etc. Et la croissance secondaire, elle, s'exprime de façon très différente à travers le fonctionnement d'un méristème secondaire qui a une structure cylindrique et que l'on appelle chez les plantes qui en sont pourvues, un cambium. C'est ce cambium notamment qui donne le bois des arbres donc important évidemment pour les forestiers que vous êtes ou allez devenir. Donc, ce méristème secondaire ou cambium va distribuer vers l'intérieur du bois ou xylème lorsqu'on est à l'état jeune et ensuite vers l'extérieur du phloème. Quelques autres points importants sur la croissance des plantes. On va très souvent distinguer ce que l'on appelle une partie proximale et une partie distale. Pour les différencier d'une partie haute et d'une partie basse, on va voir pourquoi. Chez une plante comme ceci par exemple de part et d'autre du collet, on va distinguer sur la tige donc qui est large, je vous le rappelle que la limite est au collet, une partie proximale qui est celle qui est la plus proche du lieu d'origine donc la plus proche du collet et une partie distale qui est celle qui en est la plus éloignée. Ça c'est pour la tige. On retrouverait la même chose au niveau racinaire mais bien sûr inversé c'est-à-dire que l'on a une partie proximale proche de son point d'insertion et une partie distale proche de son extrémité. Je crois que je vous ai dit une bêtise tout à l'heure sur les sèves évidemment c'est le bois, vous confirmez que je dis une bêtise, en revoyant le dessin, le bois conduit bien sûr la sève brute et le phloème bien sûr conduit la sève élaborée qui vient de la photosynthèse, excusez-moi. Donc pourquoi ces termes plutôt que haut, bas etc. ? Et bien vous voyez d'ores et déjà ici que sur la racine la partie la plus basse est la partie distale alors que c'est l'inverse sur la tige. Ce serait la même chose sur un rameau par exemple. Si vous avez un rameau pendant et bien vous allez avoir la partie proximale qui va être en haut alors que la partie distale est celle qui est en bas. Donc vous voyez que ce sont des termes morphogénétiques qui décrivent la structuration et la naissance des organes et qui sont différents de termes on va dire géométriques qui indiquent qu'une structure est plus basse ou plus haute par rapport à l'apesanteur. Qu'est-ce que je peux vous dire encore là-dessus pour les phénomènes généraux ? Et bien on va parler d'un élément qui est important, ce sont les pré-feuilles des structures qui sont souvent négligées dans l'enseignement alors que ce sont des structures qui sont d'une stabilité tout à fait remarquable chez les végétaux. Si l'on prend par exemple les bourgeons latéraux et bien on va avoir plusieurs types de structures qui vont vous permettre d'identifier leur position et leur naissance. Notamment, les premières feuilles qui sont formées par le méristème latéral et que l'on va appeler les pré-feuilles. Alors chez les dicotylédones vous avez toujours deux pré-feuilles, alpha et bêta, qui sont opposées et de part et d'autre du bourgeon. Si l'on fait un schéma ici avec la feuille axillante et là, l'axe porteur que l'on va appeler AP sur le schéma, on peut représenter la position de ces pré-feuilles. L'axe porteur étant ici, la feuille axillante étant là, l'axe latéral ou bien on va dire la portion centrale ici du bourgeon avant qu'il ne se développe et bien ces pré-feuilles vont être latérales, alpha et bêta, elles seront toujours dans cette position ce qui est d'une constance chez les végétaux qui est assez rare parce qu'il y a peu de phénomènes qui sont aussi constants. Alors chez les dicotylédones deux pré-feuilles latérales, c'est-à-dire que si je suis l'axe porteur qu'il y a une feuille axillante et bien les deux pré-feuilles sont comme mes deux bras. Chez les monocotylédones, on n'aura qu'une seule pré-feuille et elle sera en position adossée, c'est à

dire qu'elle sera ici, on va le dessiner maintenant. Donc chez les monocotylédones une seule pré-feuille. Alors, ce qui est intéressant par rapport au cours de systématique que l'on fera ensuite c'est que les familles les plus primitives de dicotylédones comme les pipéracées ou les aristolochiacées et bien très souvent n'ont qu'une pré-feuille en position adossée comme les monocotylédones. Vous voyez que ce n'est pas neutre et ce sont des caractères qui sont en fait très importants. Alors chez les monocotylédones c'est le riz, les orchidées, le blé etc. Cette pré-feuille va en fait englober le rameau ou le bourgeon latéral. Elle sera bicarénée, c'est à dire qu'elle aura cette forme avec une double carène, bicaréné, vous savez ce qu'est la carène d'un bateau, et bien là, il y en a deux, une carène, une deuxième et elle est adossée c'est-à-dire qu'elle se trouve ici entre l'axe porteur et l'axe porté. Un dernier critère que l'on va voir avant de passer aux illustrations, c'est un critère particulier qui est très utile pour décrire les végétaux et que l'on appelle la phyllotaxie. La phyllotaxie c'est le mode d'arrangement des feuilles sur leur axe porteur. On va passer vite parce que ça, vous le trouverez à peu près dans tous les livres. On va distinguer une phyllotaxie alterne lorsqu'il y a une seule feuille par nœud et dans ce cas on va pouvoir rencontrer plusieurs solutions. La phyllotaxie alterne spiralée qui est très fréquente chez de nombreuses espèces et qui va se traduire par une disposition des feuilles selon tous les azimuts ce qui donnera une symétrie le plus souvent radiale aux axes c'est-à-dire que vous aurez des feuilles qui seront devant d'autres qui seront latérales etc. d'autres qui seront derrière et vous allez avoir des feuilles qui se répartissent en fait suivant une spirale, si on arrivait à éclater leur insertion sur le méristème. Tandis que vous aurez une phyllotaxie dite alterne distique si les feuilles sont insérées dans un même plan c'est-à-dire à gauche et à droite de l'axe ce que l'on peut représenter de cette façon... donc des feuilles qui sont insérées dans un même plan, phyllotaxie alterne distique. Vous voyez que l'on a dans les deux cas une seule feuille par nœud, d'où le nom de phyllotaxie alterne. On va pouvoir aussi avoir deux feuilles par nœud, c'est ce que l'on va appeler la phyllotaxie opposée décussée, opposée voulant dire qu'il y a deux feuilles par nœud et décussée voulant dire que d'une paire à la suivante ou à la précédente, il se forme un angle de 90° entre les deux. Donc là, on pourrait schématiser ceci de cette façon. Vous voyez que les feuilles vont former deux plans orthogonaux. Comme on le verra dans les illustrations, il peut ensuite y avoir des réarrangements secondaires, là, je vous parle de la structure qui existe dans le méristème. Enfin, dernier type de disposition, il s'agit de la disposition verticillée et dans ce cas, on a plusieurs feuilles par nœud c'est-à-dire que les feuilles vont se répartir en un même point sur la tige comme ce serait le cas chez certaines espèces notamment *Dyera Costulata* par exemple, une apocynacée ou occasionnellement chez des individus de plantes qui par ailleurs peuvent avoir une phyllotaxie opposée décussée comme c'est le cas assez fréquemment. On va illustrer tous ces paramètres avant de passer à la suite du cours.

Donc pour illustrer ce cours et notamment la première partie sur la morphologie végétale, tout d'abord un rappel sur ce qu'est une plante. La morphologie végétale en fait n'est pas une discipline si vieille que ça puisqu'elle a été créée par Goethe en 1789, c'est-à-dire à peu près au même moment où on s'égorgeait entre-nous en France pendant la révolution française. Goethe qui était aussi le fameux poète par l'observation des plantes, a identifié que celles-ci pouvaient être formées d'un système racinaire et d'un système caulinaire mais surtout a montré que les différents organes qui constituaient les feuilles, que ce soit les feuilles primitives comme les dicotylédones ou les feuilles qui s'en suivaient et qui pouvaient avoir des structures assez différentes par exemple ici entièrement simples ou là avec des diverticules. Et bien, ces feuilles étaient toutes, l'expression d'un organe élémentaire qu'il a appelé l'ourblate qui se répétait et qui se métamorphosait au cours du développement. Cette notion de métamorphose végétale, vous verrez qu'elle ne s'applique pas seulement à la succession des métamères sur une tige mais également au niveau de l'architecture globale de la plante qui, elle aussi, dans certains cas, peut se métamorphoser totalement. Alors la grosse avancée du travail de Goethe a été de montrer que tous ces organes que ce soit les organes

végétatifs cotylédons et feuilles assimilatrices ou que ce soit les portions d'organe d'une fleur c'est pas le pétale, étamine et carpelle étaient, tous, la manifestation d'un organe élémentaire qui se transformait au cours du développement. Ce que ne démentent pas aujourd'hui les résultats les plus modernes de la génomique. La structure des plantes ici chez une dicotylédone, et bien elle est toujours assez semblable avec un système racinaire et un système caulinaire des bourgeons qui sont terminaux le long des axes ou bien latéraux à l'aisselle des feuilles ce qui est le cas le plus fréquent chez les plantes actuelles. Ces méristèmes à quoi ça ressemble ? Ce sont des dômes de cellules petites et embryonnaires que vous voyez là chez une labié par exemple et vous voyez ici les zones plus denses qui correspondent à ce que l'on appelle l'anneau initial d'où naîtront les bourgeons axillaires des feuilles que vous voyez ici à l'état embryonnaire et méristématique. Alors les racines possèdent aussi des méristèmes primaires, c'est ce que l'on appelle le méristème primaire racinaire qui se situerait à peu près par-là du moins la zone d'organogenèse tandis qu'une partie ici de cellules plus grandes et vacuolisées constitue ce que l'on appelle la coiffe qui protège le méristème apical lors de la pénétration dans la terre. Ces deux méristèmes sont des méristèmes primaires. On distingue aussi chez certaines plantes un méristème secondaire qui, lui, a la forme d'un cylindre dans les tiges et qui forme dans certains cas, comme ici chez ce maclura, des cernes successifs. Ce n'est pas le cas de toutes les espèces. On peut former du bois sans qu'il y ait de cernes notamment chez diverses espèces tropicales. Alors la croissance primaire, on l'a vu, c'est le résultat de deux processus, l'organogenèse et l'allongement. L'organogenèse c'est la formation des nouveaux organes qui s'initie autour du dôme apical en général dans une zone proche de l'anneau initial qui va donner ce que l'on appelle des initias ou ensuite des primordias qui vont ensuite se transformer en ébauche foliaire puis finalement en feuilles. Un axe donc est constitué par une structure toujours identique et notamment la répétition d'une entité élémentaire constituée d'un entre-nœud, un nœud où sont insérés la ou les feuilles et le ou les bourgeons latéraux. Donc retenez que ce phénomène est important puisque la croissance comme vous le voyez ce n'est finalement qu'un phénomène de répétition. Ce méristème terminal, et bien le plus souvent il est protégé car fragile au sein d'une structure particulière. Ici chez un viorne par exemple, le méristème se situerait à peu près par-là, et vous voyez qu'il est protégé par des jeunes feuilles. Ces feuilles toutefois ne sont qu'en miniature, des structures identiques à celles qui seront plus âgées. C'est ce que l'on retrouve aussi chez un avocatier, *Persea americana*, où vous voyez que les feuilles sont simplement plus petites mais elles ont la même structure que les feuilles adultes. Dans ce cas-là, s'il n'y a pas de différenciation entre les ébauches et les feuilles adultes, on parle de bourgeons nus alors que l'on va parler de bourgeons écailleux lorsque, pendant en général une phase de repos, le méristème terminal est protégé par des feuilles transformées que l'on appelle des cataphylles qui sont en fait des feuilles écailleuses qui peuvent être vertes ou non et qui tomberont rapidement au moment de l'allongement. Ces cataphylles ne sont que des structures foliaires transformées ici chez un érable vous les voyez, elles sont dures puis de plus en plus foliacées avant de laisser place à des feuilles assimilatrices à l'état d'ébauche. À l'aisselle des feuilles, on va trouver en général un bourgeon mais on pourra trouver plusieurs bourgeons latéraux. C'est le cas chez ce noyer par exemple, vous avez la cicatrice de la feuille ici et vous voyez un, deux, trois bourgeons, chacun ayant des potentialités différentes. Ce qui est important ici, c'est que vous retrouvez à chacun des bourgeons, les deux pré-feuilles, alpha et bêta, latérales qui permettent d'identifier que ce sont bien des bourgeons axillaires de cette tige. Chez *Gleditsia triacanthos*, la feuille axillante serait ici, elle est tombée bien sûr, il ne reste que sa cicatrice, on retrouverait les traces des pré-feuilles de part et d'autre de ses structures et vous voyez qu'à quelques portions de millimètres, des bourgeons latéraux issus d'une même aisselle peuvent donner naissance à des structures très différentes. Ici, un rameau court par exemple. Ici un rameau long et là, une épine. Donc, vous voyez que la différenciation se fait très tôt. À l'état de méristème, notamment, puisque, lorsque ces organes se développent, ils donnent des structures très différentes. Chez ces deux plantes, vous

retrouvez à chaque fois qu'il y a un bourgeon axillaire, les deux pré-feuilles alpha et bêta, on parle donc de bourgeons surnuméraires. C'est la même chose ici chez un Forsythia, par exemple, qui est une oléacée, une autre famille, mais c'est très différent chez diverses ulmaceae. Ici, un Zelkova et le diagramme qui représente le complexe axillaire par exemple d'un orme ou d'un Celtis. Celtis Australis, vous le savez, c'est le micocoulier, et le micocoulier est utilisé très proche de Montpellier pour faire des fourches de Sauve. Donc, Sauve est un petit village au nord de Montpellier où traditionnellement, on fait des fourches en bois qui sont constituées de trois dents comme ceci, avec un manche. Pour faire ses fourches, on va utiliser cette particularité morphologique, c'est à dire qu'on va tailler au-dessus des bourgeons, on va laisser se développer les trois bourgeons et ensuite, l'axe principal donnera le manche et deux ou trois ans après, les axes latéraux donneront les trois branches de la fourche qu'il n'y aura plus qu'à tordre pour le formater sous la forme d'une fourche. Dans ce cas-là, il ne s'agit pas de bourgeons surnuméraires mais vous avez un bourgeon principal qui est ici avec ses deux pré-feuilles, alpha et bêta, et chaque pré-feuille dans le bourgeon, axis de lui-même un bourgeon latéral, et vous retrouvez les vraies feuilles alpha et bêta. Vous le voyez, une structure très particulière, chez un abricotier par exemple, ce bourgeon latéral, ici, va donner un axe tandis que les deux bourgeons latéraux de ce bourgeon latéral seront les structures qui donneront les fleurs. Donc, vous le voyez, pour des structures qui sont presque microscopiques, qui sont très petites, une différenciation très précoce. C'est très important à retenir. Dernier critère que l'on a à analyser, c'est la phyllotaxie. La phyllotaxie, c'est le mode de disposition des feuilles sur la tige. On va tout d'abord distinguer une phyllotaxie alterne c'est-à-dire que les feuilles sont insérées isolément à chaque nœud. Cette phyllotaxie alterne pourra être spiralée c'est à dire que les feuilles vont se disposer selon une spirale et vont occuper tous les azimuts de l'espace. C'est le cas ici, chez un Impatiens par exemple, où vous voyez la feuille la plus jeune et ensuite des degrés d'antériorité supérieure. Vous pouvez dessiner une spirale pour regrouper ces feuilles le long de la tige. C'est ce que vous avez peut-être fait lorsque vous étiez enfants, en général dans les cours préparatoires, on donne une pomme de terre et on s'amuse sur la pomme de terre à tracer des spirales. C'est exactement la même chose, sauf que la pomme de terre est un axe renflé, au lieu d'être un axe non renflé. La phyllotaxie alterne, c'est ce qui va caractériser le tronc de plusieurs arbres. Pourquoi ? Et bien, parce que le tronc, avant qu'il soit ramifié, va disposer des feuilles du coup dans tout l'espace, ce qui va permettre une meilleure capture de l'énergie lumineuse. La phyllotaxie alterne spiralée va pouvoir être caractérisée par ce qu'on appelle un indice phyllotaxique. L'indice phyllotaxique, c'est le nombre de tours effectués sur le nombre de feuilles rencontrées pour revenir sur la même ligne verticale que l'on appelle par ailleurs, un orthostique. Si vous prenez l'Aulne glutineux par exemple, la première feuille est là et pour retrouver une feuille qui va se trouver sur la même orthostique, vous allez faire un tour de spirale et vous allez compter une, deux, trois feuilles ce qui fait que l'indice phyllotaxique, c'est un sur trois, ce qui fait 360° sur 3 = 120° entre ces diverses feuilles. Alors, chez les végétaux à phyllotaxie alterne spiralée, les indices les plus fréquents sont les indices de $1/3$ ou de $2/5^{\text{ème}}$ que l'on va rencontrer très souvent. $2/5^{\text{ème}}$, c'est à dire que vous parcourez 5 feuilles et 2 tours de spires avant de retrouver une feuille superposée à la première dont vous êtes parti. Autre cas de phyllotaxie alterne, la phyllotaxie alterne distique. Ici chez un Cour au sol, donc une anonacée où cette phyllotaxie est très fréquente. Vous voyez qu'il n'y a qu'une feuille par nœud mais ces feuilles sont disposées dans un même plan qui est à peu près celui du tableau, on parle donc de phyllotaxie dans ce cas là, alterne distique que l'on retrouve chez diverses espèces des arbres, mais aussi des arbustes comme ce Phyllanthus qui est une euphorbiacée ou bien encore les légumineuses avec ici un arbre de Judée où vous retrouvez la même disposition dans un plan ou encore chez d'autres plantes comme les Iris ou bien ici, une Orchidée du Venezuela, Maxillaria valenzuelana, qui, vous le voyez, dispose les feuilles typiquement dans un plan. Autre type de phyllotaxie, la phyllotaxie opposée décussée. Opposée, pourquoi ? Parce qu'il y a deux feuilles à un même nœud et que ces deux feuilles

sont donc dites opposées. D'une paire de feuilles à la suivante, vous voyez que ces feuilles désignent un angle de 90° c'est pour ça que l'on dit opposée décussée. Entre parenthèses, je pense que la phyllotaxie réellement opposée sans qu'elle soit décussée n'existe pas, elle n'a pas été décrite à ce jour. On peut supposer que cela serait une cause d'épuisement du méristème si tous les méristèmes latéraux et les feuilles axillantes se développaient du même côté du méristème. Autre type de phyllotaxie opposée décussée. Très fréquent chez diverses familles, ici la famille des mélastomacées par exemple. Et enfin, la phyllotaxie verticillée où vous allez avoir plusieurs feuilles à chaque nœud, comme ici chez ce *Péperomia* où vous allez avoir entre 5 et 6 feuilles sur un nœud. Les *Péperomia* appartiennent à la famille du poivre donc les Pipéracées. Autre exemple, chez une Apocynacée *Dyera Costulata* où vous observez les 6 feuilles insérées sur un même point. Très souvent, on va trouver de la phyllotaxie verticillée dans des familles qui par ailleurs sont classiquement à phyllotaxie opposée décussée comme c'est le cas ici chez les Apocynacées. On aurait également ce phénomène chez les rubiacées avec le genre *Duroia* par exemple, si certains d'entre vous connaissent, qui va aussi être à phyllotaxie verticillée. Alors, la phyllotaxie, c'est le mode d'arrangement des feuilles dans le bourgeon, donc des ébauches mais on va pouvoir avoir des réarrangements secondaires de diverses façons. Ici, par exemple, une phyllotaxie opposée décussée mais, vous allez voir que par torsion des entre-nœuds les feuilles vont être progressivement ramenées dans un même plan, ce qui peut faire penser ensuite à une phyllotaxie opposée mais ce n'est qu'un réarrangement secondaire. Vous trouvez ce phénomène chez les *Cornus* par exemple. Ici, *Cornus Mas* ou où vous voyez que les feuilles sont dans un même plan. Mais, si vous reprenez l'entre-nœud, vous allez voir qu'il est tordu pour ramener les feuilles dans un même plan. Dans d'autres cas, ce ne sont pas les entre-nœuds qui vont se tordre mais ce seront les limbes foliaires qui vont être ramenées dans un même plan. C'est ce qu'on va trouver ici par exemple chez un *Maitenus*, *Maitenus Shouboutensis*, où vous observez les feuilles qui se répartissent pour occuper au mieux l'espace. Donc, pensez que les réarrangements secondaires peuvent provoquer des choses très différentes à ce que vous observez. On va reprendre le cours sur les caractères morphologiques et notamment tout ce qui est phénomène de croissance essentiellement croissance primaire. Nous n'aborderons pas le fonctionnement du Cambium. Donc, je vous le rappelle, la croissance primaire des tiges est le résultat de deux phénomènes : l'organogenèse qui est la formation des organes et l'allongement qui est l'étirement de ces organes une fois formés. On va distinguer tout d'abord, en fonction des modalités d'allongement de ces organes une croissance que l'on va appeler continue. Dans ce cas, si vous mesurez l'allongement des tiges en fonction du temps, vous allez vous apercevoir que cet allongement est plus ou moins continu même s'il peut présenter des fluctuations dans certains cas comme cela a été montré chez il est Palétuviers. Donc, cette croissance continue, c'est une absence d'arrêt de l'allongement. C'est ce qu'on va rencontrer chez diverses espèces de palmiers et chez certaines espèces tropicales sachant que c'est quelque chose qui est en fait très rare. Le plus souvent, lorsque vous avez une croissance continue, vous allez avoir une tige sur laquelle les feuilles vont être à peu près de la même taille avec des entre-nœuds de longueurs très comparables et donc, vous n'aurez pas de marqueurs de la croissance ou d'arrêt de croissance comme on le verra par la suite. Le plus souvent, dans la croissance continue, l'organogenèse va en fait s'effectuer de façon parallèle et vous allez avoir ici des organes qui sont formés à mesure qu'ils sont allongés. Donc, je vous le rappelle, il y a dans ces cas de croissance continue plusieurs palmiers. Les *Rhizophoras* ou bien encore des plantes qui sont potentiellement à croissance continue mais qui sont modulées par les facteurs du milieu, c'est le cas de diverses *Cuprèssaceae* par exemple comme les cyprès. S'ils sont cultivés en condition continue et stable, ils arrivent à avoir un allongement quasiment continu alors que s'il y a des hivers froids ou des étés secs, cet allongement peut être modulé voire s'annuler quelque temps dans les cas les plus sévères.

Dans le cas de la croissance continue, est-ce qu'il est nécessaire d'avoir une certaine constance dans la longueur ou est-ce qu'on peut voir des fluctuations et avoir des croissances qui soient un petit peu rythmiques ?

Dans le cas par exemple... On va montrer ça dans le cadre du Rhizophora, donc des Palétuviers où ça a été montré il y a plusieurs années, si je le dessine non plus en cumulé mais en accroissement on va dire hebdomadaire, vous allez avoir des allongements qui vont avoir cette allure-là, c'est-à-dire qu'ils ne sont jamais nus, mais, ils sont plus ou moins importants suivant les saisons. Ici, ça correspondrait en gros à une petite saison sèche par exemple et le reste du temps, à la saison des pluies. Alors, l'organogenèse, parfois d'ailleurs, va pouvoir aboutir un peu à des décalages et des accumulations de pièces qui s'allongeront après par rapport à l'allongement. Donc, ça, c'est par exemple le cas de Rhizophora Mangle, qui est le grand palétuvier des Caraïbes et d'Amérique. Et cela, a été montré par TOMLINSON et GILLES pour des individus poussant en Floride dans des conditions qui ne sont pas équatoriales, qui sont plutôt tropicales à subtropicales. Donc, on va passer maintenant à un autre type de croissance qui y est, elle, très différente, c'est ce qu'on appelle la croissance rythmique. Donc, je vous rappelle que là, en fait, ce que l'on considère surtout dans ces définitions, c'est l'allongement et très peu l'organogenèse. Croissance rythmique. Alors, là, il faut retenir que c'est le grand mode de croissance des végétaux et ne pas croire que c'est lié à des climats où il y a une saisonnalité très marquée. Beaucoup de plantes, même en condition équatoriale, vont avoir une croissance rythmique dite endogène c'est-à-dire que malgré des conditions stables et favorables à la croissance, l'allongement va pouvoir s'arrêter pendant certaines périodes. C'est le cas notamment chez l'Hevea, Hevea Brasiliensis, donc, l'arbre à caoutchouc, où si l'on mesure l'allongement, on va prendre longueur ou hauteur du tronc par exemple de plusieurs individus comme cela a été montré par HALLE et MARTIN, donc Hevea Brasiliensis, je vous rappelle que c'est une euphorbiacée et qu'il s'agit de l'arbre à caoutchouc. Donc, cette étude résulte d'un travail qui a été fait sur cette espèce par HALLE et MARTIN, et bien, si on mesure l'allongement, on s'aperçoit que celui-ci s'effectue par vagues comme ceci, puis l'allongement s'arrête, puis il reprend, puis il s'arrête, etc. En fait, cette rythmicité correspond à une durée assez définie en zone équatoriale. Cette phase d'allongement, repos compris, c'est-à-dire le début de l'allongement de la tige jusqu'à sa reprise un peu plus tard, dure environ 45 jours en condition équatoriale. Cela peut être légèrement modifié dans des conditions tropicales ou subtropicales. Ce qui est intéressant ici, c'est que du coup la tige va être formée par une série de portions qui ont été édifiées pendant une période d'allongement continu et ces portions, c'est ce qu'on va appeler les unités de croissance. Donc, les feuilles d'Hévéa sont trifoliolées. Je fais les faire simples pour les schématiser. Et là, très souvent, du moins chez cette espèce, vous allez trouver à la base des cataphylles qui marquent donc une rythmicité structurelle qui se superpose à une rythmicité temporelle. Cette portion de tige, ici, entre ces deux marques qui vont représenter des arrêts de croissance, correspond à ce que HALLE et MARTIN ont appelé une unité de croissance. Que j'abrègerai parfois en UC le long de ce cours ! Donc, d'ores et déjà vous voyez que par rapport à la croissance continue, on a un phénomène qui est nouveau, c'est la répétition d'une entité biologique de niveau plus englobant que le métamère c'est-à-dire que non seulement on répète des métamères, mais on va répéter aussi le niveau de l'unité de croissance lorsque l'on a cette croissance rythmique qui, je vous le rappelle encore une fois, est le mode de croissance principal des végétaux même si ces végétaux sont équatoriaux. Alors, tout cela va entraîner la présence de marqueurs de la croissance rythmique. Ces marqueurs, on les illustrera tout à l'heure, mais ils peuvent être morphologiques ou macros anatomiques. Il va, très souvent, s'agir de la présence de cataphylles à la base des unités de croissance. Pourquoi des cataphylles ? Parce qu'en fait, ce sont les structures qui protègent le bourgeon pendant la période défavorable, l'hiver des zones tempérées ou l'été des zones tropicales sèches par exemple. Et donc, ces cataphylles, vont rester à la base de l'unité de croissance et vont

marquer ces entités successives. Pourquoi c'est important ? Parce que lorsque ces organes chutent, ils vont laisser des cicatrices sur la tige qui pourront être repérées parfois des dizaines d'années par la suite. Ce qui vous permet, lorsque vous repassez devant un arbre, de reconstituer son histoire et de voir ce qu'il a formé quelques années avant. Donc, d'autres marqueurs peuvent être la structure de la moelle par exemple ou encore des rétrécissements. On verra tout ça sur des diapositives tout à l'heure. Donc, toujours dans la croissance rythmique, on va pouvoir avoir plusieurs cas. Chez l'Hevea par exemple, vous allez avoir une répétition tous les 45 jours d'une nouvelle unité de croissance plus ou moins identique à la précédente. Ce qui fait que la tige a une structure articulée et va se présenter comme une succession d'unités de croissance sans qu'on puisse les différencier. Chez diverses autres espèces, par contre, on va observer des structures différentes. Par exemple, chez les noyers, chez les chênes, parfois chez les hêtres, on va avoir une première vague de croissance qui va pouvoir avoir lieu en mai, une autre en mai ou en avril, cela dépend aussi des espèces, on en aura une autre qui aura lieu en juin et puis éventuellement, chez diverses espèces, par exemple, en ce moment, si vous allez dans la garrigue, vous verrez que certains chênes verts émettent des feuilles nouvelles, donc en octobre, vous allez avoir une nouvelle vague de croissance et vous voyez donc qu'il y a une non-homogénéité dans l'année de ces vagues de croissance. Par ailleurs, suivant les individus, on pourra n'avoir qu'une croissance en mai, qu'une croissance en juin ou bien seulement les vagues de mai et de juin etc. Cela veut dire qu'on peut avoir plusieurs unités de croissance dans une même année et c'est ce qu'on va appeler le monocyclisme ou le polycyclisme. On va parler d'un axe ou d'une espèce monocyclique quand elle ne va effectuer qu'une seule unité de croissance par an, et d'espèces ou d'axes polycycliques lorsque vont se former plusieurs unités de croissance par an. Ce qui est le cas de beaucoup d'espèces tropicales, on le voit chez l'Hevea mais aussi de beaucoup d'espèces tempérées comme le chêne qui effectue souvent plusieurs cycles par an ou bien l'orme dont on en a parlé tout à l'heure ou bien des individus ou des axes vigoureux de noyers etc. Alors, dans une plante comme l'Hevea, ce polycyclisme n'entraîne pas d'autre hétérogénéité. Chez beaucoup d'espèces polycycliques, on va observer l'apparition d'un autre niveau d'organisation qui est le niveau de la pousse annuelle c'est-à-dire que cette pousse annuelle correspondra à l'ensemble des unités de croissance formées au cours d'une année et qui vont pouvoir avoir des dynamiques particulières et qui pourront aussi avoir des caractères morphologiques particuliers. C'est ce que l'on va voir chez un pin, chez la plupart des pins par exemple, on prendra seulement l'exemple du pin maritime. Donc, je mets *Pinus sp*, notamment *Pinus Pinaster*, qui est le pin maritime. Lorsque vous avez une pousse bicyclique, je vais abréger pousse annuelle par PA, vous aurez, la première année, en général, une première unité de croissance longue qui est celle qui va porter les cônes femelles qui pourra aussi porter quelques rameaux l'année suivante ou la même année, une autre unité de croissance qui, elle, est stérile c'est-à-dire qu'elle ne porte pas de cônes femelles. Et, si on reprend cette structure l'année d'après, on va également avoir une particularité, les cônes femelles seront toujours là, ils auront bien sûr un an de plus, auront une certaine phase de maturité, nous aurons cette structure qui a été édifiée, et, de quoi on va s'apercevoir ? Eh bien, que les branches les plus grosses, qui seront monos ou polycycliques, par ailleurs, et bien, vont se retrouver essentiellement sur la deuxième unité de croissance, ce qui génère une acrotonie, on verra le terme tout à l'heure, très particulière et qui montre que la pousse annuelle constitue également une entité particulière différente de l'unité de croissance c'est-à-dire que la somme de deux unités de croissance dans la même année n'aboutit pas toujours à cette simple somme, mais peut aboutir à une structure particulière. Chez les chênes par exemple, les glands sont aussi toujours sur la première unité de croissance et n'apparaissent pas par la suite. Les feuilles peuvent être différentes sur la première unité de croissance que les suivantes etc., etc. Donc, on illustrera tout ça tout à l'heure par quelques autres exemples. Je n'insiste pas sur les notions d'organogenèse que l'on reprendra par des illustrations tout à l'heure et on va terminer avec une notion qui est importante chez les végétaux et qui est liée à

la croissance et au rapport organogénèse, allongement, ce sont les notions de préformations et néo-formations qui vont être relatives au moment auquel vont se former les ébauches foliaires et les ébauches de tiges par rapport au moment de leur allongement. Donc, je m'explique. Si je vais trop vite quand j'efface, vous poussez des hurlements et je m'arrête de suite. Dans certains cas, vous allez avoir, au niveau du bourgeon, l'ensemble des pièces qui vont s'allonger lors de la phase d'allongement suivante qui sont déjà formées à l'état d'ébauche. Lorsque le printemps arrive ou bien lorsque les conditions de l'allongement arrivent, vous allez observer qu'il n'y a qu'un allongement de ces structures déjà formées et le fait qu'elles existent déjà à l'état d'ébauche dans le bourgeon fait qu'on le parle de pièces ou d'unités de croissance ou d'organes entièrement préformés. Donc, on va mettre portion de tiges pour être plus vague volontairement. Dans d'autres cas, on va avoir la même chose, c'est-à-dire que lors du débourrement, la plante va allonger uniquement des pièces qui étaient incluses dans le bourgeon à l'état d'ébauche, mais après un moment, en général il y a une certaine baisse de la vitesse d'allongement, on va trouver sur cet axe, d'autres pièces qui n'étaient pas incluses dans le bourgeon. Alors, comment on voit ça ? Et bien ce que l'on peut faire, c'est prendre 50 plantes homogènes ou du moins on va en prendre 100, sur les 50 premières, on regarde ce qu'il y a dans le bourgeon, on compte le nombre d'ébauches, ce qui va donner une certaine distribution et ensuite sur les plantes allongées, on regarde le nombre d'organes qui ont été allongés et si on trouve la même distribution que là, c'est que tout était préformé, si on trouve une distribution notablement différente, avec plus d'organes dans cette partie-là, et bien on dira que la plante est formée, l'axe pardon ou la portion de tiges est constituée d'une partie préformée plus une partie néoformée. Alors, ça, c'est important, parce qu'en général, ces diverses parties n'ont pas les mêmes caractéristiques. Par exemple, les feuilles peuvent être différentes entre la partie préformée et la partie néoformée ou bien encore, chez certaines espèces, la floraison n'apparaîtra que dans l'une des deux parties ou bien encore, chez la vigne, seuls les entre-nœuds de la partie préformée seront aptes au bouturage alors que les autres le seront beaucoup moins. Donc, c'est important aussi puisque vous voyez que dans le cas des parties préformées, la partie qui s'allonge dépend de l'année $n+1$ ou du moment $n+1$ pour les conditions extérieures tandis que les organes préformés se sont formés dans une période antérieure à celle des organes néoformés. Par exemple, chez une plante monocyclique qui pousse, qui va s'arrêter tout l'hiver, vous allez avoir des organes qui sont inclus dans le bourgeon qui se sont formés au printemps ou à l'été de l'année n , tandis que cette partie-là se sera allongée au printemps de l'année $n+1$, alors que dans la partie néoformée, l'organogénèse et l'allongement ont lieu pratiquement en même temps et donc dans les mêmes conditions. Enfin, troisième cas, lorsqu'on dissèque les bourgeons, on ne trouve rien à l'intérieur ou rien, disons le dôme, presque exclusivement le dôme, parce qu'il serait impossible de ne rien avoir, et lorsque la plante s'allonge, elle va former des organes à mesure qu'elle les allonge. Dans ces cas-là, on parle d'une portion de tige entièrement néoformée. Ce qui est un cas très rare, bien évidemment, qui a été observé correctement chez une araliacée américaine, il y a quelques années, mais on va retrouver ce comportement, le plus souvent, lorsqu'on a, par exemple, des rejets de souche, lorsqu'on coupe un arbre ou les bourgeons vont se former et allonger les organes en même temps qu'ils vont les développer. Donc, on va illustrer ces divers paramètres et si vous avez des questions, bien sûr n'hésitez pas à les poser. Tout d'abord, avec un mode de croissance dont je ne vous ai pas parlé parce qu'il est relativement simple, c'est la croissance définie ou indéfinie. Dans la croissance définie, on va avoir un méristème apical qui, à partir d'un certain moment, va se transformer en une structure incapable d'allongement ultérieur. C'est le cas, par exemple, des transformations en fleur terminale, ici chez une Calcéolaire. On aurait la même chose sur un axe de tulipes par exemple. L'axe se transforme en fleur et ne peut plus s'allonger en une structure végétative. Dans d'autres cas, cet axe va être terminé par une inflorescence dite terminale ou encore par une épine, c'est le cas chez l'Arganier par exemple, *Argana Spinosa* d'Afrique du Nord où l'axe, une fois qu'il a fonctionné pendant un certain temps, va se transformer en une épine qui ne pourra plus croître évidemment. Dans

certain cas, cet axe va se transformer en une vrille. C'est le cas, chez les landolphia africains, par exemple ou encore chez ce *Gouania* qui est illustré ici. Ce serait également le cas des Vitacées et notamment la vigne *Vitis Vinifera*, qui se construit par des modules successifs dans le méristème terminal se transforme en vrille. Autre cas, très fréquent chez de très nombreuses espèces, ce sont les abscissions du méristème terminal. Ici, chez un platane par exemple. À chaque fin d'unité de croissance, la plante termine son allongement et quelques temps après le méristème terminal, parfois avec le ou les deux derniers entre-nœuds va se nécroser, mourir et tomber. Vous avez donc ici sa cicatrice et ce que vous voyez là, ce n'est pas le bourgeon terminal, mais il s'agit en fait d'un bourgeon latéral qui est axillé par la feuille que vous voyez là, qui est tombée. Chez le platane, c'est très particulier puisque le pétiole forme une sorte de capuchon qui se met sur le bourgeon d'où la cicatrice annulaire que vous avez là. Et ce que vous avez ici, en fait, c'est un bourgeon latéral mais qui va se mettre dans le prolongement de la tige initiale donc, vous ne le verrez pas, sauf si vous regardez cette cicatrice et si vous regardez les pré-feuilles parce que vous aurez à la base de cet axe, les pré-feuilles alpha et bêta qui seront donc dans cette position et qui vous indiqueront qu'il y a eu une mort d'apex. Alors, ces morts d'apex, ces abscissions sont excessivement fréquentes. On le reverra tout à l'heure. Chez le platane, par exemple, elles sont systématiques à la fin de l'allongement d'une pousse. C'est le cas aussi chez le châtaignier par exemple. Et, ensuite, elles vont pouvoir à être très fréquentes. Chez un chêne par exemple ces morts d'apex sont très fréquentes et ont des probabilités d'occurrence. Autre phénomène très particulier, que l'on ne connaît que chez des plantes tropicales et notamment dans certaines familles comme les apocynacées ou les solanacées, c'est-à-dire la famille des pommes de terre pour la deuxième, le méristème, après avoir donné des feuilles, des rameaux etc., va se constituer par des cellules grandes, très vacuolisées, et qui sont incapables de se reproduire. On dit que ce méristème se parenchymatise et on parle donc de phénomène de parenchymatisation qui affecte ces méristèmes. C'est très notable sur des plantes comme les *Cordias*, par exemple pour ceux qui connaissent. Et c'est une structure tout à fait particulière. Le cacaoyer, par exemple, qui est une plante très importante économiquement, va présenter ce phénomène sur les troncs d'où son modèle de croissance particulier. Un cacaoyer qui pousse, ça ressemble à peu près à ça, il va émettre un étage de branche et ensuite le méristème apical va se parenchymatiser et la croissance ne sera assurée que par un relais issu d'un bourgeon latéral qui va naître sous cet étage, qui va le transpercer et qui va donner cette structure en étages caractéristique donc du cacaoyer, *Theobroma cacao*. Alors, à côté de ces cas de croissance définie qui sont au final assez nombreux, on va avoir beaucoup d'espèces qui ont une croissance indéfinie. C'est le cas de l'axe unique de certains palmiers comme le cocotier par exemple, *Cocos nucifera*, où la croissance est dite indéfinie. Bien entendu, un jour elle s'arrête puisque l'arbre meurt. On va donc envisager cette notion de façon relative c'est-à-dire qu'on parlera de croissance indéfinie lorsqu'elle se prolonge pendant de très nombreuses années et pendant la durée de vie de l'axe ou de la plante dans ce cas qui se confond avec l'axe. La croissance indéfinie, c'est ce qu'on va trouver chez de nombreux Gymnospermes, comme ici, un *Araucaria*, mais ce serait la même chose chez les pins ou les sapins où tous les axes sont édifiés par un seul et même méristème qui va fonctionner pendant toute la durée de la vie des plantes ou des axes. Donc, autre type de croissance, ce sont les types de croissance en fonction des modalités d'expression de l'allongement et comme nous venons de le voir, la croissance continue ou la longueur ne cesse de s'accroître au cours du temps. Cette croissance continue est rare, je vous le rappelle, elle se retrouve chez quelques plantes seulement comme la plupart des palmiers. Ici, encore un cocotier ou bien chez des plantes de mangroves comme les *Rhizophoras* ou les *Avicennias*, qui ont une croissance continue même si elle peut être modulée par les conditions extérieures. Alors, dans le cas d'un palmier par exemple, vous voyez que si on dissèque le houppier, depuis les feuilles les plus anciennes que vous avez ici jusqu'aux feuilles les plus récentes en arrivant jusqu'au méristème, on va trouver, à tout moment de l'année, des feuilles dans tous les stades de développement. Ce qui veut dire que

non seulement il y a une croissance continue mais il y a aussi une organogenèse continue qui précède ou qui accompagne l'allongement. Le plus souvent, lorsqu'on a une croissance continue, on va avoir un axe qui n'est pas hétérogène, qui est formé uniquement par la répétition de métamère ayant à peu près les mêmes caractéristiques comme vous le voyez ici chez cette anonacée. A l'inverse, chez certaines plantes, comme ici *Hevea Brasiliensis*, en conditions équatoriales, on va avoir un méristème qui subit une phase de repos et qui, un jour donné, va commencer à s'allonger. Vous voyez ici l'ancienne portion tige avec les feuilles trifoliolées de l'Hévéa et vous voyez cette portion de tige qui commence à s'allonger. Lorsque ce phénomène a lieu, il va en fait très vite, vous observez ici cette nouvelle portion de tige qui se met en place, vous observez dessus les cataphylles qui caractérisent la base de cette structure et en quelques jours, cette portion de tige a atteint sa taille définitive on va dire et vous observez les jeunes feuilles ici qui, comme chez beaucoup de plantes tropicales, au début de leur vie, sont molles et pendantes. Dans les quelques jours qui suivent, ces feuilles voient leurs limbes grossir, voient leurs limbes de venir plus dures, il devient vert aussi, il perd sa coloration rouge, et on arrive exactement au même stade que le précédent c'est-à-dire un méristème et un bourgeon en phase de repos. Tout cela aura duré environ 45 jours et la plante va ainsi se construire en accumulant des portions de tige dont chacune est édifiée au cours d'un cycle d'environ, je vous l'ai dit, 45 jours. Ces cycles se succèdent, la plante se construit et on va observer que la plante est constituée par la répétition d'entités très semblables qui sont toutes formées pendant une même durée P, ici, et c'est ce qu'on l'on va appeler des unités de croissance. Alors, ça, c'est très important parce que, en fin de cours, on verra que l'on peut définir le développement d'une plante et par simplement quatre ou cinq notions, toutes les mêmes pour toutes les plantes, une de ces notions, est la notion de répétition. Vous avez vu qu'on répète des entre-nœuds ou du moins des métamères par la croissance continue, par la croissance rythmique, on voit apparaître une nouvelle entité botanique que l'on appelle l'unité de croissance et la plante d'Hévéa va se construire par la répétition de ces unités de croissance. Alors, suivant les modalités de l'allongement au cours du temps, on va appeler allongement typique ou croissance rythmique typique une plante qui se construit par des vagues assez homogènes de croissance comme on l'a vu chez l'Hevea et puis on voit parler de croissance a-typique. Bien que ces termes typiques ou a-typiques n'aient guère mes faveurs parce qu'en général ils veulent simplement dire qu'on ne connaît pas bien les phénomènes, quand vous avez les termes pseudo ou a-typiques, ça veut souvent dire qu'on n'y comprend pas grand-chose. Ils sont là pour indiquer néanmoins que l'allongement va être rythmique, vous voyez des phases de repos, d'arrêt d'allongement ici, mais c'est assez chaotique, ça n'a pas la régularité de ce qu'on observe dans les types de croissance typique. Alors, la croissance rythmique va se manifester par divers phénomènes. Vous avez des alternances de phases de repos et de phases d'allongement, ceci se traduit en général par l'apparition de bouquets de feuilles à un endroit où il n'y en avait pas. C'est le cas ici chez ce *Cycas* par exemple où vous observez une nouvelle couronne de feuilles qui est en train de se mettre en place et de s'allonger, c'est très spectaculaire. Autre phénomène particulier, que l'on rencontre beaucoup chez les plantes tropicales, c'est la coloration des jeunes feuilles qui peuvent être molles et pendantes comme on l'a vu chez l'Hevea tout à l'heure, ici, il s'agit de pseudowinter de Nouvelle-zélande. Vous observez que les feuilles nouvellement émises sont très colorées en rouge. Pour ceux qui ont déjà survolé la forêt amazonienne par exemple, vous voyez parfois des arbres qui sont entièrement colorés et qu'on prend pour des arbres en fleurs, il peut s'agir simplement d'arbres qui sont en train de mettre en place de jeunes feuilles, le plus souvent rouges, parfois un peu jaunes ou parfois mauves, c'est un critère très important sous les tropiques. Lorsqu'on a une croissance rythmique, le plus souvent, la rythmicité de l'allongement, se traduit par une rythmicité structurale et une alternance par exemple de zones de cataphylles, de petites feuilles, de grandes feuilles, là, à priori, on va distinguer des unités de croissance successives. C'est toujours le cas mais n'oubliez pas qu'il y a toujours des exceptions en biologie, donc on va avoir plusieurs expressions. Ici, chez un *Protea*, vous

voyez ce phénomène exacerbé, c'est-à-dire de très, très nombreuses cataphylles plus ou moins coriaces ou plus ou moins membraneuses suivant la hauteur qui sont à la base de l'unité de croissance et ensuite les feuilles assimilatrices qui sont développées. Lorsque ces feuilles tombent, on peut toujours retrouver les cicatrices de ces feuilles. Ici, chez un *Cycas*, par exemple, une autre espèce que celle qu'on vient de voir, vous observez la zone des cataphylles et ici, chacun est la cicatrice d'une feuille donc vous savez que tout ça ce sont des unités de croissance successives. Ça vous permet de retracer l'histoire de l'arbre si vous connaissez la rythmicité, si c'est une rythmicité annuelle par exemple, et qu'une unité de croissance correspond à une année, ça vous permet de dater l'âge des arbres. D'autres paramètres plus subtils, ce sont par exemple, la structure de la moelle. La moelle est une partie qui se situe en dessous du méristème apical et probablement la seule partie, le seul tissu primaire qui persiste chez les arbres même lorsque ceux-ci ont plusieurs milliers d'années. Chez un noyer par exemple, vous voyez ici les cicatrices des feuilles, puis des feuilles plus petites, et là on voit assez mal parce qu'il y a trop de lumière, mais on verrait des cicatrices de cataphylles puis de nouvelles feuilles etc. Donc, on sait qu'ici il y a un arrêt de croissance. Si on fait une coupe longitudinale, on s'aperçoit que cette moelle a une structure très différente. La moelle des noyers, du genre *Juglans*, et très particulière parce qu'elle est dite scalariforme, c'est-à-dire qu'elle forme des, comme les barreaux d'une échelle, vous le voyez, c'est le cas pour toutes les portions de tige, sauf pour les arrêts de croissance ou cette moelle est pleine. Donc, en coupant longitudinalement même dans un tronc parfois de 50 cm de diamètre au plus, si vous passez par la moelle, vous retrouverez toujours ces unités de croissance et vous pouvez très bien retrouver, à la base d'un arbre de cent ans, un arrêt de croissance qui s'est produit 99 ans ou 98 ans en arrière, selon des critères très utiles. Parfois, ce n'est pas aussi net, par exemple, chez le chêne, *Quercus Petraea*, le chêne Cécile, vous avez la moelle ici qui est plutôt beige ou crème, là aussi, et on observe au niveau des arrêts de croissance, un très léger rétrécissement de la moelle et surtout une couleur qui est différente. Donc, vous voyez des critères qui sont très utiles pour retracer l'histoire de la plante. Chez d'autres, ces critères sont plus difficiles à mettre en évidence. Ici, chez une plante marine, *Posidonia Oceanica*, par exemple, vous observez qu'on a des zones de ramifications et d'autres qui n'en ont pas et en fait, pour identifier ces rythmes, il faut regarder la base des écailles du rhizome et on s'aperçoit qu'il y a une rythmicité non seulement ces feuilles sont plus grandes et ensuite plus petites mais au toucher, bien sûr cela a été validé par des coupes anatomiques, on observe que suivant les saisons, ses bases foliaires, sont plus ou moins épaisses au plus ou moins fines et ça permet ainsi de dater la croissance de ces plantes. Ça, ça résulte par exemple d'une étude où on essayait d'étudier les posidonies, pour modéliser leur développement, pour reconstituer les herbiers de Posidonie, avec un laboratoire d'université de Nice, donc, vous savez qu'elles sont menacées par tous les problèmes d'ancre de bateaux etc. alors que ce sont les zones les plus riches pour la nidification et la reproduction des poissons. Autre exemple, *Azara Microphylla*, une espèce de Patagonie où vous n'avez pas vraiment de marqueurs de l'arrêt de croissance, si ce n'est des feuilles un petit peu plus petites au niveau de la base de l'unité de croissance. Et puis, si vous passez au printemps ou en été, une coloration des feuilles pendant quelques semaines qui sont plus luisantes et plus claires que dans les parties âgées. Mais, vous le voyez, si vous passez quelque temps après, c'est plus difficile à mettre en évidence. Les modalités de l'allongement et de la croissance, sont, en général, fixes pour une espèce mais peuvent varier au sein de l'architecture de la plante ou en fonction du temps. Chez l'épicéa par exemple, vous allez observer que la première année la croissance est pratiquement continue pendant toute l'année. Elle dure assez longtemps, toute la période de gestation et les feuilles émises le long de la tige ne présentent pas de différence. Dès la deuxième année, on observe qu'il y a un ralentissement donc, là, par rapport à la question de tout à l'heure, on peut encore parler de croissance continue, il n'y a pas d'arrêt, il y a simplement un ralentissement mais vous observez que ce ralentissement se traduit au niveau de la tige par une zone de feuilles un peu différentes et la mise en place de feuilles de structures différentes après le ralentissement.

Ceci s'accroît la troisième année, où vous avez un véritable arrêt, même s'il est court, et où les marqueurs morphologiques sont plus marqués qu'auparavant et cela est encore plus net à partir de la quatrième année où vous avez un véritable polycyclisme qui s'installe avec des différences notables entre les feuilles de la première unité de croissance et celles de la deuxième, une limite entre les deux unités de croissance très marquée, et enfin, au final, cette plante finira par être essentiellement monocyclique par la suite. Le monocyclisme, je vous l'ai dit, c'est la façon que certaines plantes ont de pousser en n'émettant qu'une unité de croissance par an, vous avez donc chaque année une unité de croissance qui se met en place. Dans le polycyclisme, vous allez avoir un nombre fixe ou variable mais supérieur à un, d'unités de croissance qui vont se mettre en place et vous avez par exemple ici, sur cet exemple, une pousse annuelle à deux unités de croissance et la suivante, constituée de l'UC 1, UC 2 et UC 3, on parlera de pousse annuelle tricyclique. Donc, l'expression du polycyclisme dans le temps, on l'a vu, l'allongement peut s'effectuer par une succession de cycles et quasiment tous identiques les uns des autres. Dans ce cas-là, il n'y a pas de différenciation morphologique entre les unités de croissance successives et parler d'espèces polycycliques n'apporte pas grand-chose en terme structural. Dans d'autres cas, par contre, on a montré que l'allongement pouvait se faire de manière différenciée, ici chez un *Callistemon*, vous avez, chaque année, quatre unités de croissance mais vous voyez que le temps de repos entre deux unités de croissance augmente entre le début et la fin de l'année de croissance. Autre exemple, qui a été mis en évidence dans la thèse de CONTE, chez un *Ryania*, vous voyez qu'au cours d'une année, il s'agit d'une plante équatoriale de Guyane française, vous allez avoir deux vagues de croissance rapprochées puis une période, ici, assez longue de repos, et ensuite deux autres vagues de croissance. Ce polycyclisme, se traduit au niveau de l'allongement mais va aussi se traduire au niveau bien entendu de la structure. Ici, par exemple, chez un pin maritime ou bien chez un chêne vert, deux pousses annuelles bicycliques, sur lesquelles vous voyez que seule la première pousse de l'année porte des structures reproductrices, qui sont des cônes femelles chez les pins et qui sont des glands chez les chênes. Par la suite, vous avez une autre unité de croissance qui se met en place dans l'année, la plante peut ou non se ramifier, et vous voyez que les feuilles, ici, surtout dans le cas du chêne vert, peuvent être très différentes d'une unité de croissance à la suivante. Donc, vous voyez que là encore apparaît un niveau plus complexe d'organisation que l'on va appeler le niveau de la pousse annuelle. L'illustration ici avec un pin maritime, la pousse de l'année qui s'arrête ici, là, on est déjà dans le début de l'année suivante, cette photo a été prise au début du printemps, vous avez la première pousse annuelle avec ses cônes femelles qui a pu se ramifier ou non, et des aiguilles, vous voyez, qui sont assez différentes d'une unité de croissance à la suivante pour une même année. Très souvent, vous allez avoir une différenciation entre les unités de croissance d'une même année. Ici, chez un pin *Radiata*, par exemple, une pousse bicyclique végétative, qui n'a pas produit de cônes femelles, car les phénomènes s'inverseraient sur des pousses ayant produit des cônes, pousses bicycliques avec une première unité de croissance beaucoup plus longue que la suivante et des branches qui, vous le voyez, sont beaucoup plus fines sur la première unité de croissance que sur la deuxième qui va porter l'essentiel des branches les plus vigoureuses de la plante. Ce qui a des conséquences bien sûr, en terme de nœuds dans le bois pour la qualité du bois chez ces plantes. Alors, juste pour mémoire, pour vous montrer que très souvent on parle d'espèces polycycliques ou de plantes polycycliques, mais les choses sont souvent plus complexes que ça et l'expression de la croissance comme plus tard nous le verrons l'expression de la ramification, peut être modulée par l'état de développement d'une plante et par l'endroit considéré dans la plante. Ici, chez un noyer commun, par exemple, toute une gamme de pousses végétatives sur des jeunes arbres que vous allez pouvoir rencontrer, les doubles traits indiquent les arrêts hivernaux, les simples traits indiquent des arrêts de croissance intra annuels et le signe ici en S indique un simple ralentissement de croissance. Tous les types de pousses que vous pourrez trouver chez un noyer depuis celle qui n'a qu'une unité de croissance très courte à celle qui a une unité de croissance très longue qui s'arrête seulement à

l'automne et qu'on ne rencontre en gros que sur des rejets de souche et puis des pousses bicycliques ou avec un simple ralentissement ou bien tricyclique ou avec uniquement des ralentissements etc. Alors, comment on identifie ça, à posteriori, sur le terrain, là encore avec des marqueurs morphologiques très précis. Ici, un bourgeon hivernal, des bourgeons latéraux et un bourgeon terminal qui va présenter une ou deux feuilles qui vont en fait avorter et qui vont former un équivalent d'écaïlle chez ce *Juglans Regia*. Lorsque ces feuilles s'écartent au printemps, vous allez retrouver ces feuilles un peu écaïlleuses, les jeunes feuilles et ensuite les feuilles adultes normales qui se développent. Lorsque ces organes tombent, vous allez trouver en hiver ou l'année d'après ou les années suivantes les cicatrices de feuilles, par exemple ici, ces cicatrices très larges et ici des cicatrices de cataphylles qui correspondent en fait à ces organes ici. Ici, nous sommes dans un bourgeon hivernal. Lorsque la plante développe une pousse de bicyclique, on va s'apercevoir que le bourgeon qui se forme au cours de l'année a une structure très différente. Ici, par exemple, un bourgeon qui s'est développé au printemps, en fin de printemps, mais qui a été initié en début de printemps, vous voyez que les cataphylles existent aussi mais elles sont membraneuses, effilées et vertes et très différentes des cataphylles coriaces de l'hiver. Les cicatrices, évidemment, sont aussi différentes, donc on va pouvoir par leur analyse, montrer, retracer un peu cette dynamique de croissance. Ici, un autre exemple, où vous avez uniquement une très légère réduction des entre-nœuds et puis une feuille avortée, on serait dans ces cas-là à peu près, c'est-à-dire simplement avec une réduction de la vitesse d'allongement. Encore une fois, cet allongement, on ne peut le caractériser que par des suivis hebdomadaires ou bihebdomadaires pendant la période de croissance. Et ce n'est que parce qu'on a étudié cet allongement en détail que l'on sait la signification des marqueurs que je vous montre ici. Enfin, des cas particuliers sur ici un greffon, sur un porte-greffe très vigoureux où vous allez avoir une croissance qui dure du printemps jusqu'à l'automne pratiquement. C'est un type de pousse qu'on peut observer, que l'on observe presque exclusivement sur des rejets de souche ou sur des greffons portés par des porte-greffes vigoureux. Lorsque le noyer fleuri, lorsqu'il est adulte, il a la particularité de développer des fleurs et des fruits de façon terminale et il va former un petit relais qui peut être immédiat, c'est-à-dire se développer en même temps que la fleur et qui va pouvoir lui aussi se remettre à pousser de façons diverses. Dans ce cas-là, on va retrouver les mêmes marqueurs, ici une pousse monocyclique qui a développé des noix et qui ne va plus pousser. Ici, en hiver, vous retrouvez les cicatrices d'écaïlles, les jeunes feuilles, les feuilles tombées et ensuite là, la cicatrice de l'inflorescence terminale. On est donc sur une pousse polycyclique. Lorsque les arbres sont vieux, c'est essentiellement le type de pousses qu'ils vont développer.

C'est quoi

C'est quand il y a un ralentissement de croissance.

C'est quoi la signification

C'est quand il y a un ralentissement de croissance, c'est-à-dire qu'il n'y a pas un véritable arrêt mais la vitesse de croissance est très basse. Dans ces cas-là, en général, les entre-nœuds sont moins resserrés etc. et on arrive à les marquer ou, quand je l'ai montré tout à l'heure, on a juste une feuille un peu plus petite qui s'est développée. Quand on suit toutes ces pousses, vous voyez la diversité qu'il y a. On peut avoir un vrai arrêt de plusieurs semaines ou alors on a juste un ralentissement, la plante pousse très, très peu et après la vitesse réaugmente. Dans ce cas-là, par exemple, vous retrouvez la cicatrice de l'inflorescence et vous avez deux, ce qu'on appelle œil à coups, c'est-à-dire deux structures ici qui vont permettre à la plante de continuer à pousser et vous pouvez voir, rien qu'à la structure des bourgeons, là, que ces bourgeons vont passer l'hiver puisqu'ils ont la structure d'un bourgeon hivernal. Donc, ramification sympodiale, inflorescence terminale, ces relais peuvent eux-mêmes, se développer. Ici, vous retrouvez un type de pousse plus vigoureux, ce serait celui-là par exemple où vous allez avoir la cicatrice de l'inflorescence terminale, les fleurs sont tombées et

vous avez un relais qui va passer l'hiver tandis que l'autre est plus vigoureux, il a donné un bourgeon intra annuel, vous reconnaissez les mêmes écailles que pour la partie végétative et là, on entame une deuxième vague de croissance qui va former la deuxième unité de croissance de la pousse annuelle. Alors, si je vous montre ces exemples, c'est pour vous montrer que tout est toujours en mouvement chez une plante et qu'on va observer une évolution de ces structures de pousses annuelles ou des unités de croissance au cours du développement. Ici, chez l'orme du Japon, *Zelkova Serrata*, un arbre de moins d'une dizaine d'années, entre 5 et 10 ans, vous voyez qu'il y a une structure très particulière, ce qui est important, c'est la structure des pousses annuelles à ce stade, elles sont toujours bicycliques voire tricycliques, voire tétracycliques, et vous avez ici une première unité de croissance, morte d'apex, très fréquente chez cette espèce et ensuite le développement des deuxièmes unités de croissance. Ces pousses peuvent atteindre plusieurs dizaines de centimètres sur l'arbre jeune. Si on regarde ici, un arbre qui a 100 ans et que l'on regarde la structure des pousses annuelles, vous voyez que c'est très différent, l'échelle n'est pas la même, chaque année, la plante, lorsqu'elle a atteint cet âge-là n'émet plus que des pousses monocycliques, c'est-à-dire une seule unité de croissance par an avec 10 à 15 entre-nœuds et puis une taille d'une dizaine à une quinzaine de centimètres. Donc, vous voyez que tous ces paramètres évoluent fortement, on verra qu'ils n'évoluent pas au hasard plus tard. Très rapidement, parce qu'on n'a pas le temps de détailler, les rapports entre l'allongement et l'organogenèse, lorsque vous avez une croissance continue, vous avez en général une organogenèse également continue. Dans certains cas, comme chez les palétuviers en Floride, il a été montré que même si cet allongement est continu il peut présenter des fluctuations et des vitesses d'allongement plus ou moins importantes. Dans ce même cas, il a été montré que l'organogenèse du coup avait le même type de fonctionnement, mais pouvait être légèrement décalée dans le temps. Alors, le fait que l'on puisse avoir une organogenèse décalée par rapport à l'allongement a aussi donné naissance à la notion d'unité de morphogenèse que je vous signale simplement chez l'hévéa par exemple, on a vu que la croissance, du moins l'allongement, s'effectuait en 45 jours à peu près. Et bien si l'on regarde à quel moment se forment les organes, on s'aperçoit que le méristème commence son activité juste avant que ne démarre l'allongement et il va produire les organes qui vont ensuite s'allonger. Ce qui fait qu'on a une unité de morphogenèse emboîtée à l'unité d'allongement. Ce phénomène se produit, le coup d'après on allonge une partie des organes qui ont été formés au coup précédent et on forme les organes qui vont s'allonger soit pendant la même vague d'allongement, soit dans la suivante. Autre cas par exemple chez le frêne, mais chez beaucoup d'espèces tempérées c'est la même chose, lorsque l'on a la première vague d'allongement qui se met en place et bien on observe que cette vague d'allongement, allonge des pièces qui étaient dans le bourgeon donc qui étaient préformées, mais que l'organogenèse des ébauches qui vont se développer le coup d'après, et bien commence en début ou milieu d'allongement. Les organes se forment à l'état d'ébauche, sont inclus dans un bourgeon et après une phase d'arrêt, ce sont ces organes qui vont en fait s'allonger et le processus bien sûr se poursuit d'une fois sur l'autre. Dans le cas de l'allongement rythmique, il a même été montré que l'organogenèse pouvait être continue. C'est le cas du camélia, donc *Camellia sinensis* c'est le thé bien entendu où on a un allongement qui est, lui, rythmique mais on a une organogenèse qui est plus ou moins continue avec des fluctuations. Donc retenez que lorsqu'on parle de croissance rythmique, on fait un raccourci, on ne parle que de l'allongement, l'organogenèse pouvant avoir sa propre dynamique. Pour terminer et ensuite on fera une pause, des notions relatives au moment d'initiation des organes allongés. Dans un premier cas, tous les organes qui vont s'allonger sont présents dans le bourgeon, et on parle de préformation ou de pousses entièrement préformées. Dans d'autres cas, on a la même chose mais au lieu que la plante s'arrête, et bien elle développe une nouvelle partie qui va allonger des organes en même temps qu'ils sont formés. On parle à ce moment-là d'une pousse qui présente une partie préformée et une partie néoformée. Enfin dans d'autres cas, lorsque l'on dissèque les bourgeons, qu'on regarde l'apex des tiges, on

n'observe pas d'ébauche et la partie qui va s'allonger, résulte d'une organogenèse quasi simultanée. Dans ces cas-là on parle de néoformation seule et de pousses entièrement néoformées. Alors comment identifier cela ? Il suffit de regarder une population de bourgeons et de la disséquer avant l'allongement puis de regarder une population équivalente et homologue de pousses après l'allongement. On regarde les deux distributions, si elles sont identiques, on a à ce moment-là identifié que les pousses étaient entièrement préformées. Dans d'autres cas, on va avoir une pousse préformée qui se développe ici comme chez le peuplier, une phase en général d'allongement plus faible et puis des feuilles de natures différentes qui sont mises en place. Ici chez un peuplier par exemple, vous observez de façon schématique la structure des feuilles de la partie préformée et la structure des feuilles de la partie néoformée qui sont souvent plus cordiformes et plus grandes. Ces notions de préformation et néoformation sont aussi importantes parce qu'on va pouvoir avoir des fonctionnements différents entre ces deux parties, notamment chez les ormes par exemple, les inflorescences et donc la fonction reproductrice n'est assurée que par les parties préformées de la plante, tandis que les parties néoformées elles, vont servir essentiellement à explorer le milieu. Des cas très rares, je vous ai dit, la néoformation, c'est ce que l'on va trouver par exemple à partir de rejet de souche où on va avoir un bourgeon qui a très peu d'ébauches, il en aura sans doute quelques unes quand même et qui va ensuite faire de l'organogenèse en même temps qu'il va allonger les organes formés. Vous aurez compris que par exemple l'allongement des parties néoformées, correspond un peu à ce qui se passe quand on a une croissance continue où l'organogenèse se fait en même temps que l'allongement. Donc après avoir vu les principaux modes de croissance des végétaux, on va voir maintenant un autre processus qui est fondamental bien sûr et qui est le processus de ramification qui va affecter la plupart des végétaux même si certains végétaux ne sont pas ramifiés comme le cocotier par exemple dans les conditions normales. Encore que l'on pourrait considérer que les inflorescences sont un type de ramification évidemment. Alors, la ramification va s'exprimer suivant diverses modalités et tout d'abord au on va parler de ramification terminale ou latérale. Qu'est-ce qu'on entend par ramification terminale ? En fait, on entend un mode de ramification qui est assez primitif que l'on retrouve essentiellement chez des fougères et chez les angiospermes actuelles le plus souvent uniquement chez quelques palmiers, chez des flagellariacées par exemple etc. mais c'est un cas assez rare. La ramification terminale, qu'est-ce que c'est ? C'est une ramification qui va résulter de la division du méristème en deux ou plusieurs parties égales ou inégales. Alors comment va-t-on reconnaître cette ramification ? Vu que ça résulte d'une division du méristème apical, il n'y aura pas de préfeuilles et c'est donc quelque chose de tout à fait particulier. C'est ce que l'on appelle parfois lorsque la division s'effectue en deux branches de la dichotomie ou trichotomie si c'est en trois branches sachant que les termes de dichotomie sont plutôt réservés aux fougères et à des organismes inférieurs pour lesquels il n'y a pas vraiment de méristème apical mais plutôt une grosse cellule initiale apicale qui se divise. Donc tout ça c'est quelque chose que vous avez dû voir au cours de votre cursus. Quelques exemples : chez les angiospermes actuelles on va avoir quelques palmiers. Le plus emblématique étant le palmier Doum, *Hyphaene thebaica*, qui est un palmier emblématique avec ce type de ramification de la zone sahélienne africaine. Donc ramification terminale, retenez que c'est quelque chose de très rare chez les plantes actuelles, plutôt un processus qui caractérise les plantes fossiles et quelques angiospermes actuelles. Mais retenez aussi que chez les fougères où c'est le mode dominant, il ne s'agit pas d'un méristème apical, mais d'une cellule initiale apicale qui se divise, donc un phénomène un peu différent. Le mode de ramification par exemple que vous allez rencontrer les lycopodes ou les sélaginelles pour ceux qui connaissent. Beaucoup plus fréquent que le précédent et qui va caractériser la plupart des angiospermes, c'est la ramification latérale. La ramification latérale, qu'est-ce que c'est ? C'est une ramification qui va résulter du développement d'un méristème axillaire qui va donc se retrouver à l'aisselle d'une feuille axillante et donc dans ces cas-là vous retrouverez des préfeuilles, deux si c'est une dicotylédone, une si c'est une

monocotylédone dont l'axe continue de pousser et vous allez avoir le rameau latéral toujours à l'aisselle d'une feuille, ce que vous pouvez bien sûr toujours retrouver par les cicatrices plus tard et vous allez avoir dans ce cas si c'est une dicotylédone, les deux premières feuilles caractéristiques, alpha et bêta, et on va donc parler de rameau latéral ou de branches latérales dans ce cas-là. Ça n'a pas de difficultés particulières. Autres types de ramification importants, ça va être la ramification qui résulte du mode de fonctionnement des méristèmes et notamment qui résulte de la croissance définie ou indéfinie des axes. On va séparer ce que l'on appelle la ramification monopodiale ou monopodique d'une ramification sympodiale ou sympodique. Sachant que la ramification terminale que l'on vient de voir est un cas particulier de ramification sympodiale évidemment. Donc, autre type de ramification, la ramification monopodiale, elle résulte de la croissance indéfinie des axes, notamment des axes porteurs, c'est ce que vous allez avoir chez la plupart des conifères par exemple. On va citer comme exemple les pins, *Pinus spp*, un autre exemple ça serait les cyprès, le genre *Cupressus* etc. etc. Pour ceux qui connaissent les tropiques, ce serait le cas des *Cecropias* parmi les pionniers américains ou des *Mussangas* pour les pionniers vicariants d'Afrique. Donc ramification monopodiale évidemment très importante, mais un autre mode tout aussi important c'est la ramification sympodiale qui va résulter de la croissance définie des axes. Que cette croissance définie soit due à une floraison ou à une mort d'apex ou à une transformation en vrille, en épines etc. La structure qui en résulte sera qualifiée de sympode, il s'agit donc d'une structure ramifiée qui va résulter du fonctionnement de plusieurs méristèmes et en fonction du nombre de rameaux latéraux qui seront formés, on va parler de sympode monochasiale, dichasiale ou polychasiale s'il y a plusieurs axes relais. On peut dessiner aussi en gros plus de deux. C'est quelque chose qui est très important, beaucoup de végétaux se développent de façon sympodiale, même de très grands arbres. On a vu le platane tout à l'heure ou le châtaignier, ce sont des arbres qui ont un développement entièrement sympodial qui n'est pas évident. Pourquoi ? Parce que dans ces cas-là au lieu de former un sympode tridimensionnel comme je vous l'ai défini au tableau, on va avoir un sympode linéaire, ce que les morphologistes allemands comme TROLL appelaient des pseudomonopodiums, sympodes linéaires qui vont mimer une croissance indéfinie et une ramification monopodiale. Donc je vous mets ce terme entre parenthèses, les pseudomonopodes. On va faire un exemple avec le platane où vous allez avoir des axes qui se construisent par la succession et le fonctionnement successif de méristèmes. Cela peut s'étendre aux branches également et vous allez avoir vraiment des sympodes linéaires qui miment tout à fait un monopode si vous ne regardez pas de près. Comment vous le distinguez ? Vous allez rechercher dans ces zones là, des cicatrices de mort d'apex ou de zone de fleurs ou inflorescences terminales et puis vous trouverez des préfeuilles sur les modules suivants, donc c'est relativement facile à identifier. Alors, chaque portion ici, c'est ce que l'on a l'habitude d'appeler un module, même si ce terme peut avoir plusieurs définitions suivant les auteurs et on parle dans ces cas là de plantes modulaires parce qu'elles se construisent par la succession de plusieurs modules. Alors qu'est-ce qui est important dans la ramification ? La ramification va être un nouveau processus de répétition qui au lieu de répéter des entités élémentaires comme le métamère, l'unité de croissance ou la pousse annuelle va répéter, lorsqu'elle s'exprime, le niveau plus englobant de l'axe ou de la tige feuillée. Ceci a une conséquence importante c'est que, lorsque vous allez avoir le processus de ramification qui s'exprime, vous allez avoir des axes porteurs et des axes portés et nous verrons plus tard que tout cela a des conséquences évidemment sur un autre phénomène qui est la différenciation morphologique. Par définition, on a coutume d'appeler l'axe initial, l'axe d'ordre 1. Ceux qu'ils portent, sont des axes d'ordre 2 et ceux qui sont portés par les ordres 2 sont des axes d'ordre 3. Donc ceci permet de définir un peu la hiérarchie et les relations topologiques entre les divers axes d'une plante. On pourrait ici dans le cas d'une plante sympodiale, aussi parler d'ordre apparent. Pourquoi apparent ? Parce que un ordre correspond au fonctionnement d'un méristème et ici vous voyez qu'une même succession linéaire est formée par plusieurs méristèmes. Donc on pourrait parler d'ordre apparent, un ici, je le mets

entre guillemets, ordre 2 et ordre 3 ici pour décrire ces systèmes ramifiés. Donc autre type de ramification, vous avez vu que là c'était en fonction du mode de développement où du moins des modes de croissance. On va avoir aussi divers types de ramification en fonction de la répartition des rameaux sur l'axe porteur et notamment, on distinguera trois types essentiels de ramification qui seront la ramification continue, la ramification rythmique et la ramification diffuse. Alors qu'est ce que ça veut dire tout ça ? Dans la ramification continue, nous allons avoir un rameau à chaque nœud. C'est un cas assez rare, c'est ce que l'on va rencontrer sur le tronc d'un caféier par exemple ou sur le tronc d'un *Goupia glabra* ou sur des troncs de *Mitraginas* par exemple, qui sont des plantes qui vont avoir tous les nœuds ramifiés. Alors, chez le caféier, évidemment sur le tronc comme les feuilles sont opposées vous avez deux rameaux à chaque nœud mais sinon il va y avoir qu'un rameau par feuille en général. Donc ramification continue, on va citer ici le caféier par exemple et d'autres. Ce n'est pas un mode de ramification très fréquent mais que l'on rencontre essentiellement chez les plantes tropicales. La ramification rythmique est tout à l'opposé, c'est-à-dire que la ramification rythmique va caractériser les axes portés, regroupés par zones et donc en étages le long de la plante, c'est-à-dire que l'on va avoir des zones de ramification et des zones sans ramification. On a donc des étages de branches qui seront séparés par des zones non ramifiées. C'est un cas très fréquent, c'est le cas par exemple des pins, des sapins aussi, mais ce serait le cas des chênes ce serait le cas du cacaoyer pour prendre une grande diversité d'espèces etc. etc. Et enfin un autre type de ramification, c'est ce que l'on va appeler la ramification diffuse qui va plutôt se définir par opposition aux précédentes. C'est à dire que l'on parlera de ramification diffuse lorsque toutes les aisselles ne sont pas ramifiées, mais que la ramification n'est pas non plus présente sur toutes les aisselles foliaires. Alors les rameaux semblent répartis au hasard. En fait lorsque l'on étudie plus finement avec des méthodes adaptées, ce type de ramification, on s'aperçoit comme c'est le cas chez les cupressacées que nous avons particulièrement étudiés que la ramification se répartie en fonction de motifs très précis, même si ce n'est pas visible et perceptible simplement à l'œil nu. Donc ramification diffuse, on va citer les cyprès, le genre *cupressus*, qui est un exemple typique de ramification diffuse où là encore je vous le répète, il y a néanmoins une organisation très précise de cette ramification. Vous trouveriez ce genre de ramification également chez les tamaris, *tamarix gallica* par exemple que vous pouvez trouver abondamment dans certains endroits, également utilisés comme plante ornementale. Donc on illustrera tout ça tout à l'heure. On va également parler d'un autre type de ramification. On va distinguer, en fonction du moment d'allongement d'un rameau à partir de son bourgeon latéral, une ramification qui va être différée, différée dans le temps bien sûr, on parlera encore de ramification proleptique dans certains ouvrages et par rapport à cette ramification différée, on opposera une ramification immédiate que nous verrons ensuite. Dans la ramification différée, on va avoir formation du bourgeon latéral à l'aisselle d'une feuille, puis croissance ou non de l'axe porteur mais dans tous les cas une phase de dormance du bourgeon latéral qui ne se développera qu'après une phase de repos, donc une ramification différée dans le temps. Très souvent, cette ramification différée s'accompagne de marqueurs morphologiques et notamment par la présence d'écailles à la base de ce rameau. Ces écailles ou cataphylles correspondent évidemment aux cataphylles qui entouraient le méristème latéral au sein du bourgeon latéral. Donc ça c'est ce que vous trouvez chez beaucoup d'arbres des zones tempérées. C'est le mode de développement particulier des chênes mais aussi des frênes, des érables, des pins, des sapins de la plupart des conifères, sauf les cupressacées, donc un mode très, très fréquent. À l'inverse de cette ramification différée, on va parler de ramification immédiate. La ramification immédiate va résulter du développement immédiat d'un bourgeon latéral en rameau. Il n'y aura pas cette fois de phase de dormance et la plante va immédiatement développer et allonger son axe. Dans ce cas, on a très souvent des préfeuilles qui sont foliacées, ce ne sont plus des cataphylles. Si on est une dicotylédone préfeuille alpha et bêta en position opposée et très souvent le premier entre-nœud est long, et c'est ce que l'on appelle l'hypopodium. Donc, deux cas très fréquents,

la ramification immédiate, c'est ce que l'on va trouver par exemple chez un caféier, chez aussi beaucoup d'autres espèces et puis c'est ce que l'on va rencontrer fréquemment sur des pousses annuelles vigoureuses de diverses espèces comme par exemple le noyer dans certains cas, les nothofagus ou bien encore les cyprès que l'on a vu tout à l'heure. On essaiera d'illustrer ça par les diapositives. Donc pour terminer rapidement, parce que tout ça ce sont quand même des rappels que je vous mettrai, que je vous donnerai demain un document en appui du cours donc vous pourrez réviser tout ça et je préfère passer du temps à vous illustrer ces concepts sur des diapositives. Autre type de ramification, en fonction cette fois de la position privilégiée des rameaux sur l'axe porteur, c'est ce que l'on va appeler l'acrotonie, la basitonie ou la mésotonie. L'acrotonie, c'est le développement préférentiel des axes latéraux au sommet d'une pousse annuelle ou d'un axe. La basitonie, c'est ce que l'on va rencontrer sur quelques espèces, c'est le développement privilégié de rameaux à la base de l'entité porteuse. Tandis que la mésotonie, c'est ce que l'on va rencontrer lorsque les rameaux seront de façon privilégiée dans la zone médiane d'une pousse annuelle ou d'une entité porteuse. Alors très souvent, on va dire, et vous trouverez tout ça dans la plupart des livres, que l'acrotonie est le moteur du port arborescent parce qu'on va regarder la plupart des arbres et on va trouver qu'ils ont des rameaux au sommet des pousses annuelles mais ce n'est pas vrai chez toutes les espèces. Et très souvent, on oppose l'acrotonie et la basitonie en disant que la basitonie c'est le mode de croissance privilégiée des buissons. Mais dans ces cas-là, on ne se réfère pas au même niveau d'organisation et si on prend par exemple un pied de sureau, *Sambucus nigra*, qui est par ailleurs cité comme un des exemples de basitonie, on s'aperçoit que certes au niveau de la plante entière, la plante a une ramification basitone mais si on regarde au niveau des pousses annuelles, on s'aperçoit qu'il y a là une acrotonie tout à fait typique. Donc vous le voyez, acrotonie au niveau des pousses annuelles et basitonie au niveau de l'arbre. Donc attention de toujours préciser le niveau d'organisation auquel vous vous référez lorsque vous parlez d'acrotonie, de basitonie ou de mésotonie. La mésotonie est très souvent liée, pas toujours mais très souvent, liée à la ramification immédiate chez beaucoup d'espèces. Vous allez avoir des rameaux qui se développent de façon immédiate lorsque la vitesse d'allongement atteint un certain seuil et dépasse ce seuil. Retenez ces termes qui sont importants pour décrire les plantes mais qui aussi génèrent des erreurs lorsqu'on ne précise pas le niveau d'organisation auquel ils se réfèrent. Pour terminer avec la ramification, quelques termes pour mémoire, parce que vous les rencontrerez, c'est la ramification en fonction de sa répartition privilégiée dans l'espace et sur l'axe porteur. C'est ce que l'on va qualifier d'épitonie, épi ça veut dire dessus, d'hypotonie ou encore de mésotonie. Qu'est-ce que ça veut dire ? L'épitonie c'est lorsque vous allez avoir un développement privilégié sur la face supérieure des axes. Vous voyez là tout l'intérêt de différencier supérieur et inférieur des notions de proximale et distale que j'ai dit tout à l'heure. L'hypotonie sera plutôt lorsque les branches ont tendance à se développer de façon préférentielle sur la base des axes porteurs et la mésotonie, sera représentative du cas où les rameaux seront préférentiellement portés dans un plan horizontal de part et d'autre de l'axe porteur. Comment on peut aussi représenter ça ? Si vous avez l'axe porteur ici, que vous avez l'axe porté, pardon, si vous avez l'axe porteur ici, vous pouvez représenter les axes portés en disant que latéralement ils sont plus petits dans l'hypotonie est qu'ils sont plus gros sur la face supérieure. Ici ce sera la situation inverse et enfin ici ce sera une situation où ce sont les latéraux qui sont plus importants. Alors, où interviennent ces phénomènes ? L'épitonie est caractéristique de certains modes de croissance comme le modèle architectural de TROLL ou de CHAMPAGNA ou de MENGENOT que l'on verra plus tard. Il sert à édifier le tronc de plusieurs espèces comme celui d'un tilleul par exemple ou bien celui d'un orme. L'hypotonie c'est plutôt le mécanisme par lequel des axes courbes vont se propager et occuper l'espace, par exemple une branche de noyer ou d'érable va se développer essentiellement comme ça. Pardon, je vous ai dit mésotonie, c'est amphitonie. C'était pour tester si vous suiviez ! Maintenant je suis fixé. L'amphitonie, c'est le développement privilégié dans un plan, c'est typiquement une branche de sapin par exemple,

sachant que ces deux phénomènes hypotonie plus amphitonie interviennent très souvent dans l'extension des branches et peuvent se superposer chez les érables dont j'ai parlé par exemple, très souvent on a une superposition des deux. Je vais vous illustrer ces divers cas. Donc corrigez amphitonie où je me suis trompé tout à l'heure. Donc la ramification, quelle est sa place ? Tout d'abord certaines plantes comme certains palmiers, comme ici le palmier dattier, dans les conditions générales, ne se ramifie pas et vous n'allez avoir éventuellement comme ramification que des inflorescences latérales. Dans d'autres cas par contre, on va avoir des plantes ramifiées, et cette ramification va pouvoir s'effectuer suivant diverses modalités comme vous le voyez sur ce schéma. Qu'est-ce qui est important ici ? C'est de considérer que, de la même façon que la croissance correspondait au phénomène de répétition d'entités élémentaires le long d'un axe, la ramification qu'elle soit sympodiale ou monopodiale va correspondre à un autre niveau de répétition, c'est l'axe, la structure de l'axe ou de la tige feuillée qui sera répété. Rapidement puisque nous l'avons vu mais pour vous l'illustrer, un cas de ramification terminale comment ça se passe ? Ça se passe par une division du méristème en deux ou plusieurs parties égales ou inégales. Vous voyez ici le sillon qui se prolonge. Tout ça va donner naissance à deux axes sachant que ces axes n'auront pas de préfeuilles, et c'est ce qui les différenciera des cas que nous verrons après. Dans sa forme primitive entre guillemets, chez les lycopodiacées actuelles par exemple ou les fougères, c'est essentiellement une grosse cellule apicale initiale qui va se diviser. Il n'y a pas là de méristème au sens où on l'a vu chez les angiospermes avec plusieurs petites cellules. Chez les plantes actuelles on va trouver de façon très spectaculaire ce phénomène chez le palmier Doum, *Hyphaene thebaica*, qui vous le voyez ici se divise par ce mode de division et aussi chez diverses espèces de palmiers qui ont été décrites notamment par BRAMSFIELD à Madagascar. De façon non systématique, c'est ce type de ramification que vous allez trouver chez des mamillarias qui sont des cactacées où vous voyez le mode de division. Une première scission ici qu'il a donné ces deux morceaux et une autre de scission qui forme ce huit au milieu qui va entraîner la division de ces cactus. Pour ceux qui sont amateurs de cactus très souvent dans des collections de mamillarias vous avez toujours des individus qui se divisent de la sorte. Alors la ramification latérale par contre c'est celle qui va naître à partir d'un méristème latéral ou d'un bourgeon latéral. Vous voyez ici l'apex d'un pois, *Pisum sativum*, vous voyez le méristème terminal ici, vous voyez les méristèmes latéraux, ici une ébauche de feuille sur la partie plus âgée, un autre méristème latéral, une ébauche de feuille, ici aussi un méristème latéral et une ébauche de feuille et là, cette partie-là, c'est donc un méristème latéral qui lui-même va différencier des ébauches de feuilles ici et qui va donner une structure classique, c'est-à-dire un rameau latéral à l'aisselle d'une feuille comme vous le voyez chez ce néflier du Japon avec comme nous sommes chez les dicotylédones, deux préfeuilles, alpha et bêta, bêta est caché là derrière qui sont en position latérale. La ramification latérale, on va l'identifier grâce à la présence des préfeuilles c'est ce que l'on a vu tout à l'heure, donc les préfeuilles alpha et bêta latérales chez les dicotylédones qui sont positionnées de part et d'autre de l'axe par rapport à l'axe porteur et à la feuille axillante ou bien chez les monocotylédones par une seule préfeuille bicarénée et adossée que vous voyez ici sur ce diagramme. Vous l'avez ici de profil et dessous sous forme de diagramme. Alors ces préfeuilles pour pas que ça reste virtuel, elles peuvent être écailleuses ou chlorophylliennes. Ici chez une sauge, *Salvia guaranitica*, vous avez la feuille axillante, ici le rameau latéral, l'axe porteur, et vous voyez cette position latérale des deux préfeuilles alpha et bêta. Tandis que chez cette graminée vous observez l'axe principal ici et la structure très particulière des préfeuilles de monocotylédones qui sont bicarénées, c'est-à-dire qu'elles enserrant ici les axes qui sont les axes latéraux. Donc ça c'est la feuille axillante, je l'ai volontairement disséquée parce que chez les graminées en touffe très souvent vous n'y voyez pas grand-chose. Vous trouvez l'axe porté, donc l'axe latéral, sa feuille axillante qui naît ici et puis sa préfeuille alpha, adossée qui est très visible dans ce cas-là. Alors les types de ramifications en fonction du mode de croissance, notamment définie ou indéfinie, si la plante a une croissance définie, indéfinie pardon, on va avoir une ramification dite monopodiale

c'est-à-dire que les axes sont formés par un même et seul méristème qui perdure pendant la durée de vie de la plante. C'est le cas chez le sapin à gauche mais aussi chez les séquoias, sequoiadendron giganteum où le même méristème peut fonctionner pendant des centaines d'années pour donner le tronc que vous connaissez bien entendu. À côté de cette ramification monopodiale, résultant de la croissance définie des axes, on va avoir une ramification sympodiale qui va pouvoir donner à chaque mort d'apex comme ici chez ce gymnocladium un seul relais. Notez encore ici que vous repérez très facilement la cicatrice de la feuille axillante, l'apex qui est mort est nécrosé, on retrouverait ici les préfeuilles, une de chaque côté si on disséquait cette plante. Lorsqu'il y a un seul relais, on parle de sympode monochasial, lorsqu'il y en a deux comme chez cet opuntia diadema du nord de l'Argentine, on parle de sympode dichasiale. Ce que vous voyez ici c'est la cicatrice de l'inflorescence qui est tombée ou lorsqu'il y a plus de deux relais comme chez ce frangipanier, on parle de sympode polychasiale. Donc vous le voyez chez les plantes sympodiales, la plante se construit par une répétition d'entités à croissance définie. Cette entité c'est ce que l'on appelle un module d'où le nom que l'on donne parfois de plantes modulaires à ces plantes. Ce module est constitué d'une portion d'axe végétatif qui se termine par un apex transformé en structure incapable de poursuivre une croissance végétative. La plante se construit par un empilement de ces structures, ici chez yuccas brevifolia, encore appelé arbre de Josué du sud-ouest des États-Unis. Vous voyez le tronc qui est en fait le premier module qui a présenté une inflorescence terminale et ensuite vous voyez les différents modules qui se succèdent avec les cicatrices ici on les verrait, des inflorescences terminales. Cette plante donc se construit par un empilement, une succession de structures plus ou moins équivalentes que l'on va appeler des modules. Alors dans certains cas, la plante va mimer un monopode et vous allez avoir des axes plus ou moins rectilignes. Ici chez une araliacée par exemple, fatsia japonica, vous trouvez la cicatrice des inflorescences. C'est là où il y a des croix. Ce sont de très grandes inflorescences qui vont être déjetées et la plante se construit par une succession de relais comme vous le voyez là. C'est donc une succession linéaire de sympodes qui minent un monopode et on parle dans ces cas-là de sympode linéaire ou de pseudomonopode. Alors suivant les plantes, on va avoir plusieurs cas possibles, un platane par exemple va présenter des axes qui sont, où il y a une mort d'apex à chaque unité de croissance comme vous le voyez là, il s'agit donc d'un sympode parfaits et réguliers. Dans certains cas chez des plantes monocycliques vous allez avoir mort d'apex tous les ans à la fin de l'unité de croissance ou bien alors chez certaines plantes vous aurez même en cas de polycyclisme une mort d'apex à la fin de chaque unité de croissance et puis parfois comme c'est le cas chez les chênes par exemple, une mortalité plus ou moins aléatoire mais qui sera d'autant plus importante que l'on est sur la dernière unité de croissance des pousses annuelles comme vous le voyez là, pardon excusez-moi ou encore sur ce cas-là, donc une mortalité qui est plus ou moins aléatoire. Parfois les unités de croissance meurent, parfois l'apex ne meurt pas etc. Donc, tout ça donne naissance à une notion d'ordre de ramification. Chez ces deux types de plantes, on va pouvoir définir un axe principal que l'on va appeler l'ordre 1 de ramification, que ce soit une plante monopodiale ou une plante sympodiale avec des sympodes linéaires puis des axes qui sont portés par ce tronc, se sont les ordres 2 de ramification. Enfin des axes portés par ces branches, ce sont les ordres 3 de ramification. Dans un cas, on va avoir un ordre réel puisque chaque axe est formé par un seul et même méristème, dans d'autres cas il s'agira d'un ordre apparent puisque ces axes sont formés par des méristèmes différents. Autres types de ramification, en fonction de la répartition des rameaux sur l'axe porteur, tout d'abord la ramification continue. Vous avez au niveau de chaque aisselle, un axe latéral qui est porté comme ici chez Goupia glabra, vous voyez donc ce que représente cette ramification continue. On va avoir la même chose chez diverses rubiacées ici un Mitragina avec des feuilles opposées mais la plante porte deux rameaux à chaque nœud puisqu'il y a deux feuilles. À l'inverse de cette ramification continue, la ramification rythmique avec ici des cecropias par exemple où vous allez avoir des zones non ramifiées qui alternent avec des zones totalement ramifiées et des branches donc qui sont

regroupées par étages. La même chose chez beaucoup d'arbres forestiers, ici un érable par exemple, où vous observez ces étages de ramification, la ramification est donc qualifiée de rythmique. Enfin dans la ramification diffuse, il s'agit de tous les cas qui ne rentrent pas dans les deux premières catégories, notamment ici chez le jojoba, *simmondsia jojoba*, vous voyez que l'on a des phases ramifiées et des feuilles qui ne portent pas de rameaux mais cette alternance, disons, ne présente pas d'étages de branches comme dans la ramification rythmique. La même chose chez les cupressacées où là les feuilles sont petites, en général, verticillées ou opposées et où vous observez des nœuds qui portent plusieurs ramifications, d'autres qui n'en portent pas et d'autres qui n'en portent qu'une. La ramification est répartie le long de l'axe mais d'une façon qui ne présente pas d'étages de branches. Comme je vous l'ai dit, cela ne veut pas dire que dans la ramification diffuse, tout est réparti au hasard et on peut avec des méthodes mathématiques appropriées notamment, révéler la répartition précise de ces ramifications. Autres types de ramification, en fonction de la position privilégiée des rameaux sur l'axe porteur, l'acrotonie où les rameaux sont de façon privilégiée au sommet de l'entité porteuse, la mésotonie où ces rameaux sont de façon privilégiée au milieu de l'unité porteuse et la basitonie où ces rameaux sont, de façon privilégiée, situés à la base de l'entité porteuse. Vous avez, tous, vu ces termes là probablement. Dans l'acrotonie, on va avoir des rameaux qui se situent de façon préférentielle au sommet. C'est ce que vous voyez à droite chez un érable ici et puis à gauche chez un frêne. Bien sûr cela reste perceptible pendant de nombreuses années, peut-être plus encore sur les zones âgées puisque seules persistent les grosses branches les plus au sommet de l'axe. On va distinguer suivant que les plantes ont une ramification monopodiale ou sympodiale. Une acrotonie dite primaire, c'est-à-dire que l'axe porteur a une croissance indéfinie. C'est le cas chez les *pseudotsugas*, chez les *épicéas*, mais aussi chez tous les pins comme ici un pin *radiata*. Et ensuite on va distinguer une acrotonie secondaire où l'acrotonie est manifeste sur l'entité porteuse qui a par ailleurs une croissance définie le plus souvent par mort d'apex mais aussi éventuellement par transformation en fleurs ou inflorescences. C'est ce que vous allez observer chez les platanes, ici une mort d'apex qui est détaillée là. Vous voyez que les branches sont préférentiellement au sommet. C'est ce que l'on va avoir aussi chez beaucoup d'*ulmaceae* où les croix ici représentent les morts d'apex. Mais vous voyez que les rameaux sont, de façon privilégiée, répartis au sommet. La basitonie, va être manifeste chez certains buissons mais dans ce cas elles affectent la plante entière. C'est le cas chez les *zingibéracées*, ici un *phoemia* par exemple où la ramification apparaît toujours à la base. C'est également le cas chez ce cactus où vous voyez que la plante devient une plante en touffe par une basitonie privilégiée mais c'est aussi le cas de certaines plantes au niveau des pousses annuelles comme ici un *cinnamomum* où vous observez que la ramification est basitone au niveau de l'unité de croissance. À côté de ces modes, la mésotonie qui considère une ramification privilégiée au centre de l'entité porteuse, c'est le cas chez le cèdre par exemple ou encore sur des rameaux immédiats de *nothofagus* où vous avez le début de l'unité de croissance ici, la fin là-haut et où vous voyez ces rameaux qui se positionnent de façon privilégiée au centre de cette unité. Ces structures peuvent évoluer au cours du temps par exemple chez le cèdre. Les pousses vigoureuses sont mésotones tandis que les pousses de l'année suivante rétablissent une acrotonie par la ramification différée de cette même pousse. Donc vous le voyez ici la pousse de l'année chez le cèdre qui est mésotone, c'est ce qui correspond à la partie gauche du document, et sur ces rameaux là, sur cette pousse mésotone, vont se développer préférentiellement des rameaux au sommet et on passe donc à une acrotonie, l'année $n+1$. La même chose se passe avec une acrotonie secondaire, ici chez le cognassier, des rameaux mésotones, mort d'apex et l'année suivante une acrotonie caractéristique de la ramification différée. Alors comme je vous l'ai dit, il faut faire très attention puisque ces termes sont souvent employés à des niveaux différents, ici un buisson de sureau par exemple. La plante, au niveau de la plante entière est basitone tandis que les pousses annuelles elles-mêmes sont parfaitement acrotones comme chez un arbre. De la même façon, il a pu être montré que chez des arbres qui ont des pousses annuelles à

ramification acrotone dans la couronne, on peut très bien avoir lors des phases de dépérissement des rejets basaux qui eux, au niveau de la plante entière, définissent une ramification basitone. Pour terminer la répartition de la ramification par rapport à l'apesanteur sur l'axe porteur, lorsque les rameaux les plus développés se situent à la base de l'axe porteur dans sa partie basse, on parle d'hypotonie, c'est le cas par exemple de l'accroissement de branches courbes comme les branches de noyer. Lorsque les rameaux les plus développés sont en position latérale, on parle d'amphitonie, c'est le cas sur une branche de sapin. Ici bien sûr elle a été redressée. Et enfin, lorsque les rameaux les plus développés se situent sur la face supérieure de l'axe porteur, on parle d'épitonie et l'épitonie est un phénomène par lequel se construisent divers axes. Vous le voyez ici, le tronc d'un diospyros lotus par exemple qui se construit par l'empilement de ces parties épitones d'axes. L'hypotonie c'est le mécanisme par lequel des branches courbent vont s'étendre et se développer. Vous le voyez ici chez un opuntia américain mais vous le voyez également chez un noyer où vous voyez cette hypotonie très marquée, très typique du genre Juglans en général. Ici chez une variété fruitière, vous observez cette forme particulière qui donne cette forme en coupe à l'arbre adulte. L'amphitonie, c'est également un mode par lequel la branche va s'étaler mais de manière horizontale, c'est ce qui va caractériser les branches de sapin par exemple ou encore de Symphonia globulifera, que certains d'entre vous ont peut-être vu en Guyane, que vous voyez ici une branche redressée bien sûre avec une amphitonie parfaite des rameaux en position privilégiée horizontale. Très souvent, chez les branches, on va avoir la combinaison d'une hypotonie et d'une amphitonie pour assurer l'extension de ces systèmes ramifiés. Vous le voyez chez un sapin. L'amphitonie privilégiée et une hypotonie, aussi, qui n'est pas négligeable, la même chose chez un frêne où en fait les branches s'étalent à la fois de façon horizontale et à la fois par des rameaux situés sur la portion inférieure. L'épitonie, c'est le moyen par lequel vont se construire diverses espèces. Ici un strignos donc une loganiacée qui va développer des axes préférentiellement dans la zone de courbure, ici un poirier en Normandie qui construit son tronc par des empilements de structure épitones. Alors l'épitonie c'est aussi quelque chose qui est manifeste sur les vieux arbres, notamment les vieux arbres dépérissant où vous voyez l'apparition sur des zones arquées et périphériques de la couronne, ce sont des réitérations, nous le verrons ce soir, mais appelons-les pour l'instant des rejets qui vont se développer de façon préférentielle sur la partie haute des branches. Autre cas de ramification, nous l'avons vu, en fonction de l'existence d'une phase de latence ou non du méristème latéral, ici une ramification latérale immédiate, le méristème latéral se développe immédiatement. Dans ces cas-là, les préfeuilles sont en général, foliacées et vous allez avoir un premier entre-nœud long entre l'axe porteur et la première préfeuille. À l'inverse, lorsque le bourgeon subi une phase de dormance avant de se développer, les préfeuilles seront des cataphylles. Elles seront très proches de la partie proximale de l'axe latéral et on va parler dans ces cas-là de ramification différée. On l'illustre ici chez un avocatier par exemple, un exemple typique de ramification immédiate où vous observez le premier entre-nœud long hypopodium avec les deux premières préfeuilles qui sont des feuilles vertes assimilatrices. Le bourgeon latéral se développe dès après son initiation. La même chose chez acacia dealbata, c'est ce que l'on appelle les mimosas. Vous savez que ce que l'on appelle les mimosas dans le sud de la France, c'est le genre acacia alors que les mimosas sont un autre genre, vous voyez la même chose ici. La feuille axillante, l'axe porteur, le premier entre-nœud qui est long et les premières préfeuilles qui sont là et qui vont être plus petites que les autres mais qui auront la forme des feuilles adultes également. La ramification immédiate est très souvent liée à la mésotonie chez beaucoup d'espèces tempérées et notamment il a été montré chez plusieurs espèces que les rameaux immédiats apparaissent lorsque la vitesse de croissance d'un axe dépassait un certain seuil comme ici chez l'olivier de bohème par exemple. Mais on retrouverait ça chez un noyer où vous voyez ce premier entre-nœud long lorsque les rameaux sont très vigoureux bien entendu, dans ce cas-là vous retrouvez l'hypopodium à la base et vous retrouvez une zone médiane, dont une mésotonie pour cette ramification que l'on va

observer aussi chez l'aulne, *alnus glutinosa*, voici la limite d'une pousse annuelle. Vous observez la ramification immédiate qui est très abondante, très caractéristique de cette espèce et cette ramification qui est donc immédiate mais également mésotone. À l'inverse, on va parler de ramification différée lorsqu'un rameau latéral passe par une phase de bourgeon. C'est le cas ici chez ce *Cordia*. Vous voyez, dans ce cas, ici il s'agit du pétiole de la feuille axillante. Vous voyez des écailles ou feuilles écailleuses ou cataphylles qui sont à la base de ce rameau qui est resté quelque temps sous forme de bourgeon. La même chose évidemment chez beaucoup d'espèces tempérées comme ici un rhododendron à gauche ou un érable à droite où les bourgeons passent l'hiver sous forme, les rameaux pardon, passent l'hiver sous forme de bourgeons. C'est ce que l'on observe ici par exemple chez un sapin. Ça pourrait être beaucoup d'autres espèces. L'année n une unité de croissance se met en place. Pendant la période défavorable, hiver ou zone sèche, des bourgeons se forment puis au printemps suivant ces bourgeons se développent, donnent des rameaux différés et, à nouveau, passage par une phase bourgeon et ramification différée etc. Chaque année donc les plantes alternent phase de repos et phase d'allongement. On va terminer rapidement ce cours avec un autre caractère qui est ce que l'on va appeler la différenciation morphologique des axes où on va distinguer essentiellement quatre ou cinq types d'axes qui vont construire les plantes. Donc on va distinguer tout d'abord des axes orthotropes, axes orthotropes qui sont des axes en gros verticaux avec une symétrie radiale c'est-à-dire des feuilles ou des axes même portés qui seront répartis dans tous les azimuts. On verra des exemples, donc je passe vite. Des axes dits plagiotropes. En gros, ce sont des axes qui auront une direction de croissance oblique à horizontale et qui auront une symétrie bilatérale, le plus souvent de façon anatomique mais aussi par la répartition des feuilles et des rameaux qu'ils portent.. Vous le voyez ici, une symétrie plutôt bilatérale. Pourquoi ne parle-t-on pas d'axes verticaux et horizontaux ? Tout simplement parce que l'orthotropie et la plagiotropie correspondent en fait à des syndromes de caractère. Il ne s'agit pas que de la direction de croissance mais il s'agit aussi de la répartition des rameaux ou des feuilles dans l'espace, de l'asymétrie des tiges etc. A côté de ces axes orthotropes et plagiotropes, on va distinguer les axes mixtes. Alors les axes mixtes sont très particuliers. Ce sont des axes qui n'auront pas les mêmes propriétés de leur partie proximale à leur partie distale. Par exemple, ce seront des axes qui seront plutôt orthotropes et à symétrie radiale dans leur partie proximale puis qui deviendront plutôt plagiotropes dans leur partie distale où à l'inverse des axes qui seront plutôt plagiotropes dans leur partie proximale et qui deviendront plutôt orthotropes dans leur partie distale. Alors comme nous le verrons par des illustrations, des plantes, certains types de plantes comme les strignos dans leur phase jeune ne se construisent que par l'empilement d'axes mixtes du style de celui que l'on a ici, c'est à dire avec partie proximale orthotrope et partie distale à symétrie bilatérale. Alors que certaines branches, on va le voir ici se constituent essentiellement par des modules mixtes. C'est le cas de la plagiotropie par apposition et de la plagiotropie par substitution. Deux modes de plagiotropie très particuliers qui correspondent à des processus morphologiques très précis. Alors plagiotropie par apposition, c'est ce que vous allez rencontrer chez de nombreuses espèces de terminalias dont le badamier ou amandier de Cayenne, *terminalia catappa* par exemple mais beaucoup d'autres espèces pousseraient comme ça ou encore dans une famille tropicale très importante qui est la famille des sapotacées. Je vous rappelle que le *terminalia* par ailleurs est une combretacée. Donc, plusieurs sapotacées poussent suivant ce modèle également. Qu'est-ce que ça veut dire ? Dans ce cas là, la branche se construit par la juxtaposition de modules mixtes qui vont présenter une partie plagiotrope proximale et une partie orthotrope distale. Dans ce cas là, les feuilles sont le plus souvent réparties en rosette et la sexualité, c'est à dire les inflorescences sont en position latérale, donc ne venant pas gêner la croissance ultérieure de ces divers modules qui peut se poursuivre. Alors, il s'agit d'un mode très efficace pour construire des branches qui vont être très adaptées à la capture de l'énergie lumineuse et vous allez avoir par exemple, si je fais un tronc ici, une branche qui va très souvent faire des zigzags, qui pourra donner plusieurs

rameaux à partir de chaque module et qui, du coup, va pouvoir empiler, vu de dessus, des rosettes successives qui forment une masse foliaire très abondante sans toutefois que ces rosettes ne se superposent et ne se fassent de l'ombre. Donc, c'est ce qui donne naissance à ce que l'on appelle des arbres pagodes comme les terminalias à cause de cette forme très particulière, on le verra sur des diapositives. Alors, à côté de la plagiotropie par apposition, il y a la plagiotropie par substitution. Peu importe que vous reteniez ces termes que vous retrouverez dans les livres, ce qui est important de retenir, c'est que ces processus existent par contre et donc que ça peut se former comme ça. Dans la plagiotropie par substitution, on est dans une situation assez proche, sauf que là, les modules vont avoir une floraison terminale, sinon la situation est très proche également. La différence, ici, c'est la croissance définie des modules contrairement à ce qu'on avait le coup d'avant. Alors, ça, c'est en fait quelque chose que vous pouvez voir plus facilement que les cas précédents qui sont essentiellement tropicaux et notamment pour les plantes tempérées vous allez trouver ce phénomène chez les magnolias, *Magnolia grandiflora* Flora ou encore chez le Néflier du Japon, *Eriobotrya Japonica*, et puis, vous auriez quelques cas particuliers qui sont caractéristiques par exemple du cotonnier chez les malvacées ou des pipers, c'est une réduction de ce système qui va donner des modules qui ne sont formés que de deux feuilles. La première étant une cataphylle la deuxième étant une feuille assimilatrice et chaque module a deux feuilles et deux entre-nœuds se terminant par une inflorescence terminale. Donc, ça, se serait les pipers qui se développent tous selon ce mode, l'inflorescence est un épi bien sûr ou bien les cotonniers, le genre *Gossypium*, chez les malvacées, qui se développent suivant ce modèle-là. Enfin, on terminera avec la position de la sexualité que je ne ferai que vous illustrer parce que ça ne pose pas de problème particulier. Les structures reproductrices pouvant être en position latérale ou en position terminale. La différenciation morphologique des axes, on l'a vu, ce sont en gros, les types d'axes qui existent chez les végétaux. Tout d'abord, les axes orthotropes, comme ici le tronc d'un cocotier. L'orthotropie se caractérise par une direction de croissance essentiellement verticale et une symétrie essentiellement radiale. Opposée à cette orthotropie, la plagiotropie qui se caractérise par des axes obliques à horizontaux et une symétrie essentiellement bilatérale. À côté de ces types d'axes, on va distinguer les axes mixtes qui auront des propriétés différentes de leur partie proximale à leur partie distale avec, pour un même module, par exemple, un même axe, des parties plutôt orthotropes et des parties plutôt plagiotropes. Alors, l'orthotropie, les caractéristiques de beaucoup d'arbres, de plantes dressées, que ce soient des palmiers comme ici en *Washingtonia* ou bien des cactacées comme ici en *Carnegiea Gigantea*, la plagiotropie, elle, va plutôt caractériser des branches évidemment, c'est une structure idéale pour la capture de l'énergie lumineuse qu'il s'agisse d'un caféier avec des grandes feuilles par exemple, d'un azara *Microphylla*, où les feuilles sont petites mais la ramification donne une grande surface assimilatrice ou encore les *Breynia*, des *Abies* ou des *Cornus*, tous exemples de rameaux et de branches plagiotropes. Chez les plantes, on pourra avoir tous les axes qui sont de même type, c'est le cas des *Pinus* par exemple qui présentent tous des axes orthotropes ou bien des axes mélangés, un tronc orthotrope et des branches plagiotropes par exemple comme chez cet *Araucaria* ou bien encore chez des sapins ou des *Épicéas*, où on rencontre pour une même plante deux type d'axes voire plusieurs types d'axes. Les axes mixtes sont très particuliers puisque ce sont des axes qui vont présenter une partie proximale avec des propriétés différentes de la partie distale. Un des exemples les plus frappants, c'est le genre *Strychnos*, lorsqu'il est arbustif où vous voyez qu'il y a une phase orthotrope avec des feuilles très petites puis cet axe de *strychnos*, du moins quand la plante est jeune, se courbe, devient horizontal et ramène ses feuilles et ses rameaux dans un même plan, il devient donc plagiotrope. De la même façon, chez des anonacées par exemple vous avez très souvent l'apex qui reste lui penché comme ceci et en fait l'axe se redresse au fur et à mesure de la croissance. C'est un phénomène très particulier qui caractérise aussi beaucoup de légumineuses où l'axe va toujours avoir sa partie distale qui est horizontale et plagiotrope et puis, petit à petit, le tronc provient de l'axe de cet

axe qui devient orthotrope tandis que la partie distale reste toujours plagiotrope. On en verra d'autres exemples par la suite. Deux exemples particuliers de plagiotropie, la plagiotropie par apposition où vont être juxtaposés des modules dans la partie proximale et plagiotrope et la partie distale et orthotrope dans la plagiotropie par apposition caractéristique des arbres pagodes ou de ce qui est parfois appelé dans la littérature le *Terminalia Branching*, on va avoir des rosettes, ici, deux feuilles qui vont porter la sexualité et qui seront disposées, juxtaposées les unes aux autres. Chez les magnolias et d'autres espèces, on a à peu près le même type de structure mais la floraison est terminale ce qui fait que les modules ont une croissance définie. Comment tout ça pousse ? Si on regarde plus précisément un étage de *Terminalia catappa*, on va s'apercevoir que tous ces modules, ici il s'agit d'une autre espèce, présentent une partie horizontale qui porte des écailles ou cataphylles et les entre-nœuds longs. Cette partie va assurer l'édification de la branche tandis que la partie distale que vous voyez très nettement ici est constituée de plusieurs feuilles disposées en rosettes. C'est également cette partie distale, comme chez ce *Manilcara*, qui portent l'essentiel de la sexualité latérale. Vous voyez donc qu'on a une grande spécialisation avec des parties proximales ici qui forment la charpente de la branche et des parties distales qui sont inféodées à la fonction assimilatrice et reproductrice. La plagiotropie par apposition est caractéristique de la plupart des espèces du genre *terminalias* mais aussi de beaucoup d'espèces de sapotacées. C'est une ramification immédiate, vous voyez ici un module en formation avec les axes relais qui apparaissent. Ces axes relais poussent très vite en général et ils sont constitués par des cataphylles et des entre-nœuds longs. Cette partie-là va se redresser, vous le voyez ici, elle porte les feuilles et la sexualité et ensuite l'ensemble donne cette structure très particulière sympodiale. La croissance en épaisseur affecte davantage les parties plagiotropes qui vont assurer l'édification de l'architecture de cette branche. Dans la plagiotropie par substitution, on a à peu près le même phénomène, vous le voyez ici chez un *magnolia Grandi Flora*, l'axe se redresse, il est courbe. Dans la zone de courbure, de nouveaux relais apparaissent. Dans leur partie proximale horizontale, il y a très peu de feuilles ou des feuilles petites et des entre-nœuds longs tandis que l'essentiel des feuilles est regroupé dans la partie distale. C'est aussi dans cette partie distale que se développent les fleurs ou les inflorescences terminales dont vous voyez les cicatrices dans toutes ces parties là. D'autres exemples, chez les *Byrsonimas* américains ou bien chez les *fagraeas* qui sont des arbres asiatiques où vous voyez cette structure tout à fait typique. La plagiotropie par substitution en fait va être caractéristique de beaucoup d'espèces par exemple les *tabebuias* ou ici les *Cornus* et on observe dans ce cas-là que certaines espèces sont beaucoup plus spécialisées. Chez le *Noni* par exemple *Morinda Citrifolia*, qui est très utilisé aujourd'hui en médecine, chaque module est constitué de deux entre-nœuds, vous les voyez ici, un premier entre-nœud qui porte des feuilles réduites, opposées, on est chez les *rubiaceés*, un deuxième entre-nœud qui porte une grande feuille et une petite et une inflorescence terminale. Le module correspond donc à cette partie-là, très spécialisée. On est encore plus spécialisé lorsqu'on regarde les *Pipers* qui se construisent, tous, la même façon. Une branche de *Piper*, vous voyez ces espèces d'articulations, vous avez un premier entre-nœud court, une cataphylle, un entre-nœud long, une feuille, et une inflorescence terminale. Toutes ces parties là, sont donc des modules qui sont relativement identiques entre eux et qui permettent de reconnaître facilement les espèces de cette famille. Pour terminer avec les types d'axes, on verra cet après-midi qu'il y a souvent une très forte différenciation au sein de l'architecture des plantes et ici, chez un *Ginkgo* ou bien là-haut chez un boulot vous observez que tous les axes ne sont pas équivalents, c'est pour ça qu'il y a une architecture et vous avez des axes dominants et des axes courts que l'on appelle des rameaux courts. Les axes dominants étant souvent là pour former la charpente de l'arbre, pour explorer le milieu alors que les axes courts, très souvent, vont faire l'essentiel de la photosynthèse et la fonction reproductrice, ce seront plutôt des axes d'exploitation. Alors, vous avez des rameaux courts qui sont très particuliers chez les *cactacées* par exemple, les épines sont d'origine foliaire et résultent d'un rameau court condensé qui donne ces structures très particulières à

cette famille. Ces rameaux courts sont souvent très liés à la sexualité. Ici, un rameau court de cèdre par exemple qui porte un cône mâle. Chaque rameau pousse de 2 mm par an et forme une petite rosette de feuilles. Un rameau comme ça par exemple, une dizaine d'années, pour vous donner une idée, alors qu'évidemment pendant ce temps-là, l'arbre a pu faire sur son tronc trois ou quatre mètres de hauteur. Pour les plantes tropicales, ces rameaux courts sont très souvent des structures qui vont permettre l'apparition de la Coliflori, c'est-à-dire l'apparition d'inflorescence voire d'infrutescences ensuite directement sur le tronc ou sur les parties âgées de l'arbre des floraisons successives. C'est le cas chez les artocarpus, ici, artocarpus integrifolia, qui est l'arbre, le Jacquier, bien entendu, et ici, des coussinets qui sont en fait des rameaux courts très spécialisés chez le cacao, le cacaoyer theobroma cacao, une sterculiacée. Pour terminer, et après je vous libère vraiment, c'est la position de la sexualité qui en fait, ne laisse pas beaucoup de possibilités. Cette sexualité est latérale et n'affecte pas la croissance indéfinie des axes ou bien elle est terminale et dans ce cas, on passe à un système sympodial avec une croissance définie. Quelques illustrations de sexualité latérale chez cet Alchornea, une euphorbiacée, vous voyez que la floraison a lieu mais elle n'empêche pas le développement ultérieur du méristème principal qui par ailleurs, a subi une croissance rythmique. La même chose chez ce Dictyosperma, une palmacée, avec des inflorescences latérales ou encore chez un frêne où les inflorescences sont mâles ou femelles ou hermaphrodites mais toujours en position latérale et elles ne gênent donc pas le développement ultérieur du bourgeon terminal que vous voyez là haut, des axes. La sexualité latérale va forcément entraîner une croissance définie ou l'arrêt du développement de l'axe en question. C'est le cas chez cette Calcéolaire, Calceolaria uniflora, du sud de la Patagonie où cet axe ne croîtra plus. C'est le cas également chez cette Aloe où vous avez une inflorescence terminale qui va bloquer le développement ultérieur de cet axe. Dans certains cas, cette floraison terminale entraîne la mort de la plante et on va parler de plantes monocarpiques. Ce sont souvent des cas très particuliers et très spectaculaires comme ici chez ce qu'on appelle des plantes sabres, ce sont des Argyroxiphiums, ce sont des astéracées, donc des composés, originaires et endémiques des volcans d'Hawaï, ce sont des plantes qui vont avoir une rosette que vous voyez ici très particulière qui pousse en altitude. La rosette se développe 20 ou 30 ans végétativement puis la plante fleurie, elle développe ses capitules et ensuite elle va mourir et se dessécher. Ce que vous voyez ici, chez un palmier monocarpique, la plante ayant fleuri, elle se dessèche et meurt. Vous noterez au passage le contraste entre le degré intense de ramification des inflorescences par rapport au degré non ramifié de l'appareil végétatif. Dans certains cas, ce n'est pas aussi catastrophique, vous allez avoir une floraison terminale qui sera suivie d'une ramification sympodiale comme ici chez un érable. Cet axe va fleurir terminalement mais un relais va se développer pour assurer la poursuite du développement comme vous le voyez ici avec des inflorescences en train de se déployer, des restes d'inflorescences et une ramification sympodiale qui est un mode particulier de développement. Enfin, pour terminer, la floraison peut être latérale et terminale sur une même plante, c'est le cas du noyer par exemple où vous avez les inflorescences femelles qui sont terminales sur les axes de l'année, vous le voyez ici, et les inflorescences mâles ou chatons qui apparaissent de façon latérale sur les axes de l'année précédente. Vous le voyez ici, juste avant le débourrement du printemps, les chatons latéraux qui sont en bourgeons qui vont se développer et ici la cicatrice de l'inflorescence femelle qui s'est développée l'année suivante. Voilà. Donc, on n'en a fini avec cette partie sur les rappels de morphologie végétale. Normalement, c'était des rappels.

Ce qu'on va voir cet après-midi plutôt, c'est vraiment tout ce qui concerne l'architecture des plantes. Je vous rappelle qu'il s'agit d'une discipline assez récente puisqu'elle résulte des travaux de synthèse de HALLE et OLDEMAN, le premier livre qui est sorti sur le sujet était HALLE et OLDEMAN 1970. Donc, qu'est-ce que c'est l'architecture ? Et bien, l'architecture d'une plante est en fait un arrangement particulier de l'ensemble des structures d'une plante à un moment donné. C'est aussi, à un moment donné, l'expression d'un équilibre entre des processus endogènes de développement, c'est-à-dire dicter génétiquement, et les contraintes extérieures exercées par le milieu. Les contraintes pouvant changer au cours de la vie d'une plante, notamment d'un arbre puisqu'il peut vivre des centaines d'années parfois, évidemment la difficulté sera d'extraire de tous les individus observés quelles sont les règles générales du développement des individus d'une même espèce mais aussi plus globalement est-ce qu'il y a des lois génériques qui sont propres à la structure végétale. Alors, l'architecture des plantes c'est aussi une vision globale et dynamique du développement végétal, c'est-à-dire qu'on va analyser l'ensemble des parties d'une plante et voir comment ses parties se modifient ou s'arrangent au cours du développement avec bien sûr une attention particulière à des événements particuliers qui vont être l'apparition de la ramification, l'apparition de la floraison, etc., qui vont ponctuer un peu le développement végétal. L'architecture des plantes est basée sur quelques concepts et notamment le concept de modèle architectural que l'on va analyser assez rapidement. Les modèles architecturaux ont été définis par HALLE et OLDEMAN, en 1970, le professeur HALLE ayant été, est maintenant à la retraite, ayant été successivement à l'ORSTOM, maintenant IRD, puis à l'université Montpellier 2, alors que le professeur OLDEMAN, était professeur à l'université de foresterie de Warendingen. Donc, le modèle architectural qu'est-ce que c'est ? Et bien, c'est une stratégie de croissance inhérente à la plante. Le grand mérite de cette notion de modèle architectural a été de montrer que parmi toutes les stratégies de développement que l'on observait chez les plantes, on pouvait identifier une vingtaine de modèles architecturaux auxquels on pouvait rattacher à peu près toutes les plantes qu'on observait. Chaque modèle architectural correspond à une combinaison des critères qu'on a vu ce matin et notamment les modes de croissance, les modes de ramification, la différenciation morphologique des axes et la position de la sexualité. Donc on ne va pas analyser les 20 modèles architecturaux évidemment mais on va en regarder quatre ou cinq qui sont assez différents et notamment on peut classer sans préjuger de leurs affinités réelles, les modèles architecturaux en quelques groupes et notamment des modèles de plantes non ramifiées. Groupe dans lequel on va trouver deux modèles, et nous n'en analyserons qu'un. C'est un modèle qui correspond à des plantes monocarpiques qui ne sont pas ramifiées, qui vont pousser pendant plusieurs années. Ici, si on prend par exemple le Tallipot, *Corypha umbraculifera*, qui est un palmier très répandu notamment en Asie. Ce palmier va pousser pendant plusieurs années, 20, 30 ans, va former des feuilles, et à partir d'un certain moment, va développer une grande inflorescence terminale qui elle, curieusement, sera très ramifiée en comparaison de la structure monocole, ça veut dire une seule tige, de l'appareil végétatif. Alors, par rapport à cette phase végétative, la floraison dans ce cas va produire un grand nombre de graines et la plante va mourir en essayant de se reproduire au mieux avec toutes les graines qui seront disséminées. Donc, ça, c'est un modèle très particulier, en fait, c'est le modèle de OLTUM. Alors, ces modèles architecturaux auraient pu porter des numéros, numéro un, numéro deux etc., leurs auteurs HALLE et OLDEMAN, ont préféré donner à chaque modèle le nom d'un botaniste qui s'était particulièrement illustré dans la description du mode de croissance de plantes qui peuvent se classer dans ces modèles. OLTUM, par exemple est un botaniste anglais qui a énormément travaillé en Asie du sud-est en zones tropicales et dont je vous invite à lire les oeuvres qui sont toutes très instructives. Alors, ce modèle de OLTUM, on va le trouver chez des plantes monocarpiques, comme le *Corypha umbraculifera*, c'est le Tallipot. Le Tallipot, je vous rappelle que c'est un palmier très représenté en Inde. C'est notamment sur des folioles de feuilles de Tallipot que son écrit tous les textes sacrés anciens bouddhiques et hindouistes. On pourrait citer dans les broméliacées

aussi, une plante étonnante, *Puya raimondi*, qui est une broméliacées terrestres des Andes qui se développe suivant ce modèle. Donc, à côté de ces plantes ramifiées on va trouver...

Toutes les plantes non ramifiées, elles ne sont pas monocarpiques ?

Non, parce que vous avez par exemple le cocotier qui n'est pas ramifié et qui a des inflorescences latérales et ce serait d'ailleurs un autre modèle, ce qu'on appelle un modèle de Corner. Donc elles ne sont pas toutes monocarpiques. Et, à l'inverse, il y a quelques cas, quelques exemples de plantes très ramifiées qui sont monocarpiques. Par exemple, en Amérique du sud, on connaît une espèce qui est *Tachigalia*, *Tachigali diversicolor*, qui va pousser, qui va faire un arbre très ramifié et qui meurt au bout d'un certain nombre de dizaines d'années et qui ne fleurit qu'une fois et qui ensuite meurt. Donc, à côté de ces modèles là, on va avoir des modèles de plantes ramifiées notamment dans ce groupe là, on va trouver des plantes entièrement sympodiales. Et dans le cas que l'on va décrire, des plantes constituées par un seul type de module, ce sera le modèle de Léo INDBERG. Léo INDBERG qui est un botaniste célèbre hollandais, spécialiste des apocynacées, une famille essentiellement tropicale dans laquelle on va trouver beaucoup de plantes conformes à ce modèle. Alors, le modèle de Léo INDBERG, il va s'agir d'une plante qui au départ va donner un tronc orthotrope, celui-ci, à partir d'un certain stade de développement, va donner naissance à une inflorescence terminale, inflorescence où fleur terminale, et la croissance va être assurée par le développement de bourgeons axillaires. Donc, je représenterai les inflorescences en rouge par la suite. Et, ensuite, la plante va donner naissance à un système tridimensionnel constitué de modules successifs. Donc, vous le voyez, une plante entièrement modulaire. Ce qui caractérise le modèle de Léo INDBERG, c'est que tous ces modules sont équivalents, il n'y en a pas des plus longs et des plus petits comme on pourrait l'avoir dans d'autres types de modèles plus complexes et correspondant à des structures plus différenciées. Donc, je ne vous veux pas toutes les feuilles. Alors, c'est un modèle qui est très répandu chez beaucoup d'arbustes. C'est un modèle que l'on va rencontrer très fréquemment chez les solanacées par exemple. Les solanacées, je vous rappelle que c'est la famille des tomates, des aubergines etc. On va aussi le rencontrer très fréquemment chez les apocynacées et notamment pour la famille des apocynacées, c'est le modèle du frangipanier, c'est-à-dire le genre *plumeria*, on peut dire les frangipaniers puisqu'il y a plusieurs espèces hybrides. Ce serait aussi le modèle du laurier rose qui appartient à la même famille des apocynacées, le laurier rose, c'est *nerium oleander* que vous pouvez voir, d'origine méditerranéenne. Dans d'autres familles, c'est aussi le modèle du manioc, *manihot esculenta*, et, dans la même famille des Euphorbiacées, du ricin, *ricinus communis*, par exemple. Donc, tout ça c'est la famille des Euphorbiacées, évidemment. Alors, comme on le verra sur des diapositives, c'est un modèle qui est très représenté par beaucoup d'arbustes, mais si le premier module est très long, on peut avoir un arbre, pour ceux qui sont allés en Guyane par exemple, vous aurez vu *Schefflera*, qui s'appelait *Didimopanax* avant, qui forme un très grand tronc avec la couronne par-dessus tout simplement parce que le premier module est très long. Un autre type de modèle maintenant avec des plantes entièrement monopodiales. Si j'efface trop vite, vous me le dites mais le tableau est petit et donc je ne peux pas vous laisser les choses très longtemps. Donc, des plantes entièrement monopodiales, ce serait par exemple le modèle de RAUH, qui un botaniste allemand, très grand morphologique également. Donc, le modèle de RAUH, de quoi s'agit-il ? Il s'agit d'un modèle de plantes dont les axes sont tous orthotropes, à croissance et ramification rythmique. C'est le modèle de nombreuses espèces forestières ou pionnières. On y retrouvera par exemple les peupliers, les pins et diverses autres espèces monopodiales. Donc, la floraison, bien sûr dans ce cas-là est latérale puisque nous savons des monopodes. Elle peut ou non, par ailleurs, affecter tous les axes de la structure. Donc, le modèle de RAUH, on peut citer toutes les espèces du genre *Pinus*, on peut citer également le peuplier, les peupliers c'est le genre *Populus*, on peut citer, dans les oléacées, les frênes, c'est le genre *Fraxinus*, sauf *Fraxinus Ornus* qui a une floraison terminale, donc, on va mettre *excelsior* par

exemple qui est le frêne commun et on pourrait citer dans les plantes tropicales, et parmi les pionniers, le genre *Cecropia* ou le genre *Mussaenda*. Tous deux de la famille des moracées. Je vais illustrer ses trois premiers modèles par quelques exemples. Tout d'abord, le modèle de OLTUM, donc les plantes du modèle de OLTUM, ce sont des plantes monocoles, monocarpiques qui vont présenter un tronc unique orthotrope et une floraison terminale fleurs ou inflorescence. Un exemple emblématique, par exemple *Puya raimondi*, qui est une broméliacée d'altitude d'une vallée endémique, d'une vallée du Pérou dans les Andes qui va pouvoir faire une boule de feuilles qui va pousser de nombreuses années puis se développe une très grande inflorescence qui va produire des milliers de graines avant que ne meurt la plante. On va retrouver cela chez d'autres broméliacées. Ici, le genre *Tillandsia* au Venezuela, avec une espèce dont vous voyez trois stades, une germination, une plante jeune, une plante plus âgée mais toujours végétative. Cette plante développe une grande inflorescence et ensuite se met à mourir. Donc, ce sont des plantes épiphytes bien sûr, elles sont juste posées là sur une branche d'arbre et vous voyez quatre stades de la vie d'une plante du modèle de OLTUM. Autre cas particulier dont je vous ai parlé tout à l'heure, les argyroxiphiums ou plante sabre des sommets d'Hawaï qui sont de la même famille que le pissenlit puisque ce sont des composées et qui font fructifier et ensuite la plante meurt, se dessèche en ayant produit des milliers de graines. La même chose avec le Tallipot, *Corypha umbraculifera*, qui est un palmier monocarpique, très spectaculaire et qui va fleurir en développant une inflorescence gigantesque. Voilà ce que ça donne quelque temps après ici chez un metroxilon, qui est une plante qui fait exactement la même chose chez les aricacées, vous voyez la structure de cette plante avec une inflorescence terminale et la plante qui meurt, ici, chez une autre espèce qu'on a vue tout à l'heure. Un cas un peu particulier chez un palmier, qui est facile à reconnaître plus que c'est le genre *Caryota*. Le genre *Caryota* chez les palmiers est le seul genre à feuilles bipennées dans la famille et puis un genre qui a une façon de fleurir tout à fait particulière, la plante pousse de façon végétative pendant des années et à partir d'un certain moment une inflorescence terminale se développe. À partir de là, toutes les aisselles vont fleurir en série descendante ce qui fait que les inflorescences les plus âgées seront toujours les plus hautes alors que les plus jeunes seront toujours celles qui sont le plus bas. C'est un phénomène un peu unique chez les végétaux, ça veut dire que des bourgeons sont activés en série descendante. Vous le voyez ici chez un individu plus âgé, on est à peu près au milieu du tronc, voire à la base, vous voyez des infrutescences, et ici des inflorescences, et des inflorescences en bouton par la suite, les autres aisselles vont fleurir jusqu'au bas du tronc. Ce processus peut durer une bonne dizaine d'années parfois. Donc, c'est très particulier. Autre particularité chez les cactacées, cette fois avec le cephalium des *Melocactus*. La plante forme une boule ici comme beaucoup de cactus et puis, à partir d'un certain stade, va développer cette sorte de nez d'ivrogne, ici, au-dessus, avec des structures tout à fait différentes et cette structure particulière, ne va faire plus que produire des fleurs pendant toute la vie de la plante qui peut durer encore beaucoup d'années. Vous vous retrouvez parfois avec simplement la partie verte qui forme une sorte de se faire et un cephalium qui mesure plusieurs dizaines de centimètres en hauteur. Là encore, un phénomène relativement unique dans le règne végétal. Autre modèle particulier, très stéréotypé, c'est le modèle de Léo INDEBERG, qui correspond à des plantes entièrement sympodiales et constitué par un seul type de modules comme vous le voyez ici. Le modèle de Léo INDBERG, évidemment va être tridimensionnel et vous allez avoir plus d'une ramification à chaque inflorescence terminale. C'est un modèle très fréquent chez beaucoup de petits arbres et des arbustes le plus facile à voir puisque c'est une plante ornementale pan tropical, c'est le genre *Plumeria*, ce sont donc les frangipaniers qui présentent ce modèle de façon tout à fait typique. Autre plante emblématique, *Tournefortia Argentea* qui est mis à la famille des borraginacées ou des érétiacées suivant les auteurs et les classifications, qui poussent souvent en bord de mer et vous voyez cette structure ici liée à la ramification sympodiale, ce sont deux plantes appartenant à ce modèle qui se construit donc par la succession de modules, tous, équivalents. Vous voyez ici un module de *Plumeria* en

détail avec son inflorescence et les relais ici, la même chose avec le *Tournefortia* ici l'inflorescence et les deux relais que vous voyez sur les côtés. Donc, nous avons vu tout à l'heure *Yucca brevifolia*, également, qui se présente après la germination sous la forme d'un tronc unique et une inflorescence terminale à la base de laquelle des relais, des rejets ici vont se développer pour former la structure définitive de la plante qui forme un petit arbuste des zones désertiques qui est entièrement constitué de modules à peu près, tous, équivalents. Sur ce détail, vous pouvez visualiser les cicatrices des inflorescences passées. Là, vous en avez une qui est encore en place et vous voyez qu'il peut y avoir entre un et trois relais à chaque fois vous n'avez pas systématiquement trois relais après chaque inflorescence. La même chose chez une araliacée, de la zone Soudano-saélienne, en Afrique, *Cussonia barteri*, qui est typiquement du modèle de Léo INDBERG. Enfin, autres arbustes typiques, le manioc, manihot esculenta, donc, je vous rappelle l'importance surtout en Amazonie comme aliment de base, vous avez ici le premier module, dans ce cas issu d'une bouture, floraison terminale ou avortement de l'apex et ensuite les trois relais sous la zone d'inflorescence. Chez les Euphorbiacées, également *Euphorbia dendroides* qui est une des Euphorbiacées méditerranéennes arborescentes que l'on trouve à partir de Menton et jusqu'au nord de l'Italie. Vous voyez la même plante vue par-dessus et cela vous montre bien la structure tridimensionnelle de la plante. Autre type de modèle de Léo INDBERG très particulier, dans la famille des broméliacées, ce sont les abromeitiellas, qui sont des plantes en coussins des Andes qui vont être très adaptées à résister à la neige, au froid et au vent, et qui, du coup, quand on les dissèque, correspondent à un petit modèle de Léo INDBERG, très condensé qui forme un coussin compact et impénétrable. À l'inverse, si le premier module des plantes de ce modèle est très développé, on a un espace de tronc, comme ici chez *Dracæna Draco*, le dragonnier des Canaries, qui est une espèce en voie de disparition, dont vous voyez le modèle de façon très schématique ou bien un *Aloe* d'Afrique du sud qui arrive à former un tronc par le développement du premier module. Autre type de modèle qui présente des axes tout semblables, c'est le modèle de RAUH, avec des axes tous orthotropes, une ramification et une croissance rythmique et une floraison latérale. À partir de ces critères, vous avez le modèle de tous les *Pinus*, ici, au milieu, *Pinus aristata*, *Pinus ponderosa*, et *Pinus caribaea* à droite. Toutes ces plantes, se développent suivant le même modèle de RAUH, qui est un modèle très fréquent chez les arbres que l'on va retrouver chez les *Cecropias*, également, qui sont donc des pionniers des forêts tropicales américaines mais que l'on va retrouver également chez le frêne commun à gauche ou chez le peuplier à droite, *Populus nigra*. C'est un modèle que l'on va retrouver également chez diverses plantes particulières notamment les cactacées, avec ici un *Opuntia* et *Carnegiea gigantea*, qui, je vous le rappelle est le plus grand cactus du monde, c'est celui que vous voyez dans tous les westerns ou les Tex Avery, par exemple. Et puis, un équivalent africain, une forme cactiforme, *Euphorbia cooperi*, qui va avoir des axes tous orthotropes comme on l'a indiqué. Donc, on va terminer cette série sur les modèles en voyant deux autres groupes. Un autre groupe de plantes combinant sympodes et monopodes. Alors, dans ces cas-là, c'est soit le tronc qui est sympodial, soit les branches. On va essentiellement voir là un modèle qui est très typique qui est le modèle d'AUBREVILLE. AUBREVILLE, qui est un botaniste français spécialiste des sapotacées d'Afrique et c'est en effet un modèle qu'on va rencontrer beaucoup chez les sapotacées, mais aussi plusieurs terminalias. Les Terminalias étant par ailleurs des combretacées, je vous le rappelle. Alors, le modèle d'AUBREVILLE, c'est le modèle des arbres pagodes qui vont avoir un tronc monopodial, orthotrope à croissance et ramification rythmique et qui vont avoir des branches plagiotropes par imposition elles sont constituées par des modules successifs, des axes mixtes. Chaque module étant constitué par une partie proximale plagiotrope et une partie distale orthotrope qui porte des rosettes de feuilles et une sexualité latérale. Alors, curieusement, c'est un modèle qu'on ne connaît que par des représentants tropicaux, je ne connais pas de représentant tempéré du modèle d'AUBREVILLE, si jamais vous en rencontrez ça m'intéresse d'avoir l'information parce que, à ce jour, ça n'a pas été mis en évidence. Alors que, un modèle proche

avec des branches plagiotropes par substitution, comme on l'a vu ce matin peut se retrouver, puisqu'on a vu, par exemple le magnolia ou le néflier du Japon. Je ne vais pas vous faire toutes les feuilles sinon on va y passer tout l'après-midi. Donc, la sexualité est latérale. Donc, évidemment, pour aller plus vite, puisque nous n'avons pas une durée illimitée, je vous dessine pour chaque modèle un seul schéma mais le modèle c'est plus qu'un instantané dans la vie de l'arbre, c'est aussi toute la série des architectures prises par une plante au cours de son développement. Donc, pour terminer, on va analyser un autre modèle qui représente une famille particulière de modèles architecturaux et c'est notamment le modèle architectural de TROLL. TROLL qui était un des plus grands botanistes allemands qui a écrit de nombreux ouvrages de morphologie et qui a notamment très bien décrit le développement et de l'orme champêtre qui pousse suivant le modèle de TROLL. Alors le modèle de TROLL c'est quoi ? C'est un modèle de plantes qui se construisent à partir d'axes mixtes ou bien plutôt d'axes plagiotropes. Alors, c'est un modèle qui est très curieux puisque lorsqu'on voit des germinations, on va voir un petit axe horizontal qui sort du sol et qui va avoir une symétrie plus ou moins radiale à sa base mais qui sera parfaitement plagiotrope dans sa partie distale. Donc, comment tout ça peut donner un arbre ? En fait, il va y avoir deux façons. Une première façon pour la plante de donner un arbre va être d'empiler des axes plagiotropes et on va constituer un tronc par l'empilement des parties redressées de ces axes plagiotropes. Donc, ça va donner ça à peu près, et vous allez avoir les branches ou du moins ce qui sert de branches à ces plantes, qui correspondront à la partie la plus distale des modules successifs qui sont édifiés au cours du temps. Bien entendu, par la suite, les branches les plus basses vont tomber, vont s'élaguer et on va avoir en fait une plante qui va donner un tronc parfaitement rectiligne alors qu'il est construit par un empilement d'axes plagiotropes comme c'est le cas ici. Donc, c'est un modèle qui est très fréquent et qu'on va retrouver chez de nombreuses espèces notamment les hêtres, le genre fagus, les cousins austraux des hêtres que l'on appelle les Nothofagus, beaucoup d'espèces de la famille des ulmacées, notamment les ormes, le genre Ulmus, et l'équivalent asiatique se sont les Elcovas, mais aussi par exemple les Celtis, dont Celtis Australis, qui poussent en Méditerranée mais vous avez sous les tropiques beaucoup d'espèces de Celtis qui vont se développer de cette façon. C'est aussi le modèle des légumineuses et c'est un modèle que l'on va reconnaître de très loin, très souvent, en forêt ou en savane parce que vous allez avoir ces formes en entonnoir ou en parasol typique que vous voyez par exemple si vous revoyez les vieux films de Clark GABLE sur les neiges du Kilimandjaro quand vous avez des vues plongeantes sur la savane, tous les arbustes que vous voyez qui sont en majorité des acacias, se développent souvent ce modèle. Je pense que Clark GABLE ne le savait pas mais vous les reconnaissez très facilement. Ici, on pourrait être en forêt avec un Parkia par exemple ou bien ici, de très nombreux acacias, des zones plus sèches le plus souvent.

Est-ce que le fait d'avoir une croissance à partir de bourgeons axillaires ça influence les caractéristiques mécaniques de l'arbre derrière ?

A priori, pas parce que justement... Sauf si l'arbre pousse dans de mauvaises conditions et qu'il n'arrive pas à se redresser. Mais, sinon, en fait ça se passe très tôt et c'est surtout au niveau du centre de l'arbre que l'on va voir les divers raccords notamment de la moelle entre les deux. Et, à priori, on a des bois de très bonne qualité qui pousse suivant le modèle de TROLL, et ça ne l'affecte pas sauf s'ils poussent très mal évidemment et à ce moment-là il peut y avoir un tronc qui se forme mal. Mais, je dirais que ce n'est pas forcément propre à ce modèle-là. Après, je tempérerais ça en disant que c'est un point qui n'a pas été spécifiquement étudié et que donc, je ne pense pas qu'on puisse en dire beaucoup plus. Sachant que la qualité du bois va plus être liée des fois des espèces qu'au mode de croissance particulier. Dans tous les cas, ça fait des troncs qui sont parfaitement à peu près rectilignes. Alors, autre possibilité puisque ça s'en est une, mais dans certains cas on va partir exactement du même point de

départ, c'est-à-dire un axe plus ou moins horizontal au début et là, qu'est-ce qui va se passer, au lieu d'empiler des structures horizontales courtes on va plutôt redresser en permanence la partie apicale ici qui va se redresser ce qui fait que l'étape suivante ça serait un arbre qui présente toujours sa partie distale, la plus distale horizontale tandis que les parties du bas se redressent. Alors, évidemment, tout ça va quand même donner des branches donc on va se retrouver avec une plante comme ceci. Bien sûr, je schématise. Et qui redressent en permanence de son tronc. On va rencontrer ça chez beaucoup d'anonacées, par exemple ou chez les Tsugas, *Tsuga Mertensi*, par exemple qui sont originaires d'Amérique du Nord qui peuvent atteindre plus de 45 mètres et qui, toute leur vie, redressent comme ça leur axe en permanence. Donc, au bout d'un moment, tout ça ne se redresse plus et on a alors, on passe à une phase d'empilement à peu près équivalente à ce qu'on a vu tout à l'heure. C'est par exemple ce que l'on va observer chez le cèdre quand on dit que le cèdre fait sa table, c'est que le tronc lui-même ne se redresse plus et il forme une zone tabulaire comme on le verra sur des diapositives tout à l'heure. Donc, on va mettre *Cedrus*, et puis plusieurs autres espèces bien entendu. Alors, c'est pour la partie forestière, c'est quelque chose qui est très important parce que très souvent, si on a des arbres du modèle de TROLL, qui poussent dans des conditions non forestières, ils vont avoir tendance à former quelque chose qui donne un buisson plus qu'un arbre et il va falloir leur redonner une ambiance forestière pour qu'il puisse donner un tronc. Ce qui est très important par exemple si vous faites des plantations, c'est-à-dire qu'en plein soleil les axes n'arrivent pas trop à se redresser et vous allez finir par avoir un arbre forestier mais qui en fait n'arrive pas à trop à donner un arbre et qui reste très longtemps en buisson alors que si vous mettez cet arbre en condition plus forestière ou du moins avec un gainage latéral ce qui se pratique aussi couramment, vous allez avoir un axe qui se redresse beaucoup plus et qui du coup va donner un tronc parfaitement rectiligne et de taille conséquente. Donc, ça, ce sont des choses que l'on voit très fréquemment lorsqu'on voit des plantations en pleine découverte de légumineuses avec des arbres qui ne poussent pas. Les gens ont souvent envie, ont une conclusion rapide de dire que ça ne marche pas en plantations. Ce n'est pas que ça ne marche pas, c'est tout simplement que les conditions ne sont pas favorables au redressement des axes. Donc, je vais vous illustrer ces deux modèles. Notamment le modèle D'AUBREVILLE donc qui correspond à ce que l'on appelle parfois les arbres pagodes que vous voyez ici, un tronc orthotrope à croissance et ramification rythmique et des branches plagiotropes par apposition. On a déjà vu ça à ce matin. Ce sont des arbres de très grande qualité, beaucoup de bois africains, les Fraques, les Framirés, par exemple *Terminalia Ivorensis*, et plusieurs autres espèces sont utilisées pour leur bois. Ce sont de très bons bois d'œuvre et qui sont très utilisés en plantations. Sur tous ces arbres, le tronc va être vertical orthotrope et vous voyez les étages de branches qui peuvent être très importants. L'infrastructure de la branche est constituée par les parties proximales des modules qui comportent des entre-nœuds longs et des feuilles petites ou écailleuses tandis que la sexualité et la fonction d'assimilation est dévolue aux parties redresser de ses axes qui forment des rosettes de feuilles qui ne se superposent pas ou peu et qui portent latéralement des fleurs ou des inflorescences. Autre exemple, *Terminalia Mantaly*, qui est une espèce originaire de Madagascar, très planté en arbre d'ornement, vous voyez que c'est tout à fait particulier et c'est une structure très efficace pour former une structure captatrice de l'énergie lumineuse. Ici des petites feuilles typiques de cette espèce. Et enfin, *Terminalia catappa* où vous retrouver la même structure qui est un des arbres les plus emblématiques des tropiques parce qu'on l'utilise énormément en arbre d'ornement ou bien il s'échappe donc on le retrouve dans énormément de pays. Alors, ce qui est important de voir, c'est que le modèle architectural résulte de l'étude de plusieurs individus dans des conditions non stressantes. Ici, on est dans la zone soudano-sahélienne, par exemple d'Afrique, où il y a de nombreux feux et on est en présence de terminalias *Glaucescens*, où les incendies passent régulièrement. On voit que l'arbre a beaucoup plus de mal à former un tronc bien droit mais si on regarde la structure des rameaux, on reconnaît sans aucun problème ce que les Anglo-Saxons appellent du *Terminalia*

Branching et ce que j'ai appelé une plagiotropie par apposition. Donc, ça, ça donne des éléments pour rattacher cette plante aux modèles d'AUBREVILLE. Si on se met dans des conditions non stressantes, dans un jardin botanique par exemple, on verrait qu'il exprime très parfaitement un tronc. De la même façon, lorsque les arbres sont âgés, ici, une sapotacée de l'île Maurice, vous voyez qu'on ne distingue pas, plus très bien, le tronc et les branches mais par contre on est alerté par ces rosettes de feuilles, c'est tout simplement parce que, on le verra tout à l'heure, lorsque la plante vieillit, le modèle architectural est moins visible, il se passe d'autres phénomènes qui font qu'on ne retrouve que des expressions périphériques de ce modèle. Autre modèle important, dans des plantes à axe mixte, le modèle de TROLL qui se construit par la superposition d'axes par ailleurs plagiotropes. C'est donc un modèle très particulier et là encore peu importe que vous reteniez le nom, ce qui est important, c'est de retenir qu'un arbre peut se construire de cette façon. Alors, vous le voyez ici chez un orme, par exemple, typiquement, vous avez l'axe initial ici sur lequel est né un autre axe, sur lequel est né un autre axe etc. Tout cela est très zigzagant mais va redevenir cylindrique avec la croissance en épaisseur. Vous voyez aussi que les parties proximales qui vont former le tronc, ont une croissance en épaisseur bien plus importante que les parties distales qui eux vont donner plutôt des structures qui vont servir de branches. Dans d'autres cas, ce n'est pas un empilement d'axes mais c'est un redressement permanent de l'axe. Vous le voyez ici chez un Corosol vigoureux. L'axe se redresse mais il a toujours la partie la plus distale qui est plagiotope. Comment ça se passe ? On va partir d'une plantule qui sera la même et dans les deux cas, même si c'est un peu une aberration botanique, il s'agit là d'un *Anaxogorea dolichocarpa*, une anonacée des sous-bois de Guyane, le sol serait à peu près là, donc vous voyez que la plante démarre en étant parallèle au sol ce qui a priori n'est pas une condition pour faire un tronc vertical. Et pourtant, lorsqu'on va regarder ce qui se passe chez ces plantes, ici chez une autre espèce, on va voir que cet axe peut se redresser ou surtout qu'il va empiler d'autres axes qui vont se mettre dans la zone de courbure et dans la partie proximale orthotropes se place dans le prolongement du module précédent. Le processus se poursuit et ici, chez ce *diospyros* du jardin botanique de Montpellier, vous observez les parties de tronc, le moignon ici de la partie plagiotope qui s'est élaguée de la même façon, un axe suivant, la partie qui a servi de branches et qui s'est élaguée et vous voyez cet empilement qui devient de plus en plus resserré au fur et à mesure que la plante est plus âgée. Alors, on va avoir la même chose chez le hêtre qui, lorsqu'il est en sous-bois sombre, va pouvoir former une sorte de nappe, en fait il n'arrive pas à se redresser parce que les conditions lumineuses ne sont pas favorables. Dès qu'il trouve une trouée lumineuse, cet axe se redresse et vous avez un tronc parfaitement rectiligne. Si vous repassez au printemps suivant, vous allez toujours retrouver les branches qui sont un peu molles mais qui vont se redresser dans les bonnes conditions au cours de la même année de croissance. Alors, vous le revoyez ici sur des arbres plus âgés, un arbre parfaitement redressé et un arbre qui est beaucoup plus âgé et qui du coup s'afesse, qui a beaucoup plus de mal, c'est un arbre aussi d'altitude, donc il a des conditions plus stressantes, beaucoup plus de mal à se redresser. Ici, sur un arbre relativement âgé, en milieu ouvert, ce qui est assez rare puisque les hêtres forment souvent des forêts assez denses, vous voyez l'allure zigzagante de toutes les branches, c'est typique de ce modèle de TROLL qui va former des zigzags évidemment puisque le mode de croissance l'implique. Autre famille très reconnaissable à son modèle de croissance, les légumineuses, ici une énorme légumineuse de forêt avec une forme en parasol donc du modèle de TROLL. Ici *Tipuana Tipu*, qui est une légumineuse américaine. Si l'on regarde à la périphérie, on voit tous ces zigzags et cet empilement et ici une vision très classique de l'Afrique sèche australe et de l'est où c'est plus visible qu'en Afrique de l'Ouest avec de très nombreux acacias qui sont tous du modèle de TROLL et qui donnent cette allure très typique à ces formations végétales. Autre exemple, les *Nothofagus* au sud de l'Amérique du Sud ou bien encore les *Celtis*, ici les *Celtis Australis* mais la plupart des *Celtis* du monde pousseraient de la même façon. Enfin, dans certains cas, les relais successifs ne s'empilent pas mais naissent les uns à la base des autres, comme ici

chez ce *Phyllanthus* de l'île Maurice et on a du coup une forme en nappe, la plante n'arrive pas à former un petit tronc. Autre mode d'expression dans ce modèle architectural, nous allons repartir de la plantule d'un *Anaxogorea dolichocarpa*, et ici, au lieu d'avoir un empilement d'axes, on va voir des axes qui se redressent sans arrêt, comme vous le voyez ici chez une anonacée et comme vous le voyez à divers stades, la plante se redresse, va pouvoir se ramifier et au final on va obtenir le même résultat. Ce résultat est très typique chez les Tsugas, *Tsugas Mertensis*, du nord-ouest des États-Unis où vous voyez une jeune plantule. La partie proximale et la partie horizontale, un jeune arbre de quatre ou cinq mètres en sous-bois, toujours la même situation, et ici on est sur un arbre de 30 à 35 mètres, vous voyez que le tronc est parfaitement droit, c'est du bois de très bonne qualité et vous voyez que le tronc par contre, lui, est toujours plus ou moins horizontal, en fait ils continuent à se redresser jusqu'à atteindre la taille définitive de l'arbre. C'est aussi ce que l'on va observer chez les cèdres, *Cedrus Atlantica* ici, mais la même chose se passerait chez, *Cedrus Libani* ou *Brevifolia*. Vous avez le tronc parfaitement rectiligne qui résulte d'un redressement progressif et permanent pendant toute la vie de l'arbre et ici vous voyez que ce tronc ne se redresse plus. En fait, il va rester horizontal, on dit que le cèdre forme sa table et c'est un indice de la croissance en hauteur chez cette espèce. Plus le seul sera pauvre, plus la table se formera à un niveau bas, par exemple de 10 ou 15 mètres et plus les conditions sont bonnes pour la croissance et plus de cette table se formera à une hauteur élevée. Enfin, un cas un peu intermédiaire chez le robinier, *Robinia Pseudoacacia* où le tronc va se former par un redressement pendant plusieurs années et puis, au final le tronc ne se redressera plus et on va empiler des axes ici comme vous le voyez. Donc, un modèle qui est très typique chez beaucoup d'espèces. Beaucoup d'arbres, au final se développent suivant ce modèle. Alors, pour terminer avec cette notion de modèle architectural, comme vous l'avez vu, chaque modèle va correspondre à une stratégie globale de développement. Néanmoins, si vous vous rappelez par exemple pour le modèle de RAUGH, on avait vu qu'il pouvait être exprimé chez les pins, chez les *Cecropias*, chez du frêne, chez *Euphorbia Cooperi*, et évidemment, ces plantes sont très différentes et il n'y a pas besoin d'être un grand botaniste pour reconnaître la différence. Et ça veut dire quoi ? Ça veut dire que la notion de modèle architectural est utile pour faire une typologie des stratégies de développement des végétaux mais que c'est une notion qui est beaucoup trop générale pour rendre compte de l'architecture spécifique d'une espèce. Pour compléter cela, nous allons analyser un autre concept, qui est le concept d'unité architecturale. Le concept d'unité architecturale qui a été décrit par Barthélemy EDELIN et HALLE, en 1989 et qui est synonyme de ce qu'on appelait autrefois le diagramme architectural et qui avait été défini pour la première fois par Claude EDELIN, dans sa thèse sur les conifères en 1977. Donc, vous trouverez peut-être les deux termes sachant que ce que l'on n'utilise aujourd'hui c'est vraiment que le concept d'unité architecturale. Alors, l'unité architecturale qu'est-ce que c'est ? C'est quelque chose qui est très difficile à enseigner, pourquoi ? Du moins devant un tableau, parce qu'on ne peut comprendre l'unité architecturale d'une plante qu'en l'analysant de façon dynamique c'est-à-dire en ayant vu des dizaines voire des centaines d'individus de la même espèce et en analysant le développement depuis la germination jusqu'à des stades âgés. Alors, comme on est en salle et que l'on n'a pas le temps de faire une sortie de terrain pour voir cela, et que ça prend aussi beaucoup de temps, j'ai essayé de vous sélectionner deux espèces qui sont assez tranchées et dont on va illustrer plusieurs étapes depuis la germination jusqu'au stade adulte et dont on va essayer de comprendre, qui vont nous servir à illustrer ce qu'est l'unité architecturale. La première espèce, est ce qu'on appelle le désespoir du singe à cause de ses épines douloureuses. Il s'agit d'une plante primitive de la famille des araucariacées, donc, des conifères *Araucaria Araucana*, qui est une espèce originaire de l'Argentine et du Chili dans la partie sud évidemment. C'est une plante d'origine tempérée. Alors, *Araucaria araucana* est une plante très ancienne, c'est un arbre qui va pousser dans quelques zones au Chili et puis dans une zone particulière à la frontière du Chili et de l'Argentine, elle peut former des peuplements purs ou des peuplements mélangés avec des *Nothofagus*. Ici, il s'agit d'une forêt

naturelle d'Araucaria Araucana, O passo Tromen, c'est au pied du volcan que vous voyez ici où cette espèce a été étudiée par Xavier GROSFELD, un étudiant argentin. Alors, comment commence l'histoire de cette espèce que l'on appelle le POEN en langue Maputche ? Tout d'abord, la graine qui est charnue, qui ressemble un peu... Qui donne une farine en ayant le goût de la châtaigne qui est l'aliment de base des mapuches originaires de cette région, va donner naissance à un axe avec des feuilles qui sont petites, très effilées, pointues avec une pointe épineuse très piquante. Très souvent, la première année, la plante ne donne qu'un petit axe de moins de 10 cm, la phyllotaxie et alterne spiralée dans certains cas, en fin d'année, la plante peut se ramifier et donner un petit axe très court qui a exactement les mêmes caractéristiques foliaires que l'axe porteur donc le tronc. Si ce n'est que cet axe latéral est un peu plus oblique que le tronc. Si on regarde cette espèce croître, dans tous les dessins qui vont suivre, les doubles traits ici représenteront les arrêts de croissance annuelle. On s'aperçoit que sur une plantule de deux à quatre ou cinq ans, on observe une croissance rythmique, la plante cesse sa croissance en hiver. Il n'y a pas de bourgeons écailleux qui se forment, c'est simplement le même bourgeon, un bourgeon nu, qui reste en plus ou moins dormant. On voit que la taille des feuilles augmente un peu. Retenez cette taille de feuilles de la plante jeune, environ 2 cm de long, moins d'1 cm de large, toujours très épineuse. Alors, la croissance est rythmique, mais il n'y a pas de bourgeons écailleux et pour repérer les arrêts de croissance, il y a les cernes qui sont annuelles chez cette espèce, mais aussi de temps en temps, assez bien marquée, des fois beaucoup moins, des rétrécissements des feuilles qui sont des marqueurs ici, dépose d'allongement hivernal. Donc, voilà une plante réelle, sur le terrain, une plante qui a trois ou quatre ans, vous voyez qu'au début la plante n'est pas ou est très peu ramifiée, ici on est sur une plante qui a un ou deux ans de plus que le dessin et qui va présenter deux ou trois rameaux à chaque étage de ramifications. La ramification est parfaitement acrotone. Sur une plante en sous-bois, ce qui explique que peu d'étage vivant ici, on retrouve la croissance et la ramification rythmique, vous notez que les pousses annuelles ont tendance à être d'autant plus grandes que la plante est plus âgée. Vous notez que les feuilles sont aussi de taille plus importante à mesure que la plante pousse. On a toujours entre deux et trois branches par étage de ramifications du tronc. Sachant que, à ce stade maintenant, la ramification est beaucoup plus régulière et chaque année la plante va développer un étage de branches. Voici une plante dans des conditions plus de jardin, donc plus favorable à la croissance, l'architecture est tout à fait typique. Vous notez la taille des feuilles qui est maintenant beaucoup plus grande, les feuilles sont beaucoup plus larges. Vous notez que les pousses annuelles successives sont de plus en plus importantes. Vous notez également que la ramification maintenant est à peu près stabilisée autour de trois ou quatre branches par verticilles de ramifications du tronc. Et puis, pour ceux qui sont, qui ont les yeux les plus perçants, vous notez quelque chose de nouveau, c'est l'apparition d'un troisième ordre de ramifications ici, des rameaux portés eux-mêmes par les branches. Ces rameaux sont très épars, ils apparaissent de-ci de-là sur les tranches les plus vigoureuses. Ils apparaissent en général de façon isolée à ce stade. La plante continue son développement. Bien sûr, ce qui est important, c'est que vous compreniez la chronoséquence et que vous vous rappeliez de la plante précédente à mesure que je vous parle de la plante suivante. Vous voyez ici sur une plante plus âgée, que l'on retrouve la croissance des pousses annuelles de plus en plus importantes. Vous voyez qu'on retrouve la zone où la plante n'avait que trois à quatre étages de branches, que l'on retrouve dans la zone basse, donc la plus ancienne, des rameaux qui sont épars sur les branches et puis surtout, vous notez que dans la partie la plus récente, mais donc sur une plante qui est à un stade de développement majeur, on observe de plus en plus maintenant des étages de quatre à cinq branches, réguliers avec sur ses branches elles-mêmes, des paires de rameaux qui apparaissent très régulièrement. Vous voyez donc que le développement de la plante s'effectue suivant une séquence très précise d'événements. Ici, une plante dans de bonnes conditions où les branches poussent au même rythme que le tronc en émettant une unité de croissance par an. Dans certains cas, en sous-bois sombre, le tronc peut s'arrêter de pousser et on a observé des plantes dont les branches

avaient 25 ans alors que le tronc lui n'avait pas poussé de 2 mm pendant toute cette période. Donc, tout ça ce sont des stratégies qui rendent compte de la plasticité architecturale des plantes et donc nous n'aurons malheureusement pas le temps de parler aujourd'hui. Donc, vous observez ici la ramification de plus en plus régulière sur le tronc et sur les branches avec ces paires de rameaux plus ou moins régulières. Alors, l'étape suivante, vous avez ici Xavier GROSFELD, qui avait fait son DEA sur cette espèce et donc de ce travail est tiré ce que je vous raconte aujourd'hui, vous voyez des étages très réguliers ici, on est dans des conditions naturelles cette fois, vous voyez que les feuilles sont beaucoup plus grandes et beaucoup plus larges, elles sont aussi beaucoup plus dououreuses que dans la plante jeune, vous voyez que les rameaux sont par ailleurs beaucoup plus gros. La ramification est régulière à tous les stades et ceci est encore plus net sur cet individu où vous retrouver la zone de la base avec des pousses annuelles plus courtes, ce qui explique l'enchevêtrement des branches apparentes et à ce stade, vous observez que les pousses annuelles du tronc, plus ou moins, ont une taille constante. Vous observez aussi que l'on a entre quatre et six branches régulièrement sur tous les étages du tronc et vous observez que la ramification sur les branches est aussi très régulière avec des paires de rameaux. Alors, à ce stade, la plante exprime de façon régulière son architecture élémentaire et sur cette espèce qui est dioïque, c'est-à-dire que l'on va observer des individus mâles et des individus femelles, c'est à ce stade qu'apparaît la sexualité avec des cônes mâles que vous voyez ici regroupés par quatre à six autour des rameaux, il y en a un qui a été enlevé là pour pouvoir voir les autres et sur les individus femelles, au même stade environ, apparaissent des cônes femelles qui sont eux, terminaux. Donc, vous voyez une sexualité latérale chez les mâles et une sexualité femelle chez les femelles. Vous voyez ici la branche les paires de rameaux et ce qui est très important à ce stade, outre les critères de régularité que je vous ai indiqués, c'est de savoir que les cônes, qu'ils soient mâles ou femelles, n'apparaissent jamais que sur les rameaux. On n'en trouvera jamais sur les branches et on n'en trouvera jamais sur le tronc. Donc, l'arbre plus âgé, vous avez ici sur la même photo un arbre qui est dans l'état à peu près de ce que je vous ai présenté maintenant et vous avez là un arbre beaucoup plus âgé qui paraît beaucoup plus complexe. En fait, si on détaille cet arbre beaucoup plus grand, on s'aperçoit que certes, il a perdu ses branches basses par élagage naturel mais que, comme l'individu jeune il ne porte des structures reproductrices que sur les A3, donc, les rameaux, les ordres trois de ramifications, soit en position latérale sur les individus mâles, soit en position sympodiale sur les individus femelles. Sachant que chaque rameau, vous voyez que les rameaux sont toujours par paire, va pouvoir produire de quatre à six groupes de cônes mâles successifs alors que les parties femelles vont pouvoir produire de façon sympodiale, environ trois à quatre cônes successifs. Les feuilles aussi, vous le voyez, sont bien différentes, beaucoup plus grandes et larges que sur l'arbre jeune. On retrouve toujours, vous le voyez ici aussi, la croissance rythmique marquée par des ralentissements, par des rétrécissements de la taille des feuilles, mais ça, c'est un critère n'est pas toujours évident, c'est beaucoup moins évident que de retrouver l'histoire d'une espèce avec des bourgeons écaillés. Alors, on se retrouve avec un arbre beaucoup plus âgé, sur cet arbre, évidemment qui a plus de 200 ans, le tronc est beaucoup plus épais, vous avez quelqu'un qui vous donne l'échelle ici, vous voyez que ce n'est quand même pas une petite plante. Vous avez les branches qui se sont élaguées qui garnissent le tronc, et vous avez l'architecture du houppier qui est maintenant beaucoup plus tassé est dont il était important d'aller voir à quoi ça ressemblait. Alors, si on regarde les individus femelles, vous observez ici, comme tout à l'heure, qu'on peut avoir trois ou quatre séries de production de cônes femelles avant que le module terminal se transforme en une structure qui est vraiment particulière, qui ressemble un peu à une queue de rat, qui n'est plus du tout épineux, c'est à peu près le seul endroit non épineux de cette plante, c'est dommage en général c'est à 20 mètres de haut, donc ça ne sert pas à grand chose, et ça marque la fin du développement de ces rameaux par la suite, on s'aperçoit que le diamètre de cette terminaison ici se rétrécit. L'apex meurt et le rameau va mourir. Sur les individus mâles, ce qui est encore plus fascinant, c'est qu'on va retrouver à peu

près la même chose mais exprimé de la façon dont sont produits les cônes mâles, c'est à dire qu'on aura entre quatre à six productions de groupes de cônes mâles. Puis le même méristème terminal ici qui a donné cette série va se transformer, en cette partie stérile ici, très semblable, si ce n'est identique à la partie que l'on rencontre sur les individus femelles, qui est une zone stérile, qui va comme chez les individus mâles, avoir un rétrécissement vers sa pointe. Et puis la branche meurt. Alors, ce qui est fascinant, c'est que même à ce stade, on a toujours la même architecture, une légère différence c'est que dans les parties les plus anciennes, on va avoir des rameaux isolés qui ne seront moins regroupés par paire que sur l'arbre jeune. Donc, vous avez un arbre de plus de 200 ans, vous observez une vue générale du houppier, une vue de détail des rameaux. Ce que vous observez là, ce sont les restes des cônes mâles et vous voyez comment tout ça se termine, avec une partie qui n'est plus du tout épineuse, des feuilles très larges puis qui se rétrécit avant que le rameau ne meurt. Alors, par contre, on retrouve le même fonctionnement, c'est-à-dire les cicatrices des cônes femelles, vous voyez les écailles de l'arbre adulte telles qu'on les a décrites tout à l'heure. Finalement, sur des arbres plus âgés encore, vous apercevrez que le houppier et de plus en plus petit, l'arbre à un tronc devient très conique, vous avez ici le seul houppier de la plante et l'arbre en fait va mourir à ce stade en présentant un tronc orthotrope, des étages de quatre à six branches qui sont très rapprochées maintenant les uns des autres par rapport à ce qu'on avait sur le jeune et puis, vous allez avoir des branches qui sont exactement identiques à ce que l'on avait vu sur l'arbre jeune, c'est-à-dire à leur base, des paires de rameaux qui vont porter soit des cônes mâles, soit des cônes femelles et qui ensuite vont devenir isolés, ne vont plus être par paire jusqu'à ce que les rameaux présentent cette partie stérile et ne meurent. Au final, qu'est-ce qu'on peut dire ? Le développement d'*Araucaria Araucana* peut être schématisé par une série d'étapes de développement au cours de laquelle la plante met en place son architecture élémentaire. Alors, tout ça commence en général en sous-bois avec une plante, vous l'avez vu, qui donne des pousses annuelles très courtes, peu ou pas ramifiées, ou du moins ramifiées de façon hétérogène puis la ramification apparaît de façon régulière, ensuite l'arbre continue sa croissance, on va se retrouver avec des étages de trois ou quatre branches, les rameaux apparaissent, au début de façon éparse et puis de façon de plus en plus régulière. Lorsque l'arbre a atteint une certaine stature, lorsqu'il a régularisé sa ramification sur le tronc et les branches, c'est-à-dire qu'il a entre quatre et six branches par étage du tronc et des paires de rameaux bien régulières sur les branches, on s'aperçoit que la sexualité apparaît avec l'apparition, sur les individus mâles ou femelles, respectivement, des premiers cônes mâles ou des premiers cônes femelles. Les premiers étant latéraux et les deuxièmes étant terminaux. Par la suite, la plante va augmenter son développement, l'élagage naturel va se poursuivre, la cime va être de plus en plus étriquée. On s'aperçoit que le tronc même va s'arrêter de pousser et les branches vont pousser pendant des années avant qu'il fasse une autre pousse. Mais, globalement, il ne s'agit que de différence quantitative et de différence de taille et de volume. La structure de la plante reste la même avec un tronc, des branches et des rameaux qui ont chacun leurs caractéristiques. Alors, qu'est-ce que ça veut dire ça ? Ça veut dire que lorsqu'on regarde tout le développement de l'arbre on peut schématiser l'architecture élémentaire de *Araucaria Araucana*, par un dessin et un tableau. Le dessin reprenant, chez les individus mâles ou femelles l'allure générale suivant le modèle architectural de la plante, le tableau regroupant les caractéristiques particulières de toutes les catégories d'axes morphologiquement différenciables chez cette espèce. Notamment, ici, un tronc qui est le seul axe totalement orthotrope qui porte à l'état adulte des étages de quatre à six branches. Les branches qui portent des paires de rameaux et les rameaux, dont je vous rappelle que ce sont les seuls axes qui vont porter la sexualité. Vous voyez donc quelque chose déjà qui est important. On parlait ce matin de répétitions, ce n'est pas une photocopie, les axes, en se répétant par la ramification, aboutissent à une différenciation entre les axes et ici on a trois catégories d'axes bien différenciés. Alors, dans ce cas-là, c'est simple, c'est pour ça que maintenant vous avez tout compris, on va analyser une plante un peu plus complexe, on va changer de latitude, on

est maintenant en Europe et on va étudier le développement architectural du frêne commun *Fraxinus excelsior*, emblématique des forêts européennes tempérées. Alors chez le frêne, on n'est plus chez les conifères, nous allons maintenant chez les angiospermes et les feuillus. Si on regarde le développement en sous-bois et en condition naturelle, c'est là qu'il va se faire le plus pas à pas, on observe que l'on a une paire de deux cotylédons qui ont cette allure typique chez les frênes plus, la première année, une petite unité de croissance de un ou 2 cm avec une paire de feuilles simples et entières. En condition de sous-bois naturel, c'est tout ce que fait le frêne la première année. La deuxième année, il va pouvoir former une paire de cataphylles et une paire de feuilles, vous voyez que ce sont toujours des unités de croissances qui sont petites, ce qui est intéressant, c'est que ces feuilles, les feuilles sont opposées chez les oléacées, donc vous les trouvez opposées, vous n'avez qu'un nœud, vous voyez qu'elles sont trifoliolées donc, vous voyez que d'ores et déjà, d'une année à l'autre, chez cette espèce, on a toute une métamorphose qui se met en place et qui, dans ce cas-là, se manifeste par la structure des feuilles qui passent de simples à composées. Toujours en sous-bois, la plante reste monocole, pendant quelques années, elle fait des pousses annuelles qui sont très courtes avec une ou deux paires de cataphylles à la base et une parfois deux paires de feuilles au sommet. Ces feuilles assimilatrices ne sont plus à trois folioles mais maintenant à cinq, elles vont passer ensuite à sept puis à neuf etc. pendant que les pousses annuelles seront un petit peu plus grandes. Vous aurez noté que la plante n'est toujours pas ramifiée et la ramification en fait ne va apparaître qu'à partir d'un certain stade. Vous voyez ici des plantules qui ont vécu plusieurs années sans se ramifier. Là, ce sont les stades de jeunes, donc il faut imaginer que c'est la première, deuxième, troisième année etc. À ce stade, sur une plante de un à deux mètres de haut, on observe des unités de croissance qui porte une ou deux paires de cataphylles, de deux à quatre paires de feuilles adultes, c'est-à-dire qu'elles vont avoir entre neuf et onze folioles et c'est quand ces feuilles adultes apparaissent sur le tronc que les premiers rameaux vont apparaître. Alors, ces rameaux, vous les avez ici sur la photo, vous les avez ici schématisés, ce sont des structures très courtes qui vont porter une à deux paires de cataphylles et une ou deux paires de feuilles adultes. Ce sont pour l'instant des rameaux courts. Lorsque vous vous baladez en forêt, vous allez chercher des arbres plus âgés pour voir ce que ce tout cela donne et voici un arbre de trois à quatre mètres en sous-bois forestier toujours. Je vous rappelle que les doubles traits sont des limites des pousses annuelles. Vous retrouvez sur un tel arbre la partie jeune où l'arbre ne s'était pas ramifié. Vous retrouvez les premières unités de croissances qui se sont ramifiées mais qui ne portent que des rameaux courts. Et puis, dans la partie centrale, qui correspond plus à l'âge de l'arbre tel qu'on l'observe, on se rend compte que les pousses annuelles, qui sont mono cycliques, et sont devenues beaucoup plus complexes. Suivant un phénomène d'acrotonie assez développée, on a, au sommet des unités de croissance du tronc, les branches qui sont assez vigoureuses, qui sont elles-mêmes ramifiées et qui portent des rameaux. Ces rameaux, portés par les branches, ont exactement la même structure que les rameaux qui sont portés au milieu ou à la base des pousses annuelles du tronc. Donc, vous voyez que là encore on a une différenciation qui est forte, le tronc qui va être formé de pousses annuelles monocycliques avec deux à quatre paires de cataphylles maintenant avec deux à cinq paires de feuilles adulte, au sommet de ces pousses annuelles, des branches qui portent, elles, qui sont formées par des successions de pousses annuelles qui elles ne portent que des rameaux, qui eux ne sont pas ramifiés et ces rameaux qui se retrouvent au niveau des branches ou au niveau du tronc mais pas en position quelconque, elles sont au sommet de pousses des branches ou au milieu des pousses du tronc dû à l'acrotonie qui est très forte chez cette espèce. Alors, si on regarde une vraie plante, vous avez là un rameau une branche sur un arbre à peu près de l'âge de celui qui est dessiné, vous observez ici, d'abord que les rameaux ont une structure très proche c'est ce qu'on a vu tout à l'heure directement sur le tronc. C'est ce que EDELIN a appelé le processus d'intercalation c'est-à-dire que la plante se met en place petite à petit, elles ne feront pas d'abord de grandes branches et ensuite des rameaux mais sur le tronc, elle produit des structures qui sont petites

et puis elle est capable de faire des branches et ces branches elles-mêmes vont porter des rameaux. Donc, à ce stade-là que vous avez une ou deux paires de ces rameaux qui eux ne sont pas ramifiés. Donc, voici un arbre un peu plus âgé, vous notez que sa forme est parfaitement conique. Si vous regardez le tronc, en fait on n'y voit pas grand-chose parce qu'on voit plus les pixels de PowerPoint qu'autre chose, donc, je vais vous demander de me faire un peu confiance. Sur les pousses annuelles, on arrive à reconnaître le sommet des pousses annuelles ici qui sont limitées par les plus grosses branches dû au phénomène d'acrotonie. Ces branches sont par ailleurs ramifiées et portent elles-mêmes des rameaux au sommet de leurs pousses annuelles qui sont là aussi monocycliques. Si on regarde en détail de cette structure, vous avez des pousses annuelles qui sont bien sûr bien plus grandes que précédemment, vous avez des branches ici qui portent des rameaux, ces rameaux se retrouvent également à la base des unités de croissance du tronc. En fait, c'est à ce stade, quand la plante est régulièrement ramifiée, qu'elle a un port parfaitement conique, qu'elle est organisée en tronc, branches et rameaux, que vont apparaître les premières inflorescences qui sont des inflorescences mâles ou femelles ou hermaphrodites. La sexualité et la reproduction chez le frêne sont quelque chose de très complexe. Alors, du coup, lorsqu'on regarde cette structure, on s'aperçoit que comme l'*Araucaria Araucana*, le frêne a une unité architecturale constituée par trois catégories d'axes. Un tronc, des branches et des rameaux, je ne vais pas vous détailler ses caractéristiques, vous trouverez ça dans divers documents, ce qui est très important ici, par rapport à l'*Araucaria*, c'est que ces trois types de catégories d'axes ne sont pas équivalents aux ordres de ramification et notamment les rameaux se retrouvent autant sur les branches que sur le tronc mais dans des positions très particulières évidemment. C'est-à-dire dans la zone médiane abasale, des pousses du tronc et dans la zone distale des branches. Vous noterez aussi ici que la sexualité, c'est-à-dire les inflorescences, peuvent apparaître sur tous les axes, sur les rameaux comme chez l'*Araucaria* mais là aussi sur le tronc et sur les branches. Donc, on peut interpréter ça comme un l'état de différenciation moins important chez le frêne que chez l'*Araucaria*. Qu'est-ce qui est important dans tout ça ? Ce qui est important c'est de voir que sur toutes les espèces que l'on a étudiées, quelque soit la complexité apparente de ce que l'on observe de visu, l'unité architecturale de toute espèce est constituée par un nombre petit et fini de catégories d'axes. En gros, on a vu qu'on avait trois catégories d'axes chez l'*Araucaria* et chez le frêne. Les maximums vont se retrouver chez des conifères. Sachant que beaucoup de feuillus ont deux à trois catégories d'axes dans leurs unités architecturales. Ici, un cèdre par exemple, ne lisez pas le détail, peu importe, le cèdre qui a une architecture assez complexe va se retrouver avec cinq catégories d'axes et c'est déjà beaucoup pour un arbre. Sachant que ce que l'on appelle les brachyblastes par exemple sont des rameaux très courts, ils vont être portés par toutes les autres catégories d'axes mais dans des positions toujours précises. Par exemple, sur les pousses les plus courtes des ordres quatre de ramification ou bien tout à la base des pousses du tronc ou des branches comme on le voit, au plutôt comme on ne le voit pas parce que ce n'est pas dessiné, il serait ici. Dernier exemple, ce sont les cupressacées, ici *Cupressus Sempervirens*, le cyprès toujours vert où on s'aperçoit que là aussi on peut avoir cinq, parfois six catégories d'axes et c'est le maximum que l'on est rencontré chez les végétaux malgré la complexité apparente qui ressort de la vision de ces plantes. Alors, on sera frappé au passage de s'apercevoir que c'est chez les plantes qui ont les feuilles les plus petites puisqu'une feuille de cyprès, c'est une écaille de 1 mm et que l'on trouve les plus grands degrés de ramification. Et on est en droit de se demander s'il n'y a pas une compensation entre le nombre d'axes et surfaces foliaires. Alors, vous le voyez ici la grande différence entre les deux, entre l'*Araucaria* et que l'on a vu tout à l'heure et le frêne que l'on vient de voir. Même si les deux espèces ont trois catégories d'axes, la grande différence c'est que les rameaux courts qui sont les structures les plus différenciées, chez *Araucaria* étaient les seuls porteurs de la sexualité et toujours insérées en ordre 3 de ramification. Alors que chez un frêne, la sexualité est répartie sur tous les types d'axes mais on a une catégorie d'axes qui se retrouvent en ordre de ramification trois lorsqu'elles sont portées par les branches ou un ordre de

ramification deux lorsqu'elles sont portées par le tronc mais dans la zone médiane. Vous voyez donc que la notion de catégories d'axes n'est pas juste une notion d'ordre de ramification, c'est plutôt une question de différenciation entre des axes différents et la notion de catégories d'axes peut ou non être superposée à la notion d'ordre de ramification. C'est quelque chose qui est important à comprendre et pas forcément simple parce qu'il faut avoir vu plusieurs plantes pour se rendre compte de ça de façon évidente. Alors, l'unité architecturale, juste pour terminer, c'est quelque chose de très stable chez *Araucaria Araucana*, par exemple, vous avez ici trois arbres différents. Un qui a poussé en forêt assez dense, un qui a poussé dans des zones pâturées et en milieu découvert et ici un autre individu qui a poussé dans des falaises rocheuses donc dans des zones très pauvres où ils ont très peu d'alimentation. Ce qui est intéressant, c'est que dans les trois cas, même si l'allure de la plante, lors de l'apparition de la sexualité est très différente, et bien, en fait, ce qui va être commun à ces trois plantes, c'est que lorsque les cônes apparaissent, c'est-à-dire lors que l'unité architecturale de l'espèce est exprimée, on va toujours avoir un tronc, des branches et des rameaux porteurs de ces cônes. Il n'y a pas de réduction de cette architecture élémentaire. Ça veut que même si quantitativement cette unité architecturale peut être très modifiée, qualitativement, elle garde sa hiérarchie et c'est ce que l'on verra encore plus en fin d'après-midi. Il s'agit là d'une structure très importante pour la plante, d'un niveau d'organisation qui est très figée. Alors, autre exemple également, chez les cyprès, pour montrer les applications vers la génétique, chez les cyprès *Sempervirens*, il y avait classiquement trois types de formes qui sont distinguées. Les cyprès fastigiés, ce sont les cyprès florentins ou encore les cyprès de cimetière et les formes horizontales que les forestiers aiment bien parce que le cyprès est moins inflammable que les autres espèces et donc les espèces à branches très horizontales peuvent être utilisées pour faire des pare-feu. Et puis, il y avait une forme un peu fourre-tout qui s'appelait intermédiaire c'est-à-dire que c'était tout ce qu'on ne mettait pas ni dans l'un dans l'autre. Ces formes avec très peu d'irritabilité et, en étudiant leur architecture, et on s'est rendu compte qu'en fait les formes fastigiées comme les autres pouvaient résulter de fonctionnement très divers c'est-à-dire que pour être fastigié, vous pouvez très bien avoir un tronc et des branches horizontales mais très courtes, vous pouvez avoir des branches moyennes mes courbes ou des branches verticales mais du coup avec un angle très refermé ou alors vous pouvez avoir un phénomène de réitération précoce, nous verrons tout à l'heure ce que cela veut dire. Et, en fait, lorsqu'on utilise ces critères, c'est-à-dire l'angle d'insertion, la longueur des branches relatives à la longueur du tronc ou bien la possibilité de dupliquer l'architecture dans des stades précoces, on s'aperçoit que ces paramètres-là, sont irritables. Vous voyez, là encore, une unité architecturale à cinq catégories d'axes qui persistent mais avec des formes qui peuvent être différentes et qui sont bien sûr dans ce cas liées à des paramètres génétiques différents. Voilà. Donc, on va terminer cette partie sur l'unité architecturale et on va faire une pause de quelques minutes. Donc, ce qui est important à retenir de cette première partie c'est que chaque espèce peut être schématisée parce que l'on appelle une unité architecturale qui correspond à une l'architecture élémentaire de la plante. Alors, cette architecture élémentaire, on l'a vu, elle est caractérisée par un nombre de catégories d'axes qui est relativement faible et qui est fini pour une espèce donnée. Donc, du coup, vous allez me dire, mais quand on a un arbre adulte, on a l'impression qu'on a beaucoup plus d'axes que ce que vous nous dites et il n'y a pas que cinq catégories d'axes etc. C'est tout simplement parce qu'il nous reste à voir, avant de nous quitter, un dernier processus qui est fondamental et qui est un processus qui va permettre la duplication de cette architecture élémentaire et des axes qui la constitue. Et c'est le phénomène que l'on appelle la réitération qui va permettre la duplication d'une architecture de base que l'on vient d'étudier. Et, pour ça, il va falloir faire intervenir une autre notion, c'est la notion de concept de réitération qui a été développée par OLDEMAN en 1972. Alors, la réitération, qu'est-ce que c'est ? Là encore, la meilleure façon de comprendre ce que c'est, c'est d'aller sur le terrain ou de voir des images et des plantes réelles pour pouvoir les interpréter. En fait, pour comprendre ce qu'est la

réitération, on va reprendre l'Araucaria de tout à l'heure. Vous vous rappelez que cet Araucaria a trois catégories d'axes, des étages de branches plus ou moins horizontales regroupés par quatre à six et puis des rameaux par paire au début et vous avez vu que la plante meurt en général conforme à son unité architecturale. C'est ce que l'on observe ici, une plante avec un tronc, des branches etc. Mais si vous regardez cet individu, vous retrouvez bien la même chose et ça ressemble beaucoup à ce qu'on a vu tout à l'heure mais par contre, vous voyez, au niveau du tronc, on a l'impression qu'on a greffé un petit arbre exactement identique à l'arbre qui le porte ou à l'arbre individuel qui est à côté. De la même façon, pour ceux qui sont allés en Guyane française ou ceux qui ont déjà vu cette espèce en Afrique de l'Ouest puisqu'elle est dans les deux zones, *Symphonia globulifera*, est une espèce très typique, un modèle de Massart, c'est-à-dire en tronc orthotrope, des branches plagiotropes par étage. Et cette espèce, à de grandes branches qui miment de grandes feuilles. En fait, l'unité architecturale de *Symphonia globulifera* comporte cinq catégories d'axes assez tranchés et typiques. Alors, le plus souvent les arbres sont comme ceux ci avec un tronc tout à fait conforme à leurs unités architecturales et dans certains cas on a des structures beaucoup plus complexes comme on le voit ici ou il s'agit d'un seul arbre, il ne s'agit pas d'une forêt et toutes ces structures dérivent les unes des autres et vous voyez qu'elles ont exactement la même architecture que l'arbre individuel. Alors, on peut le voir de visu, c'est confirmé bien sûr si on les analyse en détail. Ça veut dire quoi ? Ça veut dire que chez certains individus au lieu de rester conforme à son unité architecturale, une plante va dupliquer cette architecture et va la reproduire en quelque sorte, si vous voulez, et vous l'avez ici de façon très spectaculaire, ces espèces sont montrées en premier, ce n'est pas par hasard, c'est simplement parce que là c'est facile à voir, vous voyez que suite à des accidents, des stress, suite à une histoire individuelle dans ce cas, la plante va dupliquer cette architecture élémentaire. Si vous prenez chacune de ces parties individuellement, vous les mettez dans le sol par terre à côté, vous allez avoir l'impression que c'est vraiment des plantes identiques. Alors, de la même façon, chez un merisier par exemple, *Prunus Avium*, c'est aussi un modèle de MASSART, mais les branches sont plus redressées, vous auriez entre trois ou quatre catégories d'axes et puis voici l'arbre jeune, pyramidale, très classique, c'est à peu près à ce moment-là qu'il va porter ses premières fleurs et fruits et puis cette structure va pouvoir durer très longtemps. Vous avez de très beaux arbres, un très beau merisier qui a poussé avec ces étages de branches qui sont plus complexes que quand il était jeune mais très peu de différence et dans certains cas vous allez trouver les arbres adultes beaucoup plus complexes où vous vous apercevez là aussi que l'architecture de base a été dupliquée. Le tronc était là, et suite à un traumatisme probablement dans ce cas, l'arbre s'est divisé en deux et donne deux structures identiques qui ont les mêmes caractéristiques et les mêmes caractéristiques que l'arbre jeune. Alors, tant d'autres cas, un cas plus simple, le palmier dattier est le plus souvent monocolé, je vous rappelle que le palmier dattier, c'est *Phoenix Dactylifera*, donc un arbre monocolé. Par rapport à la question de tout à l'heure, cet arbre porte des inflorescences latérales évidemment, ce serait un modèle architectural de CORNER. Si vous allez vous promener au sud de l'Espagne et que vous allez dans le jardin du curé de HELTCHE, qui est en Andalousie et qui est dit-on la plus grande palmeraie d'Europe, vous allez trouver cet individu très particulier, vous sentez qu'il n'est pas très naturel pour lui d'avoir plusieurs troncs parce qu'il y a fallu les haubaner pour pas qu'il tombe et il a fallu les soutenir avec ses grands sabots en ferraille. Donc, vous voyez que, occasionnellement, un individu peut dupliquer son architecture mais c'est un individu par-ci, un individu par-là. Après, maintenant que vous avez un peu votre oeil qui est familiarisé, si vous regardez la cime des arbres, vous allez vous apercevoir, comme chez ce *Fagraea* Asiatique, que la couronne n'est pas aussi homogène que l'on pense et que chez certaines espèces, on note, comme on l'a vu chez le *Symphonia*, tout à l'heure, une répétition de la structure de base, ici, un modèle de FAGER LINDT, des branches plagiotropes par substitution, donc très particulier. Dans cette couronne d'arbres, vous voyez la répétition de cette architecture élémentaire. De la même façon, si vous vous baladez à Montpellier, vous

verrez plusieurs exemplaires âgés d'Abies pinsapo, qui est un sapin méditerranéen et qui est comme tous les sapins, avec un tronc unique lorsqu'il est jeune, des étages de branches horizontales et très souvent, lorsqu'ils sont vieux, on s'aperçoit que l'apex est mort et on se retrouve avec l'équivalent de trois ou quatre petits sapins portés par le sapin initial. Donc, dans ces cas-là, encore, suite à un traumatisme, pour le coup, l'arbre à dupliquer son architecture élémentaire au sommet à partir d'un certain âge. De la même façon, sur des arbres dépérissant, pour de la sécheresse, du froid, des conditions diverses, l'architecture va se disloquer et on observe qu'il ne reste plus que la charpente. Des rejets se développent, des sortes de rejets de survie, comme les appellent certains arboriculteurs qui vont en fait reproduire l'architecture initiale et qui vont produire, en autant d'exemplaires l'unité architecturale de l'espèce considérée jusqu'à reconstituer une couronne d'arbres. Alors, ce phénomène est important, et enfin, cette réitération, ces rejets de survie, sont le phénomène dans lequel un arbre va pouvoir survivre de très nombreuses années. Là encore, un robinier, *Robinia Pseudoaccacia*, dans le jardin botanique de Kew qui est très vieux, vous voyez qu'il a été cerclé pour éviter à l'arbre de se fendre, et d'exploser en fait. L'arbre initial est mort depuis déjà bien longtemps et vous avez des bourgeons qui ont reproduit le modèle de TROLL initial de la plante et qui vont redonner une couronne à cet arbre dont la couronne initiale a disparu déjà depuis belle lurette. Alors, de la même façon, dans des cas de dépérissement ou sur des arbres très âgés, ici un frêne, *Fraxinus Excelsior*, vous voyez que la plante est à moitié morte mais qu'elle survit par des petits complexes réitérés ici, qui apparaissent en divers endroits de la plante comme c'est le cas par exemple chez ce peuplier, chez une grande branche d'un peuplier très âgé où vous retrouvez ici un petit modèle de RAUH, typique de cette espèce avec des branches toutes orthotropes à croissance et ramifications rythmiques. Donc, il s'agit d'une duplication mais vous voyez que la plante repasse par les étapes initiales de la plante issue de graines.

Est-ce que, pour les espèces qui résultent par exemple des souches ou bien qui résultent de collet ou bien le simple drageonnage ou le marcottage, on peut parler de réitération ?

Voilà, eh bien, vous pouvez prendre ma place, parce que c'est ce qui va venir dans les diapositives après. Donc, c'est exactement des manifestations de la réitération aussi. On va le voir juste après. Alors, la réitération, c'est aussi le processus en fait qui va nous permettre de comprendre la structure des arbres adultes. Ici, chez ce vieux *Terminalia malabatica*, vous observez qu'on comprend plus très bien où est l'architecture de base mais si vous regardez sur ces branches, et que vous regardez l'architecture plus précisément de certains rejets, vous allez retrouver le modèle d'AUBREVILLE, typique des terminalias. Alors, la même chose chez ce baobab, *Adansonia digitata* du Botswana, qui est considéré comme un des plus gros d'Afrique. Ici, vous avez un jeune qui a commencé à dupliquer son architecture et si vous avez un arbre gigantesque, évidemment, on ne comprend plus lorsqu'on voit ça, qu'elle a été le mode de développement de cet arbre. Mais si on regarde d'un peu plus près, pour tous les Africains qui sont dans la salle et qui connaissent bien le baobab très jeune, vous allez reconnaître le modèle de MASSART, typique du baobab sur ces parties-là, ici, là, ici, etc., c'est-à-dire un tronc vertical avec des étages de branches plagiotropes caractéristiques du baobab comme de beaucoup d'autres bombacacées. En fait, cet individu, l'individu initial, probablement, ça c'est encore un reste de l'individu initial mais il a rejeté, il a réitéré son architecture. Des réitérations se sont produites sur les complexes réitérés initiaux et, en fait, il s'agit d'un arbre où il ne reste plus grand-chose de la structure initiale mais qui est complètement réitéré et que l'on ne peut interpréter surtout que grâce à ce phénomène et en sachant que de telles duplications peuvent exister et apparaître au cours du développement. Alors, de la même façon, si vous allez un jour en Californie, ne ratez pas la chaîne de montagne qui est juste derrière et juste à l'est des grandes chaînes de montagnes où on trouve les grands séquoias dans le Yosémite, etc. Ce sont ce qu'on appelle les White Mountains, qui sont juste après la

vallée d'Owens, et juste en limite du désert. Ce sont des montagnes très sèches, très froides, très dénudées où l'on va trouver le pin le plus vieux du monde, *Pinus aristata* ou encore *Pinus longeva*. Vous voyez ici un individu qui n'a que quelques centaines d'années, le tronc initial est mort, il est sec et desséché. Comme il fait très sec et très froid, ce sont des arbres qui ne pourrissent pas ou très peu donc on retrouve toute l'histoire de l'arbre qui persiste et vous voyez un rejet à la base qui a exactement la même architecture qu'une plante issue de graines et qui reproduit cette architecture initiale de l'arbre. *Pinus aristata* et *longeva* ou synonyme *longeva*, est très utilisé en dendrochronologie, pourquoi ? Parce que justement on connaît des individus qui ont 4700 ans et qui sont toujours en vie, celui-là et jeune, je crois qu'il n'a que 1600 ans et donc on peut à travers l'étude des cernes, retracer le climat qui s'est passé dans cette zone et globalement sur le globe. Vous voyez ici le même phénomène qui se reproduit plusieurs fois. Ici probablement l'individu initial, un rejet qui est mort à son tour, un autre rejet qui est mort à son tour, un autre qui est partiellement mort et qui ne survit plus que par quelques réitérations partielles qui lui permette de survivre et d'atteindre les grands âges qu'on lui connaît. Vous voyez que ce phénomène peut commencer assez tôt sur des arbres jeunes avec des réitérations à la base d'un individu jeune qui va, du coup former une sorte de buisson au niveau de cette espèce dont l'architecture mériterait d'être étudiée plus à fond. Alors, en fait, comme l'a souligné votre camarade qui a bien pressenti la chose, la réitération, ce n'est qu'un terme qui met un nom sur un processus que l'on connaît par ailleurs très bien depuis très longtemps dans divers domaines. La réitération c'est ce qui va se passer lorsqu'on va tailler des arbres, voir les massacrer, parce qu'en France on est des spécialistes de la tronçonneuse pour les arbres d'ornement même si ça se, si on commence à avoir par des critères de qualité pour la taille des arbres, qui respecte un peu plus leur architecture, mais vous voyez qu'ici tous les arbres ont été rabotés, c'est la fameuse taille en têtard que l'on observe parfois et les rejets qui vont sortir des moignons restants et qui vont reproduire l'architecture initiale. Alors, la réitération est une reproduction du développement de la plante ce qui fait qu'on peut s'attendre à retrouver à la base de ces complexes réitérés des caractères plus juvéniles qu'il n'y en aura sur les rameaux ou les parties périphériques de l'arbre. C'est ce qui est utilisé en horticulture, d'arbres d'ornement, ici au Japon, chez un pépiniériste par exemple, ce sont des têtards d'ormes du Japon, *Zelkova Serrata*, où on taille régulièrement ces arbres et ce que l'on va récupérer pour bouturer, ce sont ces réitérations qui ont des facultés d'enracinement beaucoup plus importantes à leur base que ne l'auraient des boutures classiques de ces arbres. Alors, c'est aussi ce qui va se produire lorsqu'on coupe un arbre, ici chez un noyer hybride qui vient d'être coupé. Quelques semaines après des rejets se développent et vous savez aussi bien que moi que cela peut être une technique pour cultiver la forêt. C'est ce que l'on appelle la forêt de taillis. Montpellier par exemple est entouré de taillis de chênes verts qui ont été coupés depuis sans doute des millénaires pour faire du bois de chauffage et ces taillis sont régulièrement coupés tous les 20 à 30 ans et ce sont des rejets qui se développent, que l'on recoupe ensuite pour fournir du bois de chauffage. Alors, on parlait des drageons tout à l'heure, évidemment, c'est un cas de réitération. Ici chez *Symphonia globulifera*, qui a la particularité de pousser dans des zones marécageuses donc des sols asphyxiants où il va développer des racines qui vont lui permettre de respirer, que l'on appelle des pneumatophores, avec une structure très particulière. Sur ces pneumatophores, certains bourgeons vont pouvoir donner des rejets, et donc, des drageons qui vont reproduire l'architecture de la plante, c'est-à-dire qu'au début la plante sera peu ramifiée, va former des rameaux courts, puis, petit à petit, va installer son architecture. Donc, si vous ne l'avez pas encore compris, ce qu'il faut voir, c'est que la plante, le développement de la plante, est une sorte de dessin animé, une sorte de lecture d'un alphabet dans un certain sens. En ce sens, la réitération, telle qu'on la présente là, pour le moins, va être un phénomène par lequel la plante, sur une portion d'elle-même, va relire cet alphabet et on va retrouver, au niveau des complexes réitérés, les mêmes successions de phase, les mêmes stades de développement, parfois court-circuité, que l'on trouve sur la plante issue de graines. C'est donc, quand on dit duplication ou répétition, ce n'est pas une

photocopie, mais c'est bien toute cette séquence de développement qui est reproduite. Alors, dans certains cas, cette séquence de développement peut être reproduite par du marcottage provoqué en horticulture ou naturelle chez certaines espèces comme les cameciparis ou les tuyas, vous savez qu'on pense que toute la forêt du Canada de thuyas, pourrait n'être qu'un clone dans les zones les plus tourbeuses ou en fait les arbres se marcotent avec des branches qui sont les plus basses qui vont se mettre dans le sol, qui vont produire des racines et c'est tout à fait particulier puisque ces branches là ont des rameaux dans un plan. Dès que la branche touche le sol, on voit que son apex se redresse, que les branches se mettent dans tous les azimuts, que cette branche qui avait une asymétrie bilatérale et ré acquiert ou acquiert, si vous voulez, une asymétrie radiale, elle va retrouver les critères, les caractéristiques d'un tronc. On va parler de différenciation d'une branche en une structure de tronc, elle va reproduire cette architecture. Alors, ça peut être particulier et spectaculaire. Ici, chez ce thuya, on a coupé au centre. Il s'agit d'un arbre que vous pouvez voir au jardin botanique d'HARCOURT en Normandie, les arbres initiaux ont été coupés et vous voyez les arbres marcottés et ici, ce marcottage se reproduit et bien entendu, lorsque le lien entre le tronc initial et la branche est rompue et que la plante a constitué son propre système enracinaire, on peut aboutir à la formation d'un clone. Phénomène probablement beaucoup plus important et qui, très probablement a été très négligé dans les formations végétales naturelles du monde. Alors, vous le voyez, la réitération, comme l'a dit votre collègue, c'est un phénomène au final très fréquent qui va permettre de mettre un nom sur des phénomènes jusque-là bien connus. La réitération, ce sont les rejets de souche. Ce sont les rejets de survie sur un arbre dépérissant, ce sont les bourgeons qui naissent d'une marcotte naturelle ou provoquée, ce sont les drageons, ce sont les structures qui se développent lorsqu'on fait une arcure, que l'on va favoriser en arboriculture fruitière par exemple et ce sont les mécanismes de régénération par lequel la plante va régénérer une structure qui a été abîmée. En ce sens, il faut toujours garder présent à l'esprit que la plante est un organisme vivant qui a une organogenèse continue alors que l'animal, du moins les animaux qui marchent ou qui rampent mais pas les animaux les plus primitifs, sont des organismes pour lesquels l'organogenèse a lieu dans l'embryon et ensuite elle n'est plus possible que sur quelques organes comme le foie, par exemple, qui est capable de se régénérer mais vous n'avez jamais vu encore un être humain avec des bourgeons qui, si vous lui coupez la tête, va reproduire une tête. Un arbre, vous lui coupez le tronc, il va, le plus souvent, reproduire un tronc. Donc, ce sont des organismes qui peuvent se différencier par cette possibilité de morphogenèse continue au cours du développement. Alors, la réitération est finalement excessivement importante dans la nature. On l'a vu pour l'homme par le bouturage et la multiplication etc. Mais dans la nature aussi, pour produire des arbres avec plusieurs troncs, pour réparer et cicatriser des troncs qui ont été abîmés. Alors, s'il n'y a qu'un relais, la régénération peut être parfaite et le forestier pourra réutiliser cette partie. Par contre, on aboutit à une fourche, qu'il n'y a pas eu de taille, de formation suffisamment précoce, cet arbre ne sera plus utile évidemment pour le forestier parce que la partie de tronc peut-être très insuffisante. Donc, vous le voyez, une véritable régénération, une cicatrisation on va dire de l'architecture ou encore sa multiplication pour donner des formes un peu buissonnante ou encore des clones dans le cas d'une multiplication réussie.

Lorsqu'il y a réitération, est-ce qu'au niveau cellulaire, l'âge cellulaire, est ce qu'il est à nouveau juvénile est-ce que les cellules gardent l'âge, sur XXXXX, par exemple, le dernier arbre qui est cloné ?

C'est une très bonne question et je crois que personne n'a la réponse aujourd'hui. C'est-à-dire qu'a priori, vous savez que c'est la fameuse expérience de GAUTERET avec ses bouts de carotte qu'il a mis in vitro où il prit des bouts etc. On peut penser que la cellule et au totipotente et peut garder ses critères de juvénilité et une cellule peut, dans certains cas, reproduire complètement la plante initiale. En pratique, on sait aussi qu'il y a des phénomènes

très mal connus de vieillissement des clones etc. Donc, je n'ai pas la réponse, je pense que la réponse est un peu entre les deux et probablement plus d'un côté dans certains cas et plus dans l'autre. On verra tout à l'heure que la réitération, suivant par exemple la réitération de souche va pouvoir produire des structures qui sont de plus en plus petites, de plus en plus paupérisées par rapport à la structure initiale mais elles sont aussi insérées sur un système racinaire vieillissant et sur un sol qui a déjà été exploité. Donc, est-ce qu'une cellule ou est-ce qu'une bouture sur laquelle on va sans arrêt changer le milieu, qui va refaire un système racinaire et corrects etc., est-ce qu'elle vieillirait ? Je crois qu'on n'a pas encore la réponse sûre à ce phénomène. Certains arguments tentent à le montrer d'autres tendent à montrer que les cellules gardent leur totipotence. Le problème étant que c'est très difficile d'avoir un milieu totalement contrôlé et que même quand on fait de la culture in vitro, peuvent s'installer divers phénomènes qui vont faire que cette culture va vieillir. Il peut aussi y avoir des mutations qui ne sont jamais à exclure etc. Donc, c'est la réponse quelque part au milieu de tout ça je pense. Mais, c'est évidemment une très bonne question à laquelle il est important de répondre surtout lorsqu'on veut propager des espèces végétativement. Alors, ça, c'est un phénomène important. Un autre phénomène important, c'est l'intervention de la réitération dans le développement de l'arbre. Vous avez ici, extrait du livre de HALLE et OLDEMAN et TOMLINSON, donc, vous voyez que tout ça a été vu déjà depuis un moment. Le développement comparé d'une espèce pionnière comme un sécropia par exemple qui ne présente pas de réitération, la taille grossit mais au bout d'un moment la couronne disons qui va se développer s'inscrit dans un cylindre. Alors qu'un arbre forestier va avoir une expansion quasi continue jusqu'à son stade ultime et jusqu'à ce qu'il atteigne sa taille maximale avec le passage d'une forme pyramidale pour le houpplier, à une forme qui va devenir rhomboïdale, qui va se diviser jusqu'à donner l'arbre adulte de canopées avec une cime en parasol dont on va détailler la mise en place tout à l'heure. Alors, la réitération est importante évidemment parce que suivant sa présence ou son absence, la forme de l'arbre adulte va changer abondamment. Ici, un pin laricio par exemple, de plus de 100 ans. Vous voyez qu'il a toujours une forme pyramidale, on aurait en fait des cas de réitération partielle sur les branches mais vous avez toujours en tronc dominant. Dans le même genre Pinus, vous allez avoir certaines espèces comme Pinus halepensis, à gauche ou Pinus Pinea, qui est le pin pignon à droite, qui vont naturellement dupliquer leur architecture à partir d'un certain stade de développement. Et vous voyez que les conséquences, pour ces deux espèces par rapport à celle-ci, sont très différentes. Probablement y a-t-il une signification évolutive, une signification adaptative. Là encore, c'est un domaine qui a été très peu fouillé et donc, qui a été très peu exploré. Alors, la réitération va pouvoir s'exprimer de diverses manières par exemple, ici, un papayer. Vous savez que le papayer est monocole, il a des inflorescences latérales. Le plus souvent, il va être monocole mais si vous lui donnez beaucoup trop d'éléments organiques ou surtout, comme c'est le cas ici, si vous lui coupez le tronc, il va pouvoir se ramifier et, en fait, reproduire l'unité architecturale de l'espèce qui est très simple dans ce cas-là puisqu'il s'agit d'un cas unique avec des papayes latérales. Donc, vous voyez que c'est cette structure là qui est reproduite sur cet arbre dont le tronc a été coupé à divers niveaux. De la même façon, chez cette fouquieriacée, une petite famille très bizarre du sud-ouest des États-Unis et du nord du Mexique, ce sont des plantes de zone sèche, Fouqueria Columnaris, ressemble un peu à une carotte inversée. Ce que vous voyez là ce sont toutefois pas des racines, ce sont des inflorescences. Voici la structure normale de la plante qui est un modèle de corner non ramifié. En cas de traumatisme, la plante reproduit cette structure. On a donc une reproduction totale de l'architecture et traumatique. On parle dans ces cas-là de réitération totale traumatique. Alors là encore chez des anthocephalus. Les anthocephalus sont des rubiacées pionnières arborescentes d'Asie, très reconnaissables à leurs architectures stéréotypées avec un tronc et des branches régulièrement espacées. Et vous avez parfois des individus où l'apex a été cassé. Et ici un individu très spectaculaire qui a dupliqué en deux son architecture initiale alors que normalement on a un tronc unique et droit chez cette espèce. Alors la réitération, on l'a vu,

peut dupliquer la totalité de l'unité architecturale d'une espèce et on parle dans ces cas-là de réitération totale. Dans certains cas, cette réitération ne va dupliquer qu'une partie de l'unité architecturale, par exemple elle ne va dupliquer que la structure des rameaux comme c'est le cas chez cette Araucaria et on parlera de réitération partielle. La réitération partielle, c'est ce que vous allez voir partout autour de vous, une fois que vous l'aurez repéré. Ici, par exemple chez un tronc de sapin, vous voyez ces branches neuves qui sortent du tronc. Après un traumatisme qui n'a pas été identifié dans ce cas, la structure de la branche est reproduite et on parle de réitération partielle. Là aussi, traumatisme de la même façon, chez ce Primus ornamental, qui a des branches pleureuses. Suite à une blessure au niveau de l'apex d'une branche, vous voyez que cette branche reproduit la structure initiale avec ses rameaux etc. Elle va, en fait, remplacer la structure qui a été abîmée ici. Alors, la réitération peut être totale ou partielle, on vient de le voir, elle va pouvoir être aussi comme la ramification différée ou immédiate. Donc, dans certains cas, on va mettre ici un traumatisme par exemple, si vous coupez cet axe, un bourgeon qui était dormant et qui serait peut être resté dormant toute sa vie, va se développer, va reproduire l'architecture initiale et dans ce cas on parlera de réitération différée puisqu'il y a eu une phase de dormance entre le moment où le bourgeon s'est formé et le moment où il s'est développé. Cette réitération pourra être très différée. Par exemple, chez des vieux arbres que vous mettez subitement à la lumière, des vieux arbres forestiers, des bourgeons qui étaient là depuis des dizaines d'années, vont pouvoir se développer pour mettre en place des réitérations. Alors, la réitération différée, c'est ce que vous avez dans cet exemple, sur un sapin dont l'apex a été abîmé. Un bourgeon entre les étages de branches qui n'aurait rien donné si la plante était restée intacte, va se développer, va donner un axe orthotrope qui va percer le dernier étage de branches et il va ensuite se développer en ayant la même architecture que le tronc. Vous le voyez ici, le tronc initial. Alors, évidemment pour les forestiers se sont des défauts de forme qu'il faut tailler très précocement si on ne veut pas qu'ils restent marqués dans le tronc. Vous voyez ici un bourgeon qui se développe, ici, les bourgeons ne se sont pas développés. Le tronc initial est là et celui-ci va le remplacer, il va déjeter cette petite structure et vous voyez qu'il met en place d'emblée des étages de branches comme l'arbre initial. La même chose, les réitérations différées peuvent être provoquées par la taille évidemment. Ici, chez un peuplier d'Italie, peuplier noir variété Italica qui a été taillé un peu sauvagement on va dire et surtout le moignon, vous voyez des réitérations totales différées issues de bourgeon qui jusque-là, étaient dormant. Beaucoup plus particulier, la ramification immédiate. C'est-à-dire qu'un axe qui était en place et qui par exemple avait une structure de branches, va pouvoir se différencier et donner une structure qui ressemble au tronc. C'est ce qu'on l'on voit appeler la réitération immédiate. Pourquoi ? Parce qu'elle est issue d'un bourgeon qui était en croissance. Donc ça veut dire qu'il y a aussi une différenciation de cette structure qui est donnée une branche et qui, d'un coup, suite ici à un traumatisme qui est représenté, qui d'un coup va reproduire la structure du tronc. C'est un peu en l'absence de traumatisme ce que l'on a vu chez les thuyas tout à l'heure où une branche sans racine et reproduit un tronc. Dans ce dernier cas, ce serait une réitération immédiate sans traumatisme. Alors, la réitération immédiate ou sylleptique ou par des différenciations, vous pouvez en fait l'avoir assez facilement dans des cas très particuliers. Ici, chez un sapin, on a vu tout à l'heure que suite à un traumatisme un bourgeon qui était dormant pouvait donner un nouveau tronc, c'était la réitération différée. Ici, on voit un autre cas. Un traumatisme qui a eu lieu au-dessus d'un étage de branches dont il n'en reste qu'une par ailleurs. Vous voyez que cette branche s'est redressée et elle a la même structure que les autres branches, c'est-à-dire qu'elle a à ses rameaux dans un plan. Mais elle est par contre devenue complètement verticale. Alors, vous allez me dire c'est un peu raté pour le fonctionnement d'un tronc qui lui a des branches dans tous les azimuts. Et bien, c'est tout simplement parce que cette tranche était déjà grande lorsqu'elle a été, lorsque le tronc a été traumatisé. Si on regarde d'autres exemples, on va s'apercevoir que la branche va retrouver un autre fonctionnement. C'est à peu près la même

situation sauf que là, il vous reste une branche qui n'a pas bougé, qui est restée branche. Le traumatisme qui a eu lieu ici et, regardez bien cette structure, c'est ça qui est quand même assez fascinant, c'est que jusque-là, à peu près vous voyez que les rameaux sont dans un plan. Ça correspond à la structure de la branche qui était horizontale avec ses rameaux des deux côtés, et puis, à partir d'un certain moment, vous voyez que ces rameaux ont tendance à s'orienter dans un peu plus de sens et ici, le méristème, au lieu de former des rameaux dans un plan, fonctionne exactement comme un tronc. Il est en train de donner des branches dans tous les azimuts exactement comme le ferait un tronc. Donc, ça, ce sont des exemples très particuliers, très spectaculaires, de réitération immédiate ou encore par dédifférenciations. Vous comprenez pourquoi on dit par dédifférenciations. Parce qu'une structure qui était très différenciée en branche peut redonner, peut refonctionner comme à fonctionner la structure qui lui a donné naissance. Donc, ça, ce sont des cas qui sont spectaculaires, mais au final, assez fréquent, vous le voyez ici chez un sapin américain aussi, *Abies lasiocarpa*, le traumatisme a eu lieu ici. Vous avez des branches qui restent branches et qui resteront branches toute leur vie. Une branche qui s'est un peu redressée mais qui en fait n'y arrive pas trop et une des branches qui va prendre la dominance sur les autres et qui va se transformer en tronc qui va pousser comme à tronc. Alors, la synthèse de tout ce qu'on va voir, on va le voir chez une même espèce de que vous connaissez bien maintenant puisqu'il s'agit d'*Araucaria Araucana*, dont vous avez vu que le plus souvent cette espèce meurt après avoir édifié une structure considérable mais que le plus souvent, cette plante va mourir en étant conforme à son utilité architecturale. C'est ce que ne dément pas l'observation d'une forêt très âgée avec beaucoup d'arbres âgés. Et vous voyez ici des arbres qui sont morts sur pied avec un seul tronc unique, des étages de branches etc.. Donc, des plantes qui meurent exactement comme on l'a vu tout à l'heure. Alors, par contre, si vous vous baladez un peu plus, vous allez trouver des arbres qui du coup deviennent incompréhensibles parce qu'ils ont une structure beaucoup plus complexe. Ici, il s'agit d'un seul individu mais vous vous apercevez qu'on retrouve bien le tronc initial mais on s'aperçoit qu'il y a des branches qui se redressent, d'autres qui sont apparues là, d'autres qui ressemblent beaucoup au tronc initial, ici, des petits complexes réitérés qui sont assez apparents. Enfin bref, une structure plus complexe. Alors, en fait, si on se balade dans ces forêts, on va retrouver à peu près tous les cas de réitération dont je vous ai parlé. C'est une des sources de la plasticité de cette espèce ancienne, encore une fois, et qui, du coup, semble avoir une architecture très contrainte mais qu'elle va moduler notamment par la réitération. Alors, de diverses façons, comme on l'a vu tout à l'heure par des réitérations totales qui vont reproduire la totalité de l'architecture ou par des réitérations partielles qui ne reproduisent que la structure des branches, mais qui la reproduisent pas n'importe comment. C'est-à-dire qu'elles vont reproduire des branches exactement comme le faisait l'unité architecturale, des branches qui vont porter des paires de rameaux qui eux-mêmes porteront des cônes etc. Donc, retenez toujours, ce n'est pas une photocopie, c'est une reprise totale ou partielle de la séquence de différenciation. Alors, voilà quelques exemples d'individus typiques. Un individu dont le tronc initial a brûlé presque entièrement ensuite à un incendie. Vous voyez qu'il se récupère et qu'il survit grâce à un rejet qui s'est développé et qui reproduit son architecture initiale de façon totale. Des individus en sous-bois qui peuvent persister en sous-bois pendant des dizaines d'années. Ici le tronc a été complètement abîmé, il a perdu presque toutes ses branches, vous voyez une réitération totale différée à partir du développement d'un bourgeon basal. Et vous voyez ici quelque chose de très spectaculaire, une réitération totale et immédiate par dédifférenciations. Si vous regardez à la base, ici, vous retrouvez les cicatrices horizontales des branches, des rameaux pardon, donc, c'était bien une branche que les autres branches et puis à partir d'un moment, comme dans le cas de notre sapin tout à l'heure, cette branche va avoir un méristème qui, au lieu de donner des rameaux dans un plan, va donner des branches dans tous les azimuts. Ces branches vont être de quatre à six etc. On va reproduire cette architecture de base. Alors, dans certains cas, vous allez avoir des réitérations totales sur des bourrelets ici. Bourrelets de cicatrices de branche qui est

tombée de sa belle mort, qui est morte et puis qui s'est élaguée. Des bourgeons qui restent en réserve, et qui vont pouvoir pousser pour donner des réitérations partielles. Autre cas ici, un peu plus développé, vous voyez la même structure mais plus âgée, elle va, au bout d'un moment donné des rameaux etc. qui pourront reproduire l'architecture de base. Réitération partielle par dédifférenciation, ici, c'est un rameau. Pourquoi on sait que c'est un rameau ? Parce que si on regarde les cicatrices, on voit bien les cicatrices de rameaux opposés. Il a survécu, ne me demandez pas pourquoi, je suis bien incapable de le dire. Mais dans la zone de courbure, il se retrouve à se dédifférencier pour acquérir la structure d'une branche et lui-même, qui a pu porter des cônes, va former une branche qui portera, elle-même, des rameaux et les cônes ne seront portés que sur ses rameaux. C'est d'une précision qui est relativement surprenante et stupéfiante. Alors, autre cas de réitération sur un arbre qui a été abîmé, je ne sais pas par quoi, mais l'écorce a été enlevée, est-ce que c'est un véhicule ou je ne sais pas qui a gratté cette écorce. Vous observez ici, des bourgeons qui ont démarrés et qui reproduisent de façon court-circuitée bien sûr, la séquence de différenciation de la plante initiale avec une phase qui n'est pas ramifiée, une phase où il n'y a que des rameaux et au final, vous le voyez sur cet individu. Il s'agit d'un bourgeon né sur un autre arbre, bien sûr je n'ai pas attendu 20 ans au pied de l'arbre pour prendre la photo. Sur un autre arbre, vous voyez cette architecture qui est quand même très semblable à ce qu'on a vu tout à l'heure et qui était issu de graines. Vous notez aussi que ce complexe réitéré n'a pas encore atteint l'état adulte. C'est-à-dire que lui-même n'est pas capable de porter des cônes, il en portera quand ? Quand la ramification sur le tronc et sur les branches seront régulières exactement comme le fait la plante issue de graines. Vous voyez donc que sous un aspect, je dirais anarchique de ramification de branches etc., il y a une organisation profonde de l'architecture des plantes qui est excessivement organisé et que l'on peut expliquer en termes de séquence de différenciation qui va se reproduire par la réitération. Autre exemple spectaculaire, chez cette espèce, lorsqu'elle pousse dans des zones sèches et que le système racinaire est mis à nu. Tout ça c'est une photo qui est prise en grand angle, donc c'est impressionnant mais on est quand même à 15 ou 20 mètres du tronc. C'est le système racinaire de cet arbre qui a été mis à nu. Il y a des vaches aussi qui ont un peu aidées à l'abîmer. Le vent est passé par-dessus. Directement cette espèce-là va émettre des drageons directement sur les racines qui vont lui permettre de survivre. Et si on regarde ces drageons sur un autre individu, là vous avez la racine qui affleure. Vous retrouvez exactement les mêmes étapes que tout à l'heure, avec une ramification sur les branches éparées au début qui devient de plus en plus régulière etc. donc, c'est quelque chose qui est très structuré et qui se reproduit de façon spectaculaire. Alors ici, sur un arbre qui est tombé mais qui avait encore quelques racines vivantes, vous avez un véritable bosquet de réitération à divers stades, non ramifié, première ramification et ensuite la structure entière. Donc, sur cet arbre-là qui est tombé, vous avez pratiquement tous les stades de développement qui sont exprimés par chaque complexe réitéré. Dans certains cas, vous avez à la germination, la plantule qui se coupe en deux et vous avez les deux bourgeons cotylédonaire, qui donne chacun un axe. En général, il y en a un qui domine l'autre et puis il y en a un qui meurt et l'autre qui se développe. Dans certains cas, ça dure 250 ans, il n'y a personne qui veut céder la place à l'autre et vous vous retrouvez avec un tronc bifide, en fait, un arbre qui est issu de la même graine mais coupé en deux pratiquement et qui s'est développé, ou les deux arbres se sont développés côte à côte. Autre exemple d'Araucaria dans une zone plus humide où vous allez voir que certaines branches, on dit que ce sont des branches parce que là encore on trouve ramification opposée par paire, et puis ensuite la transformation vont reproduire l'architecture du tronc par une réitération totale et immédiate dont on a déjà parlé. Plus spectaculaire encore, sur cet arbre où une branche qui avait presque 20 ou 25 mètres de long, donc à la limite, je pense de sa résistance mécanique. Et vous voyez qu'à partir d'un certain stade, cette branche s'est redressée et a complètement reproduit l'architecture du tronc avec ses branches et ses rameaux ici. On retrouverait des cônes uniquement sur les structures qui sont portées là et qui sont donc la troisième catégorie d'axe

de cette espèce. Enfin, sur un individu en bord de piste, près de la frontière entre l'Argentine et le Chili, vous allez avoir un arbre qui a été très traumatisé probablement, et qui du coup, était un cas d'école à lui seul. Malheureusement il ne faisait pas très beau ce jour-là, avec des rejets, ici, des réitérations totales de souche, des réitérations totales sur les racines, des réitérations totales qui se reproduisent plusieurs fois par différenciation etc. Donc, à peu près tous les types de réitération que l'on puisse voir. Alors, qu'est-ce qui est intéressant dans cet exemple, c'est de voir que cette espèce exprime à peu près tous les types de réitération que l'on connaît chez les végétaux. Mais, elle exprime sur un individu ou sur un autre, c'est-à-dire qu'elle exprime de manière opportuniste. C'est à dire que cette espèce a la potentialité de pouvoir présenter tous les types de réitération mais que, dans un cas normal entre guillemets, elle ne va en exprimer aucun et l'arbre va mourir sans jamais avoir réitéré. On est donc là, dans un phénomène de réitération qui est opportuniste, il est peut-être lié au mode de croissance de cette espèce. Il est peut-être lié aussi à sa nature quand même relativement ancienne et primitive. Dans d'autres cas, ce phénomène de réitération va être programmé. On va dire dans la séquence de développement de la plante et à partir d'un certain seuil de différenciation, cette réitération va apparaître de façon automatique. Cela va pouvoir affecter des rameaux, des branches ou des troncs. Lorsque ça affectera des troncs, ce sera le processus par lequel la cime va se mettre en place. Ce sera ce que l'on va appeler la métamorphose architecturale. Je vais vous présenter trois exemples qui sont complémentaires et qui montrent des types de réitérations que l'on va qualifier de séquentiel puisqu'elles vont faire partie de la séquence de développement normal de l'arbre. Le premier cas, sera le cas de l'épicéa commun, *Picea excelsa*, qui a un modèle conforme au modèle de MASSART, c'est-à-dire des étages de branches horizontales, même si l'extrémité a toujours un peu tendance à se redresser. Donc, on est intermédiaire entre des modèles de Massart et RAUH qu'on a vu ce matin. L'unité architecturale est composée d'un certain nombre de catégories d'axes, environ quatre. La plante porte des cônes femelles et mâles sur la même plante. Evidemment c'est une espèce monoïque. Et puis, la plante exprime son unité architecturale en poussant évidemment sur le tronc, les branches, chaque année, rajoutant une à plusieurs, mais en général une unité de croissance. Donc, ça, c'est le développement normal de l'épicéa tel que vous pouvez le voir dans la nature. Si vous regardez la plante par-dessus, vous vous apercevez que chaque entité porteuse avec une acrotonie très marquée, va développer une nouvelle unité de croissance et des nouvelles pousses, rien de très original là-dedans. Toutes les plantes poussent de cette façon. Lorsque vous regardez l'arbre conforme à son unité architecturale, vous voyez les diverses catégories d'axes répartis de façon très précise. Un peu comme chez le frêne tout à l'heure, vous avez une catégorie courte qui se retrouve sur la base et la partie médiane des unités de croissance ou bien directement portée par les branches. Donc, la plante pourrait poursuivre ainsi son expansion régulièrement pendant longtemps. Vous le voyez, en poussant chaque fois par la périphérie mais sur les arbres adultes, on s'aperçoit que, à partir d'un moment, des bourgeons qui jusque-là, étaient dormants, vont se développer à la base des rameaux. Ils vont commencer à pousser et progressivement, ils vont pousser exactement comme le faisaient les rameaux en même temps que ces rameaux vieillissent et commencent à tomber et à s'élaguer naturellement. Ce phénomène va s'accroître ensuite et sur les parties anciennes, vous avez les rameaux initiaux qui sont tombés et qui sont remplacés par des rameaux qui sont en fait des réitérations partielles de ces rameaux. Alors, ce qui est très spectaculaire, chez l'épicéa, c'est que, au moins dans certaines provenances, qui sont le plus souvent des provenances plus nordiques parce qu'on a montré que cela pouvait être une adaptation aux hautes latitudes du fait que le soleil est beaucoup plus horizontal et donc la photosynthèse se fait plus facilement sur un mur photosynthétique si vous voulez que sur une surface plane. Ce phénomène va pouvoir se reproduire et au final, c'est ce que l'on va appeler les draperies de l'épicéa qui sont ici avec plusieurs vagues successives de réitérations partielles qui se succèdent et se remplacent et qui font que sur certains individus, vous allez avoir la totalité de la longueur de la branche qui est verte et photosynthétique alors que s'il n'y

avait pas ce processus de réitération en plusieurs vagues successives, vous n'auriez que la partie distale bien évidemment qui serait verte. Tout le reste aurait élagué ses rameaux. Donc, dans ce cas-là, c'est un processus qui se fait automatiquement et qui peut être qualifié de réitérations partielles puisque c'est seulement les rameaux qui sont reproduits, et séquentielles puisque ça apparaît automatiquement au cours du développement de l'arbre. Autre espèce étudiée, par Claude EDELIN, *Araucaria Umstani*, qui est une araucariacées, elle, tropicale, qui se conforme au modèle de Massart quand elle est jeune, vous le voyez comme chez *Araucaria Araucaria*, qu'on a étudié tout à l'heure, des unités de croissance de plus en plus grande. Des branches qui portent des rameaux. Ses rameaux sont regroupés au sommet des unités de croissance, etc. rien de bien original dans tout ça. L'arbre pousse, il a tendance à perdre ses branches basses. Il va avoir des branches plus développées au sommet, toujours bien regroupées en étage. Des rameaux qui deviennent plus ou moins pendant et le sommet des branches, un peu comme chez l'épicéa tout à l'heure, toujours un peu plus redressé, ce qui fait que les rameaux ont tendance, au sommet, à se répartir dans plusieurs directions. Ce qui est plus original, c'est que lorsque la plante vieillie, les branches initiales s'élaguent et à la base des branches lorsqu'elles sont en train de mourir, se développe des axes qui vont remplacer cette structure qui est en train de s'élaguer. Ce qui fait que, au final, vous allez avoir une cime réitérée qui est emboîtée dans la cime initiale et qui va la compléter. Ce phénomène va pouvoir se reproduire et, à la base des réitérations partielles en train de mourir, vont pouvoir se développer d'autres réitérations partielles qui vont pouvoir les remplacer. Ce qui fait que vous avez des vagues de réitérations successives d'autant plus récentes, que vous êtes plus bas dans l'arbre et que l'arbre au lieu d'être uniquement constitué par sa partie initiale, va être constitué par des cimes emboîtées qui vont lui permettre d'avoir un houppier beaucoup plus important. Donc, vous pouvez résumer ça de cette façon : la plante qui exprime son unité architecturale ici et puis, à partir d'un certain moment, sur les branches en train de mourir, vont se développer des complexes réitérés qui vont remplacer ses structures. Elles-mêmes seront remplacées plus tard par d'autres, ce qui va donner ces systèmes emboîtés, ce qu'on appelle les cimes emboîtées d'*Araucaria*. On va prendre l'épicéa tout d'abord et puis on va lui faire pousser ses branches. Voici la plante qui pousse conforme à son unité architecturale. La branche on va dire séquentielle avec ses rameaux, des rameaux qui commencent à mourir à ce niveau et puis une mortalité qui est de plus en plus importante avec l'apparition d'un phénomène de réitérations partielles à la base de ses branches juste avant qu'elle ne meurt, qui vont les remplacer comme ceci puis la branche continue à pousser. Alors, évidemment, s'il n'y avait pas de réitérations, vous comprenez bien que la seule partie verte, serait la partie blanche justement, donc j'aurais mieux fait de prendre en vert, sinon les autres seraient élagués. Vous avez les branches qui sont évidemment tombées ici, et puis, vous avez ce phénomène qui se reproduit à chaque fois. Et à partir d'un certain moment ces branches elles-mêmes meurent et elles sont elles-mêmes remplacées par une autre vague de réitérations partielles qui les remplace. Donc, c'est ce qui va donner les fameuses... Ça se reproduit jusqu'à cinq ou sept fois suivant les variétés, c'est ce qui va former ce qu'on appelle les draperies d'épicéa. Sachant que le même phénomène va se reproduire chez *Araucaria* mais va affecter les branches, c'est ce que l'on vient de voir. Donc, pour ne pas vous effacer ça, je vais partir de la droite. Vous allez avoir un arbre, je le fais en tout petit ici, qui met en place son architecture, puis, il va finir par développer un tronc avec ses branches séquentielles ici, on les fait au même niveau parce qu'elles sont, elles forment des étages. Et puis, un phénomène qui va commencer avec des branches qui vont tomber. Une première vague de réitération qui va apparaître. Donc, là, il y avait des branches évidemment, il ne resterait plus que les moignons. Donc, la couronne séquentielle d'abord et ensuite une deuxième couronne qui résulte d'une vague de réitérations. On peut reproduire le phénomène. Donc, vous avez chaque fois, bien sûr, le reste des branches. Vous avez sur les parties nouvelles une nouvelle cime qui se forme. Celles-ci finissent elles-mêmes par mourir donc vous auriez chaque fois les deux vagues ici. Et puis une troisième vague de réitérations ici qui va remplacer ses structures au fur et à mesure

qu'elles tombent pour donner une troisième cime emboîtée dans la précédente. Ça, c'est donc le cas de *Araucaria ustanini*, les deux cas précédents ayant été étudié par Claude EDELIN, l'Épicéa dans sa thèse sur les conifères et l'*Araucaria* dans sa thèse sur les arbres monopodiaux d'Asie. Dans tous ces cas-là, vous comprenez qu'il s'agit d'une réitération partielle puisqu'on ne reproduit qu'une partie de l'architecture, différée parce qu'elle ne provient de bourgeons qui étaient par ailleurs latents et puis séquentielle puisqu'elle fait partie de réitérations de la séquence de développement normal de l'espèce. Alors, on va voir maintenant que vous avez compris comment ça peut se passer au niveau des rameaux ou des branches, comment ce même phénomène peut affecter l'architecture totale de la plante et à ce moment-là, c'est la structure de tronc elle-même qui sera reproduite. Si on prend par exemple le frêne que l'on a étudié tout à l'heure, avec ses trois catégories d'axes, je vous le rappelle, un tronc, des branches qui portent de deux à quatre paires de rameaux. Ces rameaux qui sont localisés sur les branches mais aussi dans la partie médiane à basse des pousses annuelles du tronc. La plante va rester conforme à son unité assez longtemps et, à partir d'un moment, on va s'apercevoir que certaines branches sont plus développées que d'autres. Alors, vous le voyez ici, vous voyez le phénomène naître un peu ici, et qu'est-ce qu'on observe ? On observe qu'à ce moment-là, les ordres 4 de ramifications qui apparaissent ici, qui n'existaient pas avant, ont les mêmes caractéristiques que les ordres 3 de ramifications que l'on avait auparavant ou bien que l'on a au milieu des pousses annuelles du tronc et puis on s'aperçoit que ces branches se redressent. Au lieu d'avoir deux à trois paires de rameaux, elle commence à avoir trois à cinq paires de branches. Et puis, en fait, qu'est-ce qui se passe, cette structure va commencer à fonctionner comme le tronc et va commencer à produire un processus que l'on appelle la métamorphose de l'architecture c'est à dire que l'on va probablement progressivement se modifier. Ici, la structure d'une branche basse, vous voyez que dans certains cas on peut avoir une réitération partielle des rameaux mais grosso modo ses branches sont horizontales et ne portent que des rameaux. Si on regarde sur un individu à ce stade une branche un peu plus haute, on s'aperçoit qu'il reproduit l'architecture du tronc en portant lui-même des branches qui portent eux-mêmes des rameaux. Alors, au début, ce phénomène est un peu erratique, c'est une branche par-ci, une branche par-là. Mais, globalement, il va se propager. Vous voyez sur cet individu plus âgé, que c'est l'ensemble des branches hautes qui se redressent alors que sur les branches basses, le redressement ne concerne que la partie la plus distale de ses branches. Voici, une branche basse, vous voyez la partie redressée ici mais le reste de la branche fonctionne à peu près comme une branche tel qu'on l'a vu plus jeune dans la partie sommitale, on voit avoir un phénomène de concurrence entre les branches et le tronc. Vous voyez que la hiérarchie entre les deux n'est plus du tout évidente. Tout le monde fonctionne à peu près pareil, et au final, les branches ont tendance à fonctionner exactement comme le tronc initial qui se perd plus ou moins d'ailleurs. Ici, chez un individu en pleine transformation, vous retrouvez les branches basses plus ou moins horizontales, de la réitération partielle sur ses structures et puis, dans cette zone, des branches beaucoup plus redressées qui se généralisent ici dans la partie haute. La cime acquiert une structure rhomboïdale, elle n'est plus aussi pyramidale qu'elle était sur l'arbre jeune et vous avez le tronc en fait qui se duplique automatiquement pendant le développement. Alors, ce phénomène s'accroît, se répète, vous voyez le tronc unique à la base et vous voyez ensuite les diverses réitérations qui vont dupliquer cette architecture, la cime devient de plus en plus arrondie, vous le notez également. Sur un arbre beaucoup plus âgé, vous observez qu'on n'a plus du tout une forme pyramidale mais des formes pyramidales pour chacun des complexes réitérés, l'ensemble devenant beaucoup plus arrondi. Vous notez aussi ces grandes structures qui reproduisent l'architecture du tronc et que l'on voit mieux sur un schéma d'un arbre très semblable à celui-ci. La partie basse élaguée, la partie basse avec des branches, des réitérations partielles et éventuellement quelques petits rejets de survie qui sont des réitérations totales qui ne donnent jamais grand chose et puis toutes ces branches redressées qui reproduisent la même architecture que le tronc. Vous pouvez avoir des morts d'apex ici

qui favorisent la duplication de tout ça mais même sans mort d'apex, cette réitération, au bout d'un moment, apparaît de manière totalement automatique dans la séquence de développement de l'arbre qui continue à grandir, dont la cime continue à s'arrondir dont on voit qu'elle est de plus en plus constituée par des duplications de cette architecture de base. Évidemment, l'élagage se poursuit aussi. On ne retrouve presque plus de branches horizontales puisqu'elles appartiennent à l'arbre jeune et qu'elles sont tombées et vous observez cette réitération qui se propage, qui se reproduit et vous observez d'ailleurs des vagues de réitérations successives. Les complexes réitérés issus des vagues successives étant chaque fois un peu plus petit. Dans certains cas, les arbres les plus âgés peuvent subir des dépérissements. On retrouve l'architecture initiale avec les branches maîtresses qui résultent du processus de réitérations et puis, l'architecture va survivre par des petits rejets qui sont, elles, des réitérations déferées contrairement à la duplication immédiate que l'on vient de voir qui construit l'architecture globale de l'arbre. Alors, comment peut-on résumer ça ? On va résumer le développement de la plante en quelques stades fondamentaux. On l'a vu, l'apparition de critères morphologiques clé comme la ramification puis la floraison etc., la plante, petit à petit et pas à pas, exprime son unité architecturale. Chez le frêne, constitué de trois catégories d'axes, je n'ai pas représenté la catégorie d'axe ultime ici pour ne pas obscurcir le schéma et à partir d'un certain moment, la plante grandit, les branches se redressent de façon erratique au début puis généralisé. Ces branches reproduisent l'architecture du tronc, cela peut être favorisé par des morts d'apex etc. mais dans tous les cas, cette duplication va exister et ensuite, la plante se construit. Vous notez aussi le changement de forme globale de la couronne qui de pyramidale devient arrondie. Vous voyez les vagues successives de réitérations de plus en plus courtes. Certaines autres réitérations qui sont des réitérations déferées qui viennent en fait permettre aux branches les plus basses de survivre. Donc, vous observez que depuis notre plantule, rappelez-vous que tout ça est parti de deux cotylédons et de petites feuilles simples la première année. Nous sommes là à plusieurs dizaines d'années et on voit que cette architecture, petit à petit, pas à pas, s'est métamorphosée pour donner l'arbre adulte que vous observez ensuite en forêt. Alors, c'est ce qui, dès 1978, avait donné lieu à une typologie des stades de développement de l'arbre forestier, avec l'arbre du futur qui était en gros l'arbre jeune et exprimant son unité architecturale, qui va dupliquer son architecture pour donner ce que l'on appelle l'arbre du présent qui est dominant, qui est dans la canopée forestière. Qui est en général celui que le forestier va couper parce que c'est là que le bois est de meilleure qualité et parce que s'il attend trop, des phénomènes de dépérissements locaux vont entraîner des pourritures dans le tronc, vont entraîner un disloquement, une dislocation pardon de la couronne qui ne va survivre que par un autre type de réitérations qui est la réitération différée. Qui va reproduire elle aussi l'architecture de la plante mais qui va assurer simplement la survie de cette architecture. Alors, évidemment, ce que je vous ai montré, c'est la synthèse d'observation de centaines d'individus pour chaque espèce. C'est un peu la séquence de développement idéal de la plante sans traumatisme évidemment en forêt, c'est beaucoup moins rigolo, et les plantes subissent beaucoup plus de stress et de traumatismes, c'est-à-dire que pour des milliers d'individus qui sont là, on en aura peut-être que quelques uns au final. Pourquoi ? Parce qu'il y a des chutes de branches, il y a des années sèches, il y a des années froides, il y a des insectes, il y a toutes sortes de stress et de traumatismes qui font que pour un individu donné, la trajectoire peut s'arrêter nette et l'arbre peut mourir et disparaître à jamais. Dans d'autres cas, ceux que l'on va retrouver après, vont pouvoir lutter contre ces traumatismes par des phénomènes de réitérations, de régénération de l'architecture que l'on a vu tout à l'heure. Là encore, à tous les stades, des arbres vont pouvoir mourir mais ceux qui vont dépassé un certain stade de développement, automatiquement, vont dupliquer leur architecture initiale, vont poursuivre, s'il ne meurt pas, en cours de route, cette métamorphose architecturale, vont donner des complexes réitérés qui se succèdent et qui sont de plus en plus petits au fur et à mesure que la plante est âgée, pour donner une sorte de structure très homogène en périphérie de l'arbre adulte qui, du coup, a une forme beaucoup plus en parasol.

Alors, cette répétition subit les mêmes gradients que l'on a vus dans le reste du végétal et OLDEMAN, dès sa thèse en 1972 parlait de répétition arborescente, arbustive, suffrutescente, herbacée etc. pour indiquer cette paupérisation de la structure des complexes répétitifs successifs qui apparaissent au cours du développement. Alors, cette répétition présente aussi des caractéristiques particulières et quelque part, lorsqu'on regarde une cime adulte, divers événements semblent montrer que la répétition, les complexes répétitifs qui apparaissent dans la couronne, présentent une certaine autonomie. C'est ce que semble indiquer ce qu'on appelle la timidité des cimes par exemple où à l'intérieur d'une même couronne d'arbres on va avoir des cimettes individuelles qui correspondent à des complexes répétitifs et qui sont le plus souvent séparées par des espaces entre elles. Ce que vous retrouvez ici chez un parinari qui existe aussi chez des dipterocarpaceae ou que l'on retrouve encore chez le pin pignon par exemple lorsque les arbres ont atteint une taille suffisante. Alors, autre argument à l'autonomie, mais on va dire autonomie partielle des complexes répétitifs, ce sont les désynchronismes de floraison. Ici, vous avez, au Burkina Faso un manguiier conséquent. Vous observez qu'il est constitué par quelques grands complexes répétitifs et vous observez des désynchronismes assez manifestes dans sa couronne, notamment toute une partie qui correspond à ce tronc-là qui est totalement en fleurs, alors que tout le reste de l'arbre pratiquement est en repos végétatif, ni il pousse ni il fleurit. Sur une branche maîtresse qui avait été coupée, vous retrouvez la même hétérogénéité avec des rejets qui sont en pleine croissance, les jeunes feuilles molles et rouges qui apparaissent, d'autres qui sont en plein repos, et d'autres en pleine fleur, tous ces rejets naissent exactement du même moignon d'une branche maîtresse. Alors, cette autonomie, vous allez l'avoir aussi lorsque des arbres meurent partiellement, ici en pin parasol, vers la Grande Motte où très souvent le couvercle qui est sur le tronc principal a servi de cible à des tireurs à la carabine. Ça n'a pas dû aider le phénomène et vous apercevez que ce n'est pas tout l'arbre qui meurt mais en priorité ce sont certaines parties qui vont mourir, certains complexes répétitifs préférentiellement à d'autres. De la même façon, sur la place du Pérou, l'esplanade du Pérou, à Montpellier, à une époque, vous avez vu qu'il y a de grands magnolias, ces magnolias étaient très chétifs et souffreteux il y a quelques années, vous retrouvez le modèle de FAGER LINDT avec des branches plagiotropes par substitution. Certaines parties restées intactes mais certains complexes répétitifs entiers dépérissaient et mouraient sur les arbres. Également, en faveur d'une certaine autonomie des complexes répétitifs, du moins les complexes et répétitifs différés, c'est l'apparition fréquente notamment dans des sous-bois humides de racines à la base des complexes répétitifs, ici il s'agit d'*Aucuba japonica*, une plante originaire du Japon et dans les sous-bois de forêts où elle est naturellement, vous observez cette racine qui naît à la base de ce complexe répétitif comme une racine naît à la base d'une plante issue de graine. On va retrouver ce phénomène chez diverses espèces dans les sous-bois forestiers tropicaux où les conditions sont en fait idéales pour laisser exprimer cet enracinement adventif. Ici, sur un tronc qui a été couché, le développement de plusieurs complexes répétitifs et à leur base le développement de racines. Alors, ce phénomène est suffisamment général pour ne pas être lié qu'à de très bonnes conditions d'enracinement puisque vous le voyez ici, sur un cactus en plein désert dont la tête a été coupée, vous avez ces rejets qui ont développé leur propre système enracinaire dans des conditions complètement désertiques. Alors, parfois, ces systèmes enracinaires donnent des structures un peu délirantes comme chez ce Niaouli photographié au Costa Rica où vous voyez des racines qui sont nées à la base de complexes répétitifs situés au sommet de ce grand tronc par ici et puis parfois encore, ces complexes répétitifs ne sont pas visibles tout simplement parce qu'ils naissent à l'intérieur du tronc dont ils digèrent la matière organique en décomposition. Ici, par exemple un châtaignier en Corse où le tronc étant mort et pourri. En grattant un peu, on pouvait trouver ces racines de ces complexes répétitifs qui sont apparus dans le tronc lui-même et qui s'auto digéraient sans que cela soit à l'air libre forcément. La même chose chez cet arbre de Judée du Jardin des Plantes qu'on avait coupé il y a quelques années, qui était complètement creux et pourri, et en essayant de le traiter, en enlevant une

partie de son tronc, on s'est aperçu qu'à la base d'un complexe réitéré, vous aviez une grosse racine pivotante qui s'était nourrie de cette partie-là et puis qui ensuite s'était enfoncée dans le tronc. Alors, parfois ce ne sont pas des systèmes enracinaires mais ce sont des cordons de raccordement du système vasculaire, du complexe réitéré à l'axe porteur. Vous voyez ici chez une araliacée, ce système qui mime en fait une racine et qui va se connecter au système vasculaire de la tige support ou encore chez ce gnetum, cette espèce de système enracinaire qui semble ramper sous l'écorce de la plante initiale. Alors, je vous l'ai dit, il y a plusieurs types de réitération et notamment je vous ai parlé de la réitération séquentielle qui apparaît, qui résulte en une duplication de l'architecture de base. Dans d'autres cas, vous avez une réitération différée qui apparaît et on a vu que des caractères juvéniles comme les systèmes enracinaires de la base pouvaient réapparaître. Il peut s'agir d'autres critères. Vous savez que chez les mimosacées qui sont des légumineuses avec des feuilles le plus souvent bipennées, il y a plusieurs acacias qui ont, ce qu'on appelle des philodes : qu'est-ce que c'est un philode ? C'est la structure adulte, c'est en fait le pétiole de la feuille qui se latéralise et qui devient photosynthétique et qui s'aplatit. Vous voyez ici, une germination d'acacias koa aux îles Hawaï par exemple qui donnent des feuilles bipennées et ses feuilles bipennées se transforment ensuite en philodes qui seront la feuille adulte. Voilà, la phase de transition entre les deux où vous voyez ces deux structures qu'on ne peut pas confondre. La feuille ici, typique de la famille bipennée, et le philode qui est là. Alors, dans certains cas, vous avez la zone de transition, qui vous montre que ce philode est une émanation du pétiole qui s'aplatit, vous avez ici une forme intermédiaire où le pétiole est aplati. Il ressemble à la forme adulte et il ne reste de la feuille bipennée que la partie distale de la feuille. Sur l'arbre adulte, ici, il s'agit d'un autre acacia de l'île de la Réunion, vous avez uniquement des philodes. Mais, lorsque vous regardez des vieux arbres, avec des complexes réitérés qui sont apparus sur des parties âgées, vous retrouvez ces feuilles bipennées qui réapparaissent, donc des caractères juvéniles qui réapparaissent sur ces complexes et réitérés différés. Donc, vous le voyez, ce n'est pas une photocopie comme je vous l'ai dit, mais c'est plutôt une reprise de la séquence de développement plus ou moins complète bien sûr suivant la position dans laquelle elle apparaît. Ça veut dire quoi tout ça ? Ça veut dire que même si, au sein de la structure végétale, les complexes réitérés peuvent avoir une certaine autonomie, ils sont comme tout le reste de la plante soumis à une très forte hiérarchisation à une forte organisation et à ce que l'on appelle des gradients morphogénétiques qui font que les structures qui apparaissent auront telles ou telles structures en fonction de la position sur la plante, du stade architectural de cette plante et éventuellement bien entendu des conditions dans lesquelles pousse cette plante. Alors pour terminer, parce que tout ça aura été très dense, je m'excuse, c'est en anglais mais normalement ça ne pose pas problème, en plus, je vais vous le commenter, comment peut-on voir une plante ? Une plante peut être considérée comme un organisme multi échelle et comme un organisme où on va identifier des niveaux d'organisations qui vont se reproduire et desquels on va passer à d'autres par quelques phénomènes de répétitions qui sont au final peu nombreux et qui ne s'exprime pas forcément chez toute la plante. Le niveau élémentaire par rapport à notre approche, qui est une approche macroscopique encore une fois, c'est le métamère ou phytomère, c'est-à-dire une portion de tiges entre deux nœuds. Le nœud qui porte là où les feuilles plus les bourgeons axillaires. Cette structure élémentaire, c'est le niveau d'organisation élémentaire. Ce niveau d'organisation élémentaire va être reproduit par divers phénomènes, notamment lors de la croissance rythmique, on va reproduire, vous l'avez vu tout à l'heure des unités de croissance. Ces unités de croissance pourront être incluses dans des pousses annuelles qui vont constituer un nouveau niveau d'organisation. Si nous avons une croissance indéfinie, tout ça va donner naissance à des axes qui auront donc empilé plusieurs niveaux d'organisations successifs. Dans certains cas, comme chez le cocotier, le métamère se répète indéfiniment sans phase de repos ou d'absence d'élongation, et on a donc une croissance indéfinie et on passe directement du niveau du métamère à celui de l'axe. Enfin, dans le cas d'une croissance définie, on a vu qu'on allait avoir un développement

sympodiale qui peu aboutir à des sympodes linéaires et ces sympodes linéaires vont représenter l'équivalent d'un axe que l'on a ici. Ces modules pourront être par ailleurs mono ou polycycliques etc. Alors, vous le voyez, il s'agit d'un premier phénomène que nous avons vu ce matin, la croissance qui va reproduire et construire les niveaux d'organisation élémentaire chez un cocotier. En gros, on ne va pas dépasser ce stade-là, mais chez d'autres, on va avoir un autre processus de répétition qui s'appelle la ramification et qui va permettre de passer à une structure plus complexe aussi hautement hiérarchisée, c'est ce que l'on va appeler l'unité architecturale et cette unité architecturale pourra être le niveau maximal d'organisation de la plante ou pourra être lui-même dupliqué pour donner la plante entière. L'arbre métamorphosé par le phénomène que nous avons appelé la réitération. Donc, vous le voyez, la plante peut être vraiment vue comme un empilement de niveau d'organisation des plus simples au plus englobant, se faisant par des processus de répétition. Cette répétition toutefois ne va jamais, vous l'aurez compris, à travers ce cours, ne va jamais reproduire des choses identiques mais va produire des structures dont la nature et les paramètres vont varier au cours de l'autogénèse. Nous n'avons pas le temps de détailler cela mais en gros, retenez que les valeurs des paramètres d'une structure élémentaire, ici une unité de croissance, par exemple, vont évoluer suivant des gradients morphogénétiques très précis que vous voyez ici avec par exemple ce que l'on appelle l'effet de base qui va être l'augmentation progressive de la complexité de l'architecture de la plante et de la longueur des pousses annuelles successives émises ou bien en fonction de l'acrotonie qui a un gradient très local, qui va faire que chez le frêne par exemple, on a des branches au sommet et des rameaux courts à la base et puis, on pourra reproduire la même structure par un phénomène qu'on a appelé la réitération. C'est, cette vision de la plante ou sur ce schéma sont représentés par une même couleur et une même taille des entités élémentaires ayant le même âge physiologique et bien, c'est à partir de cette vision de la plante, de cette identification, qu'ont pu être développés par la suite des protocoles d'échantillonnage et des modèles mathématiques et informatiques de quantification et de simulation de l'architecture des plantes que l'on développe au sein du laboratoire mais pour lesquels il me faudrait au moins autant de temps sinon plus que ce que nous avons eu aujourd'hui pour vous parler, ce sera donc pour une autre fois.