

ACADEMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

## T H E S E

présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc  
pour obtenir le diplôme de DOCTORAT  
Spécialité : PHYSIOLOGIE, BIOLOGIE DES ORGANISMES ET DES POPULATIONS

*11/6/88*

### ARCHITECTURE ET SEXUALITE CHEZ QUELQUES PLANTES TROPICALES : LE CONCEPT DE FLORAISON AUTOMATIQUE.

par

Daniel BARTHELEMY

Soutenue le 20 Octobre 1988 devant le Jury composé de :

MM.	L.	THALER	Président
	P.	CHAMPAGNAT	Rapporteur
	H.	ESPAGNAC	Rapporteur
	J.J.	CRABBE	
	F.	HALLE	

ACADEMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

## **T H E S E**

présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc  
pour obtenir le diplôme de DOCTORAT  
Spécialité : PHYSIOLOGIE, BIOLOGIE DES ORGANISMES ET DES POPULATIONS

### **ARCHITECTURE ET SEXUALITE CHEZ QUELQUES PLANTES TROPICALES : LE CONCEPT DE FLORAISON AUTOMATIQUE.**

par

**Daniel BARTHELEMY**

Soutenue le 20 Octobre 1988 devant le Jury composé de :

<b>MM.</b>	<b>L.</b>	<b>HALER</b>	<b>Président</b>
	<b>P.</b>	<b>CHAMPAGNAT</b>	<b>Rapporteur</b>
	<b>H.</b>	<b>ESPAGNAC</b>	<b>Rapporteur</b>
	<b>J.J.</b>	<b>CRABBE</b>	
	<b>F.</b>	<b>HALLE</b>	

*A mes parents, dont l'aide, la  
compréhension et l'affection ont  
toujours soutenu mes recherches .*

*Aux plantes, qui par leur beauté,  
leur charme et leurs mystères  
les ont toujours suscitées.*

*"Toutes choses  
Proches ou lointaines,  
Secrètement  
Sont reliées les unes aux autres,  
Et vous ne pouvez toucher une fleur  
Sans déranger une étoile."*

Francis Thompson

## AVANT - PROPOS

Le travail présenté ici expose une partie des observations qui ont pu être faites au cours de quatre années de recherches sur l'architecture et la floraison des plantes tropicales. Bien que l'étude de végétaux cultivés dans diverses collections botaniques m'ait toujours fournie un riche matériel, c'est essentiellement sur des plantes poussant dans les conditions naturelles, en Asie du Sud-Est et en Guyane française, qu'ont portées mes investigations.

Pour ce travail j'ai bénéficié d'une allocation de recherches M. R. E. S. de Décembre 1983 à Décembre 1985. Deux voyages d'études en Guyane française ont été financés grâce à des crédits du C. N. R. S. , et la participation à deux A. T. P. respectivement intitulées : "Physiologie de la croissance et du développement des végétaux ligneux", et "Ontogénèse et paramètres structuraux: essai de quantification chez les végétaux actuels et fossiles".

Au terme de cet ouvrage, j'exposerai mon point de vue sur les problèmes posés par la floraison des végétaux, et les réflexions que cette étude a suscitées. Bien sûr, dans le temps imparti à la présente étude, il était impossible d'aborder tous les problèmes concernant la floraison, et ce travail n'a nullement la prétention de clore un chapitre aussi vaste. Néanmoins, les observations réunies au cours de cette étude, me semblent éclairer d'un jour nouveau certains aspects du processus floral, et notamment les modalités d'apparition et des manifestations successives de la sexualité au cours du développement et de la vie du végétal.

Cette étude a été réalisée au sein du Laboratoire de Botanique tropicale dirigé par le Professeur Francis HALLE à l'Institut de Botanique de Montpellier, dans le cadre de l'U.A. 327 "Institut des Sciences de l'évolution du C. N. R. S.

- A Monsieur Francis HALLE, Professeur à L'U. S. T. L. de Montpellier, je tiens à exprimer ici toute ma gratitude pour m'avoir accueilli au sein de son laboratoire et avoir accepté de diriger mes recherches. Au cours de ces années, il m'a fait partager son goût et sa passion pour les tropiques. Il a été un guide discret mais efficace, toujours ouvert aux discussions, et toujours prêt à partager sa grande érudition pour faire progresser la connaissance de la vie des plantes, en enrichissant les réflexions de son savoir et en encourageant le développement d'idées nouvelles.

- Monsieur le Professeur Louis THALER, directeur de l'U.A. 327 du C. N. R. S. , et Professeur à l'U. S. T. L. de Montpellier, m'a fait l'honneur de présider le jury de cette thèse. Je tiens à lui exprimer ma profonde reconnaissance pour l'intérêt qu'il a porté à ma personne ainsi qu'à mon travail.

- Monsieur le Professeur CHAMPAGNAT, de l'Université de Clermont-Ferrand m'a fait l'honneur d'être un des rapporteurs de cette thèse. Ses compétences remarquables en matière de morphogénèse et de physiologie végétale en font un censeur privilégié, et je lui suis extrêmement reconnaissant pour son soutien et l'intérêt qu'il a porté à ce travail.

- De même, je tiens à exprimer toute ma gratitude à Monsieur ESPAGNAC, Professeur à la Faculté d'Avignon, pour m'avoir fait l'honneur d'être un des rapporteurs de cette thèse et pour avoir accepté de juger mon travail.

- A Monsieur CRABBE, Chargé de cours à la Faculté des Sciences Agronomiques de Gembloux, j'exprime mes plus respectueux remerciements pour être venu de Belgique afin de juger ce travail, et pour les passionnants entretiens que nous avons eus.

- Monsieur le Professeur NOZERAN, m'a fait l'honneur d'accepter d'être membre invité de ce jury. Je lui exprime toute ma profonde reconnaissance pour sa gentillesse et sa générosité. Sa connaissance et sa perception des végétaux ont amplement contribué à soutenir et éclairer l'ensemble de mes recherches et le lecteur comprendra de lui-même tout ce que ce travail lui doit.

- Mes recherches doivent également beaucoup à Claude EDELIN, chargé de recherches au C. N. R. S. et membre du Laboratoire de Botanique Tropicale de Montpellier, qui étant en Guyane n'a pu faire partie de ce jury. La puissance de sa réflexion et sa connaissance intime des arbres en ont fait un interlocuteur privilégié au cours de ce travail. Je lui exprime ici toute mon amitié et ma reconnaissance pour les nombreuses discussions, parfois houleuses mais toujours amicales et passionnées, qui, en Guyane comme à Montpellier, n'ont eu de cesse d'enrichir ma pensée.

Ma gratitude va également à Manu et Rosen TORQUEBLAU, à Gordon SMITH et à toutes celles et tous ceux qui lors de mes séjours en Asie m'ont apporté leur aide et leur amitié.

Je remercie également le Directeur et les chercheurs du centre O. R. S. T. O. M. de Cayenne, qui m'ont procurés toutes les facilités pour pouvoir travailler dans des conditions excellentes en forêt guyanaise. J'adresse notamment toutes mes amitiés à Daniel et Gilou SABATIER pour leur accueil et leur aide en Guyane. De même, j'ai une pensée émue et pleine de gratitude pour Marie Françoise PREVOST dont l'aide, l'amitié, la gentillesse et une extrême générosité ont encouragés et soutenus mes travaux bien au-delà des limites de ce territoire.

J'adresse enfin mes plus sincères remerciements à tous ceux et toutes celles qui ont activement participé à la réalisation matérielle de ce travail, et plus particulièrement à Madame Jeannine BLANC, documentaliste au laboratoire, pour sa patience, sa compréhension et sa très grande compétence si souvent mise à contribution, à Mademoiselle Jill COURBET, dessinatrice à l'U. S. T. L. de Montpellier qui a utilisé tout son talent pour reproduire mes dessins avec une rare générosité, à Monsieur BARBRY, photographe à l'Institut Botanique de Montpellier, mais également à Christine HEINZ, Caroline LOUP, Isabelle VALLADE, Frederique VINOTTI, Jean Louis BOMPAR, Yves CARAGLIO, Georges MICHALOUD, ainsi qu'à tous les membres de L'Institut Botanique de Montpellier, pour leur aide bénévole et généreuse et les témoignages de leur amitié.

Au terme de cet avant-propos il m'apparaît qu'il est impossible d'exprimer ma reconnaissance à toutes celles et tous ceux dont j'ai croisé la route, tant en France qu'à l'étranger. Qu'ils soient néanmoins tous assurés de ma profonde gratitude et reçoivent le témoignage de ma plus sincère amitié.





# SOMMAIRE

<b>INTRODUCTION GENERALE</b>	p. 1
<b>PREMIERE PARTIE : Mise au point des connaissances actuelles en architecture végétale</b>	p. 8
<b>CHAPITRE 1 : Le concept d'architecture</b>	p. 9
<b>CHAPITRE 2 : Les caractères utilisés dans l'analyse architecturale d'une plante</b>	p. 10
<b>1. MODE DE CROISSANCE</b>	p. 10
1.1. Croissance rythmique ou continue	p. 10
1.2. Croissance définie ou indéfinie	p. 10
<b>2. MODE DE RAMIFICATION</b>	p. 11
2.1. Ramification terminale ou latérale	p. 11
2.2. Ramification monopodiale ou sympodiale	p. 11
2.3. Ramification rythmique, continue ou diffuse	p. 12
2.4. Ramification proleptique ou sylleptique	p. 12
<b>3. DIFFERENCIATION MORPHOLOGIQUE DES AXES</b>	p. 13
<b>4. POSITION DE LA SEXUALITE</b>	p. 15
<b>CHAPITRE 3 : Les concepts utilisés en architecture</b>	p. 16
<b>1. LE MODELE ARCHITECTURAL</b>	p. 16
1.1. Les plantes à axes végétatifs non ramifiés	p. 17
1.2. Les plantes à axes végétatifs ramifiés	p. 17
1.2.1. Les plantes à ramification entièrement sympodiale	p. 17
1.2.2. Les plantes à ramification entièrement monopodiale	p. 20
1.2.3. Les plantes combinant sympodes et monopodes	p. 20
1.2.4. Les plantes à axes végétatifs mixtes	p. 22
<b>2. LE DIAGRAMME ARCHITECTURAL</b>	p. 25
<b>3. LA REITERATION</b>	p. 30
3.1. La réitération traumatique	p. 31
3.2. La réitération adaptative	p. 31
3.2.1. La réitération proleptique	p. 33
3.2.2. La réitération sylleptique	p. 33

<b>CHAPITRE 4 : La méthode de l'analyse architecturale</b>	p. 41
1. LA DETERMINATION DU MODELE ARCHITECTURALE	p. 43
2. L'IDENTIFICATION DU DIAGRAMME ARCHITECTURAL	p. 43
3. LA MISE EN EVIDENCE DE LA REITERATION	p. 44
4. LA REPRESENTATION GRAPHIQUE DES RESULTATS	p. 45
<b>DEUXIEME PARTIE : Architecture et floraison chez quelques espèces tropicales</b>	p. 46
<b>CHAPITRE 1 : Matériel et méthode</b>	p. 47
1. SITES D'ETUDE	p. 47
2. CHOIX DES ESPECES	p. 48
3. METHODE ET NIVEAU D'ANALYSE	p. 50
<b>CHAPITRE 2. : Résultats</b>	p. 52
<i>Psychotria sp.</i> (RUBIACEAE)	p. 53
<i>Noisettia longifolia</i> HBK. (VIOLACEAE)	p. 55
<i>Encyclia vespa</i> (Vell.) Dressler (ORCHIDACEAE)	p. 60
<i>Solanum subinerme</i> Jacq. (SOLANACEAE)	p. 66
<i>Rynchantera grandiflora</i> (Aubl.) DC. (MELASTOMACEAE)	p. 72
<i>Piper cf. hispidum</i> Sw. (PIPERACEAE)	p. 76
<i>Piper paramaribense</i> C. DC. (PIPERACEAE)	p. 82
<i>Tabernaemontana undulata</i> Valh. (APOCYNACEAE)	p. 85
<i>Isertia spiciformis</i> DC. (RUBIACEAE)	p. 91
<i>Isertia coccinea</i> Vahl. (RUBIACEAE)	p. 98
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume (ULMACEAE)	p. 108
<i>Symphonia globulifera</i> L. f. (CLUSIACEAE)	p. 114
<i>Amphirrhox surinamensis</i> Eichl. (VIOLACEAE)	p. 131
<i>Anaxagorea dolichocarpa</i> Sprague et Sandw. (ANNONACEAE)	p. 141

<b>TROISIEME PARTIE : Discussion</b>	p. 151
<b>CHAPITRE 1 : L'apparition de la sexualité</b>	p. 152
1. VARIATIONS CHEZ LES PLANTES MONOPODIALES	p. 157
2. LE CAS DES PLANTES MODULAIRES	p. 159
3. LE CAS DES PLANTES CAULIFLORES	p. 162
4. LE CAS DE QUELQUES PLANTES A METAMORPHOSE	p. 166
5. LE CAS DES PLANTES MONOCARPIQUES	p. 169
6. CONCLUSION	p. 172
<b>CHAPITRE 2 : Les phases ultérieures de développement : "l'envahissement par la floraison"</b>	p. 176
1. L'ENVAHISSEMENT PAR LA FLORAISON DE LA PLANTE CONFORME A SON MODELE INITIAL : LA NOTION DE "GRADIENT DE FLORAISON"	p. 177
1.1. L'analyse des faits	p. 177
1.2. Conclusions	p. 180
1.2.1. Gradients apparants et gradients latents de floraison	p. 181
1.2.2. Le gradient de floraison, reflet d'un gradient morphogénétique global	p. 184
1.2.3. Les différents niveaux d'expression du gradient de floraison	p. 187
1.2.4. Traduction morphogénétique du gradient de floraison à la périphérie de la plante conforme à son modèle initial	p.188
2. L'ENVAHISSEMENT PAR LA FLORAISON SUR L'INDIVIDU REITERE	p. 190
2.1. Relation entre la position des complexes réitérés et l'expression de leur sexualité	p. 190
2.1.1. L'analyse des faits	p. 190
2.1.2. Conclusions	p. 194
2.1.2.1. L'envahissement par la floraison à l'échelle du complexe réitéré total : la notion de "phase végétative"	p. 194
2.1.2.2. L'envahissement par la floraison des complexes réitérés totaux en fonction de leur position sur la plante entière : le concept d' "unité architecturale minimale"	p. 195
2.1.2.3. La notion de gradient de floraison chez les plantes réitérées	p. 212
2.2. L'influence de l'âge de la plante sur la floraison des complexes réitérés	p. 214
3. CONCLUSION: L'ASPECT AUTOCATALYTIQUE DE LA FLORAISON	p. 223

<b>CHAPITRE 3 : Conclusion : le concept de floraison automatique</b>	p. 224
1. DEFINITION	p. 224
2. INFLUENCE DES FACTEURS EXTERNES ET DEROULEMENT DE LA FLORAISON AUTOMATIQUE	p. 227
2.1. Introduction	p. 227
2.2. L'analyse de quelques faits d'observation	p. 227
2.3. Conclusions	p. 235
<b>CONCLUSION GENERALE</b>	p. 238
<b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</b>	p. 239
<b>ANNEXE BIBLIOGRAPHIQUE : Liste des principaux travaux réalisés en architecture végétale</b>	p. 255
<b>ILLUSTRATION PHOTOGRAPHIQUE</b>	p. 263

## LISTE DES PLANCHES, FIGURES ET TABLEAUX.

### PLANCHES :

Planche 1 : Les critères de l'analyse architecturale	p. 14
Planche 2 : Les modèles architecturaux	p. 19
Planche 3 : les modèles architecturaux (suite)	p. 21
Planche 4 : les modèles architecturaux (suite et fin)	p. 23
Planche 5 : La réitération traumatique	p. 32
Planche 6 : La réitération adaptative	p. 34
Planche 7 : Le développement de l'arbre forestier	p. 36
Planche 8 : Le développement par intercalation	p. 40
Planche 9 : Lieux et sites d'étude	p. 49
Planche 10 : <i>Psychotria sp.</i>	p. 54
Planche 11 : <i>Noisettia longifolia</i>	p. 57
Planche 12 : <i>Noisettia longifolia</i>	p. 59
Planche 13 : <i>Encyclia vespa</i>	p. 65
Planche 14 : <i>Solanum subinerme</i>	p. 69
Planche 15 : <i>Solanum subinerme</i>	p. 71
Planche 16 : <i>Rhynchantera grandiflora</i>	p. 74
Planche 17 : <i>Rhynchantera grandiflora</i>	p. 75
Planche 18 : <i>Piper cf. hispidum</i>	p. 79
Planche 19 : <i>Piper paramaribense</i>	p. 84
Planche 20 : <i>Tabernæmontana undulata</i>	p. 88
Planche 21 : <i>Tabernæmontana undulata</i>	p. 90
Planche 22 : Développement et structure d' <i>Isertia spiciformis</i> DC. conforme à son modèle initial	p. 93
Planche 23 : Structure des complexes réitérés chez <i>Isertia spiciformis</i> DC.	p. 97

Planche 24 : Individu florifère d' <i>Isertia coccinea</i> Vahl conforme à son modèle initial	p. 100
Planche 25 : <i>Trema micrantha</i>	p. 111
Planche 26 : <i>Trema micrantha</i>	p. 113
Planche 27 : <i>Symphonia globulifera</i>	p. 116
Planche 28 : <i>Symphonia globulifera</i>	p. 118
Planche 29 : Répartition de la sexualité au cours de la croissance d'une branche, et de l'arbre chez <i>Symphonia globulifera</i>	p. 123
Planche 30 : Réitération partielle chez <i>Symphonia globulifera</i>	p. 126
Planche 31 : Expression des potentialités réitératives chez <i>Symphonia globulifera</i>	p. 128
Planche 32 : <i>Amphirrhox surinamensis</i>	p. 133
Planche 33 : <i>Amphirrhox surinamensis</i>	p. 136
Planche 34 : <i>Amphirrhox surinamensis</i>	p. 138
Planche 35 : <i>Amphirrhox surinamensis</i>	p. 140
Planche 36 : <i>Anaxagorea dolichocarpa</i>	p. 144
Planche 37 : <i>Anaxagorea dolichocarpa</i>	p. 146
Planche 38 : <i>Anaxagorea dolichocarpa</i>	p. 150
Planche 39 : Deux exemples de <i>Phyllanthus</i> L. à rameaux dimorphes	p. 155
Planche 40 : Mode de croissance et apparition de la sexualité chez quelques plantes cauliflores	p. 165
Planche 41 : Apparition de la sexualité chez deux espèces à métamorphose	p. 168
Planche 42 : Architecture de quelques plantes monocarpiques	p. 171
Planche 43 : Apparition de la sexualité	p. 174
Planche 44 : Gradients apparants et gradients latents de floraison	p. 183
Planche 45 : Le gradient de floraison, reflet d'un gradient morphogénétique global	p. 186
Planche 46 : Diagramme architectural et unité minimale	p. 200
Planche 47 : Représentation schématique des "age state" au cours de l'ontogénèse de trois espèces	p. 204

Planche 48 : Floraisons néoténiques	p. 210
Planche 49 : Représentation schématique de la répartition des inflorescences sur les complexes réitérés en fonction de leur position	p. 213
Planche 50 : <i>Araucaria columnaris</i> et <i>Caryota urens</i>	p. 218
Planche 51 : Représentation schématique de la répartition des inflorescences sur les complexes réitérés en fonction de leur position sur la plante mère et l'âge de celle-ci	p. 222

## FIGURES :

Figure 1 : Architecture de <i>Picea abies</i>	p. 27
Figure 2 : Architecture de <i>Chamæcyparis lawsoniana</i>	p. 29
Figure 3 : <i>Piper cf. hispidum</i>	p. 81
Figure 4 : Architecture d'un individu entièrement sexualisé d' <i>Isertia coccinea</i>	p. 103
Figure 5 : Nombre de nœuds formés avant la floraison terminale par les modules successifs A2, A3,... des branches séquentielles d'un individu âgé d' <i>Isertia coccinea</i>	p. 104
Figure 6 : Architecture des complexes réitérés en fonction de leur position sur l'arbre chez <i>Isertia coccinea</i>	p. 107
Figure 7 : <i>Symphonia globulifera</i>	p. 119
Figure 8 : <i>Symphonia globulifera</i>	p. 120
Figure 9 : Architecture des complexes réitérés chez <i>Symphonia globulifera</i>	p. 130
Figure 10 : <i>Anaxagorea dolichocarpa</i>	p. 148

## TABLEAUX :

Tableau 1 : Diagramme architectural de <i>Picea abies</i> (L.) Karsten	p. 27
Tableau 2 : Diagramme architectural de <i>Chamæcyparis lawsoniana</i> (A. Murray) Parl.	p. 28





# INTRODUCTION GENERALE

*"Scientific advances often come from uncovering a hitherto unseen aspects of things as a result, not so much of using some new instrument, but rather of looking at objects from a different angle."*

F. JACOB, 1977



Les problèmes posés par la floraison des Angiospermes occupent une place fondamentale au sein des recherches en biologie végétale. En partie dû à l'attrait qu'exercent les fleurs sur l'esprit humain, cet intérêt pour la floraison résulte davantage encore de son importance économique directe ou en tant qu'étape fondamentale vers la production de fruits ou de graines comestibles.

Reconnue en tant que discipline scientifique au 18ème siècle seulement, la phénologie est très certainement une des premières approches du processus floral. Dès l'Antiquité, SOPHOCLE, ARISTOTE, VIRGILE, PLINE,... notent les dates d'épanouissement des fleurs et établissent des calendriers à l'usage des agriculteurs (LE FLOC'H, 1969). En 1751, LINNE propose d'étudier systématiquement les dates d'apparition et de floraison des plantes. Hanté par le "fouillis" végétal et l'idée que Dieu, créant les êtres vivants n'avait pu procéder qu'avec ordre et méthode, il dissèque les fleurs, analyse leur structure, sépare, regroupe, classe les plantes et définit les bases de la systématique végétale moderne (LINNE, 1753, 1754).

A la même époque, nombreux sont les botanistes qui considèrent la plante dans sa totalité, y voit une entité cohérente, et s'interrogent sur les fondements de la structure végétale. La fleur apparaît alors comme l'aboutissement d'une transformation progressive d'organes au cours du développement de la plante, et, comme le montrent les propos de GËTHE (1790), physiologie et morphologie ne sont pas dissociées :

"- Le passage à la floraison, nous le voyons s'effectuer plus ou moins vite. Dans ce dernier cas, nous remarquons que les feuilles de la tige commencent à se resserrer à nouveau à partir de la périphérie, à perdre en particulier leurs multiples découpures, et par contre à s'élargir plus ou moins à leur partie inférieure, là où elles adhèrent à la tige; en même temps nous voyons, sinon les entre-noeuds de la tige notablement allongés, du moins celle-ci, par rapport à son état précédent, de forme beaucoup plus délicate et frêle.

- On a remarqué qu'une nourriture abondante entravait la floraison, qu'une nourriture modérée et même chichement mesurée la favorisait. Par-là se révèle plus évidemment encore l'action des feuilles dont nous venons de parler. Aussi longtemps que des sèves plus rudimentaires doivent être évacuées, la plante doit développer des organes qui se fassent les instruments de ce besoin. Si la nourriture arrive en excès, il faut que l'opération soit constamment répétée, et la floraison devient par là même impossible. Si on prive la plante de nourriture, on allège et on abrège au contraire cette action de la nature; les organes des noeuds s'affinent, les effets des sèves non altérées sont plus purs et plus vigoureux, la métamorphose des parties devient possible et s'effectue sans interruption."

Evoqué par GOETHE, l'antagonisme entre une forte croissance végétative et la floraison d'une plante fût de longue date révélé par les pratiques agricoles et horticoles.

Au début de ce siècle, la plupart des résultats obtenus en physiologie corroboraient ces premières observations, et pour KLEBS (1913, 1918) la floraison d'une plante était directement contrôlée par son statut nutritionnel. A la suite de plusieurs travaux, ce même auteur soutenait qu'un rapport élevé entre carbone et azote endogènes d'une plante (rapport C/N) était essentiel à sa floraison. Cette théorie, dont le mérite était de prendre en compte les phénomènes de nutrition et de photosynthèse au sein de la plante entière fût toutefois contredite par plusieurs exemples et progressivement abandonnée.

Avec la découverte des effets du photopériodisme (TOURNOIS, 1912; GARNER et ALLARD, 1920, 1923), et de la vernalisation (LYSSENKO, 1935) dont l'historique a largement été retracé par plusieurs auteurs (EVANS, 1969; MURNEEK et WHITE, 1948;...) les conceptions sur le déterminisme de la floraison devaient complètement s'inverser. On s'est alors prioritairement attaché à analyser le contrôle environnemental du processus floral, et la perception par la plante des facteurs externes (voir BERNIER et al., 1981 a), ce qui devait conduire à l'idée que les plantes sont incapables de fleurir tant qu'elles n'y sont pas induites par des facteurs externes favorables. Recevant le support de nombreuses expériences, notamment de greffage, cette conception devait alors donner naissance à la théorie du "florigène" (CHAILAKHIAN, 1937), supposé de nature hormonale et universelle. Cette théorie, par sa simplicité, devait rapidement recevoir un accord unanime. Néanmoins, malgré un demi-siècle de travaux intensifs et minutieux, cette "hormone de floraison" ou "florigène" n'a jamais pu être isolée, et une quantité croissante de résultats ne semblent pas pouvoir être expliqués par ce seul concept (BERNIER et al., 1981).

Quelques années plus tard, LONA (1949) et DENFFER (1950), adoptant un point de vue différent proposaient la théorie des "inhibiteurs de floraison". Selon ce concept, les plantes poussant dans des conditions défavorables à la floraison, produiraient un ou plusieurs inhibiteurs de la floraison, et l'initiation florale n'interviendrait que sous l'effet de conditions empêchant leur production. Mais là aussi, la validité et la généralisation de ce concept sont largement sujettes à controverse, et comme l'écrivent BERNIER et al. (1981),... "si nous voulons faire plus qu'affiner des concepts établis principalement dans les années 1930 - 1940, il est urgent de remettre en question l'infrastructure qui les supporte, et d'explorer de nouvelles approches du problème."

En effet, même si l'influence des facteurs externes sur l'initiation florale a été mise en évidence de façon indéniable chez plusieurs espèces (principalement herbacées et originaires des régions tempérées), cette composante exogène, à elle seule, ne permet pas de rendre compte de tous les aspects du processus floral, et ne conduit pas à une compréhension générale du déterminisme de la floraison chez l'ensemble des végétaux supérieurs. Bien plus, chez bon nombre d'espèces, l'action des facteurs externes semble faible, voire négligeable, suggérant un déterminisme purement endogène de la floraison.

Tel est le cas de certaines variétés de Maïs (GALINAT et NAYLOR, 1951) ou d'Arachide (VAN ROSSEN et BOLHUIS, 1954; FORTANIER, 1957) qui possèdent des primordia de fleurs ou d'inflorescences déjà présents dans la graine, et qui ne peuvent pratiquement pas être empêchés de fleurir. De même, les variétés précoces de Pois montrent les premiers signes de floraison dans la graine et fleurissent en lumière continue ou à l'obscurité complète, avec ou sans traitements préalables par le froid et privés ou non d'azote et de carbohydrates (BERNIER, 1964).

L'analyse phénologique de la flore tropicale et équatoriale - plus riche et soumise à des conditions climatiques généralement moins rigoureuses que celles des zones tempérées - nous fournit de nombreux cas où la floraison apparaît comme un événement indépendant des facteurs du milieu. Ainsi, même si la plupart des auteurs s'accordent à reconnaître l'existence de rythmes saisonniers à l'échelle des communautés végétales tropicales (SABATIER, 1985), des analyses phénologiques plus fines au niveau spécifique ou infra-spécifique, mettent en évidence chez plusieurs espèces, l'existence d'un rythme interne de floraison.

Un cas évident d'indépendance de la floraison vis à vis du milieu; est celui des plantes tropicales qui fleurissent toute l'année, indépendamment des variations climatiques saisonnières. De tels exemples de plantes à floraison continue ont été décrits depuis de nombreuses années et reconnues par divers auteurs sur tous les continents et pour des espèces représentant des types biologiques variés allant des herbes (JAEGER, 1952; KIEW, 1986; KOHYAMA et HOTTA, 1986) aux arbres et arbustes (COSTER, 1923; CORNER, 1952; KORIBA, 1958; ALVIM, 1964; PUTZ, 1979; NG, 1984) en passant par les plantes épiphytes (BÜNNING, 1956) ou lianescentes (GENTRY, 1974; CHARLES-DOMINIQUE et al., 1981).

Mais la flore tropicale nous offre bien d'autres cas qui plaident en faveur d'un rythme endogène de floraison. Ainsi en va-t-il de maintes espèces dont les individus,

poussant dans des conditions écologiques identiques, ne sont pas tous, à un moment donné, dans le même état phénologique, certains étant entièrement végétatifs tandis que d'autres, poussant côte à côte et ayant environ le même âge, se trouvent au même moment en pleine floraison. De tels exemples ont été maintes fois décrits sur tous les continents (KORIBA, 1958; PUTZ, 1979; BORCHERT, 1980; PUIG, 1981; BAWA, 1983; NG, 1984; MICHALOUD, 1988) et pour certains auteurs (NG, 1984) pourraient représenter le comportement phénologique le plus fréquent sous les tropiques.

Plus étonnant encore est le cas des arbres tropicaux qui montrent un désynchronisme phénologique au sein même de l'individu, ce qui se traduit à un instant donné par la juxtaposition sur une même plante, de branches entièrement végétatives tandis que d'autres sont couvertes de fleurs ou d'inflorescences. Bien connu chez le manguier pour lequel il a reçu le nom d'erratisme (SCARRONE, 1969), ce comportement caractérise en fait de nombreuses espèces ligneuses tropicales (SCHIMPER, 1903; HOLTUM, 1940; BÜNNING, 1956; KORIBA, 1958; MEDWAY, 1972; BAWA, 1983; BORCHERT, 198; NG, 1984; LIM AH LAN, 1986; COSTES, 1988).

De façon plus générale, indépendamment de son origine (tropicale ou tempérée) et de ses éventuels besoins à l'égard des facteurs du milieu (froid, photopériodisme, ...) l'aptitude à fleurir d'une plante dépend de son stade physiologique, et l'existence à partir de la germination, d'une phase juvénile ou phase de maturation végétative durant laquelle la plante est incapable de fleurir, a fait l'objet de maintes descriptions de la part des morphologistes et physiologistes (DIELS, 1906; PASSECKER, 194, 1958; SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL, 1954, 1959; REMY, 1951; STOKES et VERKERK, 1951; ROBBINS, 1957, 1961; WAREING, 1961; ZEEVAART, 1962; STOUTEMEYER, 1964; VISSER, 1964; DOORENBOS, 1965a; PICARD, 1965; TRAN THAN VAN - LE KIEM NGOC, 1965; VISSER et DE VRIES, 1970; ZIMMERMAN, 1972; BORCHERT, 1976; SCHWABE, 1976;...).

Une fois apparues les premières fleurs, la plante qui a atteint sa **maturité de floraison** peut être considérée comme adulte (WAREING, 1959).

L'apparition de la sexualité peut entraîner la mort de l'organisme (plantes monocarpiques) mais le plus souvent (plantes polycarpiques), elle n'empêche pas le développement ultérieur du végétal qui poursuit sa croissance et pourra refleurir tout au long de sa vie. Dans tous les cas, lorsque la floraison a lieu, la différenciation des

organes reproducteurs ne concerne jamais l'ensemble des méristèmes caulinaires d'une plante. Bien au contraire, les inflorescences sont localisées sur certaines parties du végétal et occupent une place très précise au sein de son appareil végétatif (CHOUARD et LOURTIUUX, 1959; ROUX, 1966; BANCILHON, 1969; ATTIMS, 1969; MIGINIAC, 1970, 1973, 1974; MIGINIAC et LACOMBE, 1973; EDELIN, 1977, 1984,...) montrant qu'il existe un lien étroit entre l'architecture (HALLE et OLDEMAN, 1970) d'une plante et la répartition de ses inflorescences.

Tous ces exemples suggérant l'idée d'un déterminisme interne de la floraison, on peut se demander s'il ne faut pas voir l'origine du processus floral dans l'architecture même de la plante, et dans quelle mesure la transformation d'un méristème en structure reproductrice n'est pas la conséquence de la structure (ou du degré de structure) de son appareil végétatif ?

Afin de tenter de répondre à cette double question, le but de ce travail est de décrire et d'analyser le lien entre l'architecture d'une plante et la répartition de ses inflorescences, et par la comparaison de son mode d'expression chez diverses espèces de tenter d'en déduire les processus fondamentaux qui déterminent et contrôlent l'apparition et les manifestations ultérieures de la sexualité au cours du développement du végétal.

Pour cela nous avons étudié la distribution des inflorescences au sein de l'architecture de quelques plantes au cours des phases successives de leur croissance depuis la germination jusqu'à la mort. L'apparition, la répartition et les manifestations successives de la sexualité ont été décrites chez les individus de plusieurs espèces, observées en zone tropicale humide où la relative stabilité du climat permet l'expression d'une grande diversité architecturale.

- L'architecture végétale étant une discipline récente, et de nombreux concepts nouveaux ayant été établis depuis la parution des premiers ouvrages de synthèse (HALLE et OLDEMAN, 1970; HALLE, OLDEMAN et TOMLINSON, 1978)\* , il nous a semblé utile dans une première partie d'effectuer une mise au point des connaissances actuelles dans ce domaine afin de définir les différents concepts qui seront utilisés tout au long de notre étude et de décrire brièvement la méthode générale appliquée lors de l'analyse architecturale d'une plante.

---

\* De fréquentes références étant faites à HALLE et OLDEMAN (1970), et à HALLE, OLDEMAN et TOMLINSON (1978), nous nous référerons pour plus de concision, respectivement à "H.O.", 1970, et à "H.O.T.", 1978 dans toute la suite de notre texte.

- Après une brève présentation des sites de notre étude, du matériel observé et de notre méthode d'analyse, la deuxième partie expose les faits d'observations et les principaux résultats obtenus.

- Ceux-ci seront alors comparés, discutés et replacés dans un contexte plus général au cours de la troisième partie qui tentera de dégager une interprétation générale du phénomène de la floraison chez les végétaux, sur les bases de l'apport tropicaliste.



## Première partie

# MISE AU POINT DES CONNAISSANCES ACTUELLES EN ARCHITECTURE VEGETALE

*... "la morphologie constitue une des parties les plus intéressantes de l'Histoire naturelle dont elle peut être considérée comme l'âme."*

Ch. DARWIN, 1880

(in R. NOZERAN, 1978)

# Chapitre 1

## LE CONCEPT D'ARCHITECTURE. \*

L'architecture peut être définie comme l'ensemble des formes structurales que présente la plante à un moment donné de son existence.

"L'architecture d'une plante repose sur la nature et l'agencement relatif de chacune de ses parties ; elle est, à tout moment, l'expression d'un équilibre entre des processus endogènes de croissance et des contraintes extérieures exercées par le milieu.

L'objet de l'analyse architecturale est de mettre en évidence ces processus endogènes au moyen de l'observation. Elle décrit la série d'architectures prises par l'organisme depuis le stade plantule jusqu'à sa mort et, de leur comparaison en déduit la loi de croissance qui a guidé cette succession dans l'espèce considérée". (EDELIN, 1984).

Quelle que soit sa complexité, le végétal est abordé dans sa totalité, et son développement envisagé d'un point de vue dynamique.

Au-delà de sa valeur conceptuelle, l'architecture fournit une méthode précise d'analyse fondée sur l'observation de quelques caractères simples ayant trait, au mode de croissance et de ramification, à la différenciation morphologique des axes et à la position de la sexualité. La plupart de ces critères d'analyse sont des caractères morphologiques classiques, mais leur fréquente utilisation justifie quelques brefs rappels de leur définition.

---

\* Bien que le concept d'architecture s'étende au système racinaire (Voir Annexe Bibliographique), les connaissances dans ce domaine sont encore fragmentaires et nous nous limiterons ici à la description de l'architecture des parties aériennes.

## Chapitre 2.

# LES CARACTERES UTILISES DANS L'ANALYSE ARCHITECTURALE D'UNE PLANTE.

### 1. MODE DE CROISSANCE.\*

#### 1. 1. Croissance rythmique ou continue.

La croissance primaire d'un axe est le résultat de plusieurs composantes (CHAMPAGNAT et al., 1986a) que l'on peut regrouper en deux événements distincts et coordonnés: l'organogénèse et l'élongation.

La **croissance** d'un axe est **rythmique** lorsqu'elle montre une alternance régulière de phases d'élongation et de repos (pl. 1, fig. 1).

- L'**unité de croissance** (U. C.) correspond à la portion d'axe qui se développe lors d'une phase d'élongation de durée P.

- L'**unité de morphogénèse** (U. M.) - définie par HALLE et MARTIN (1968) - correspond, quant à elle, à la série d'organes mis en place à l'état d'ébauches par le méristème au cours d'une phase ininterrompue d'organogénèse.

La **croissance** d'un axe est **continue** quand ce dernier montre une absence totale de repos, ce qui suppose un synchronisme parfait entre organogénèse et élongation.

#### 1. 2. Croissance définie ou indéfinie.

Un axe feuillé est dit à **croissance indéfinie** quand son méristème apical garde la possibilité de fonctionner indéfiniment. Sa **croissance** est au contraire **définie** lorsque son méristème apical se transforme et cesse de fonctionner à un moment donné.

---

\* La croissance en épaisseur (croissance secondaire) due au fonctionnement d'un cambium, n'est pas envisagée.

## 2. MODE DE RAMIFICATION

Bien que certains végétaux vasculaires soient constitués par un axe végétatif aérien unique, la plupart d'entre eux sont ramifiés suivant diverses modalités.

### 2. 1. Ramification terminale ou latérale.

Chez quelques plantes la **ramification** est **terminale** et s'effectue alors par division du méristème apical en plusieurs parties, égales ou inégales, chacune à l'origine d'un nouvel axe. Mais chez la très grande majorité des plantes vasculaires, la **ramification** est **latérale** et le rameau se développe à partir d'un méristème axillé par un organe foliaire.

### 2. 2. Ramification monopodiale ou sympodiale.

La différence entre ces deux modes de ramification résulte du fonctionnement indéfini (**ramification monopodiale**) ou défini (**ramification sympodiale**) de l'ensemble des méristèmes d'un même système ramifié, qui constitue respectivement un **monopode** ou un **sympode**. Dans certains cas, sympodes et monopodes coexistent sur la même plante.

Dans un système sympodial (pl. 1, fig. 2a), la plante se construit par une succession d'axes à croissance définie, qualitativement équivalents, que nous appellerons **modules** (pl. 1, fig. 2b).

Les concepts de module et de construction modulaire sont d'une importance fondamentale dans la description du mode de croissance des organismes animaux ou végétaux, mais leur définition exacte se heurte à la diversité des disciplines qui les utilisent (Voir HARPER, ROSEN et WHITE, 1986).

En architecture végétale, le concept de module (ou article) est né des travaux de PREVOST (1967) sur les APOCYNACEAE avant d'être élargi à l'ensemble du règne végétal (PREVOST 1978; H.O.T. 1978).

Les caractéristiques d'un module sont celles d'un axe feuillé dont la croissance est définie par la transformation de son apex en inflorescence, en épine, en vrille, ou par le parenchymatisation de son méristème édificateur (Voir PREVOST, 1978; WHITE, 1979).

En 1986, HALLE redéfinissait le module comme : " un axe feuillé qui réalise toute la séquence de différenciation, depuis l'initiation du méristème édificateur, jusqu'à la transformation de ce méristème en structure sexuelle".

En général, le module n'est pas isolé, mais intégré dans un système modulaire; le processus peut alors se répéter indéfiniment d'un module au suivant et l'organisme a une croissance entièrement sympodiale.

Le cas le plus simple est celui où tous les axes d'une plante sont des modules identiques. Toutefois, comme nous le verrons par la suite, l'utilisation des concepts de module et de construction modulaire s'étend fréquemment à d'autres types de plantes.

- Un individu peut présenter une construction entièrement modulaire à partir de deux types de modules différents.

- Une partie seulement de l'organisme peut montrer une construction modulaire. Il peut alors s'agir du tronc, ou des branches latérales.

### 2. 3. Ramification rythmique, continue ou diffuse.

Si toutes les aisselles foliaires de l'axe porteur développent un rameau, la **ramification est continue**. Lorsque ces rameaux sont irrégulièrement espacés et naissent à partir de quelques méristèmes axillaires seulement la **ramification est diffuse**. Enfin, lorsque ces rameaux forment des groupes régulièrement espacés sur l'axe porteur, la **ramification est rythmique**.

### 2. 4. Ramification proleptique ou sylleptique.

Le moment d'élongation d'un rameau est une caractéristique fréquemment utilisée pour définir et préciser le mode de croissance d'un système ramifié.

"Lorsqu'un méristème latéral est formé, il peut soit se développer immédiatement, soit entrer en repos et fonctionner après une phase de latence plus ou moins longue" (EDELIN, 1984). Selon la nomenclature de SPÄTH (1912) reprise par TOMLINSON et GILL (1973) on parle respectivement de **rameaux sylleptiques** ou **proleptiques**.

Le fonctionnement **immédiat** ou **différé** dans le temps (développement retardé) des méristèmes latéraux s'accompagne très souvent de caractères morphologiques propres à chaque type d'axes :

- un rameau proleptique (pl. 1, fig. 3) issu d'un bourgeon latent possède généralement à sa base plusieurs cataphylles séparées par des entrenoeuds courts.
- un rameau sylleptique (pl. 1, fig. 4) en revanche ne montre pas de cataphylles basales. Son premier entrenoeud (**hypopodium**) est long et les feuilles qu'il porte sont toutes assimilatrices.

### 3. DIFFERENCIATION MORPHOLOGIQUE DES AXES

Dans un système ramifié, tous les axes ne présentent pas les mêmes caractéristiques et on distingue schématiquement des **axes orthotropes** et des **axes plagiotropes**.

Bien que la distinction entre ces deux types d'axes soit fondamentale en architecture, leur définition précise se heurte à une grande diversité d'expression et la plupart des auteurs (ROUX, 1966; EDELIN, 1977, 1984; TOMLINSON, 1986) s'accordent pour considérer l'orthotropie et la plagiotropie comme des syndromes de caractères.

Même s'il convient de garder présent à l'esprit que tous les intermédiaires existent, on peut considérer comme... "orthotrope un axe dont la direction de croissance est verticale et dont la disposition des organes latéraux, feuilles et ramifications, lui confère une symétrie radiale. Un axe plagiotope en revanche se développe dans un plan horizontal ou oblique et présente une nette dorsi-ventralité. L'axe orthotrope a généralement une phyllotaxie spiralée, tandis qu'elle est surtout distique sur l'axe plagiotope" (EDELIN, 1984).

Deux types particuliers de plagiotropie méritent une attention spéciale du fait qu'ils interviennent dans la caractérisation de certains modèles architecturaux. Ils définissent des rameaux à croissance sympodiale chez lesquels l'horizontalité est obtenue par la juxtaposition des parties proximales horizontales de chaque élément du sympode. Suivant que la partie dressée, distale, de ces éléments, située au-dessus du relais, présente une croissance indéfinie, ou définie par la transformation de son apex en inflorescence, on parle respectivement de **plagiotropie par apposition** (pl. 1, fig. 5) ou de **plagiotropie par substitution** (pl. 1, fig. 6).

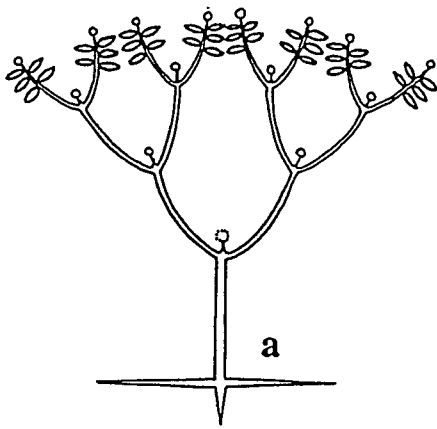
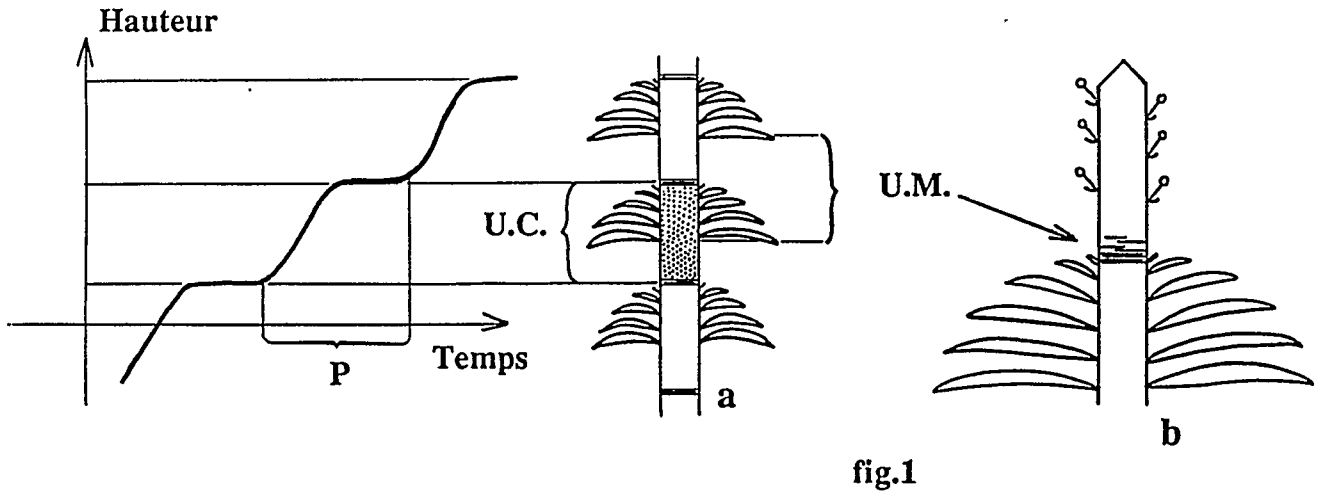
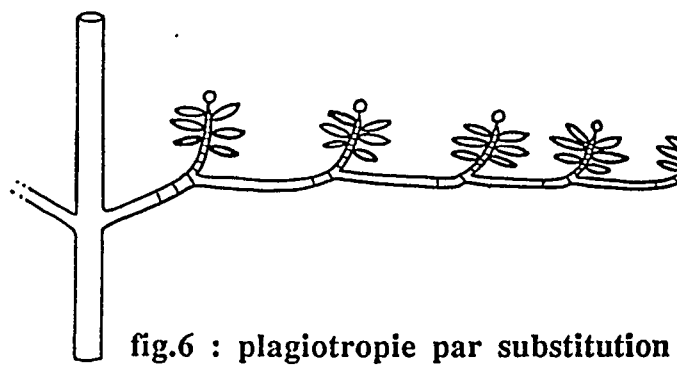
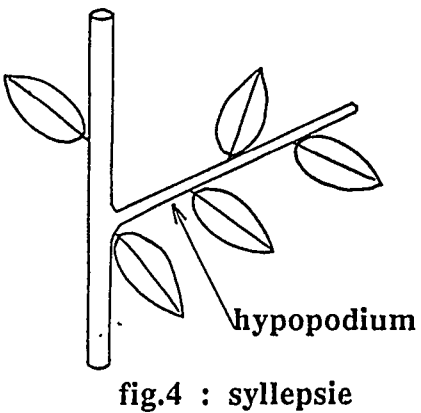
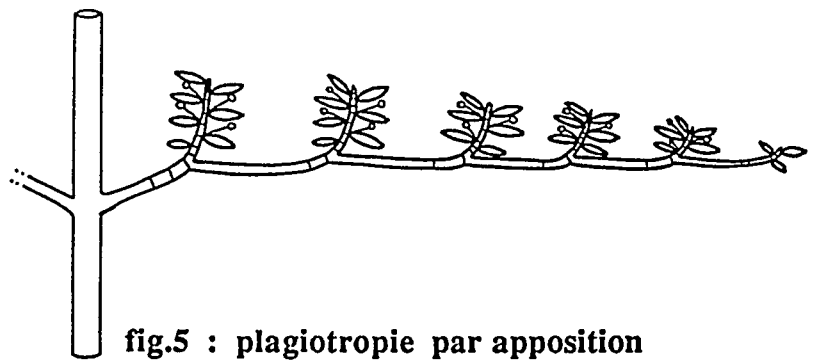
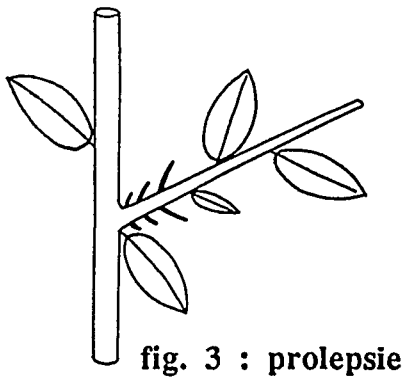
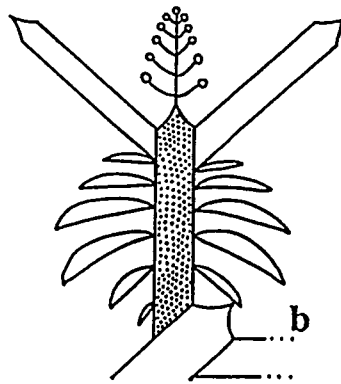


fig.2



#### 4. POSITION DE LA SEXUALITE

En toute rigueur, une fleur est toujours terminale sur son axe porteur, puisque sa formation est le résultat de la transformation irréversible du méristème apical. Toutefois, il est utile de distinguer une **sexualité latérale** qui n'entrave pas le développement d'un végétal et, une **sexualité terminale** qui bloque définitivement la croissance végétative d'un axe. Dans ce dernier cas, l'apparition d'un ou plusieurs relais de croissance permet d'assurer la pérennité de l'organisme en formant un sympode.



## Chapitre 3.

# LES CONCEPTS UTILISES EN ARCHITECTURE

## 1. LE MODELE ARCHITECTURAL

Le modèle architectural ou plus simplement modèle, peut être défini comme la série d'architectures qui se succèdent chez une même plante au cours du temps.

Le modèle architectural est une stratégie de croissance inhérente à la plante.

"Il correspond au mode de développement de l'organisme placé dans des conditions écologiques stables et non contraignantes. En ce sens il exprime la nature et la séquence de fonctionnement de ses processus morphogénétiques endogènes et correspond au programme fondamental de croissance sur lequel repose toute l'architecture de l'organisme" (EDELIN, 1984).

"Le modèle initial débute avec la germination et se manifeste ensuite par la formation successive et ordonnée d'organes : si, parmi ces organes, se trouvent des branches, nous parlons de ramification séquentielle" (OLDEMAN, 1974).

Chaque modèle est défini par une combinaison particulière des caractères architecturaux précédemment décrits, notamment : l'absence ou la présence de ramification, le mode de ramification, la différenciation morphologique des axes et la position de la sexualité. Le nombre théorique de ces combinaisons est très élevé. Néanmoins, pour l'ensemble des végétaux étudiés à ce jour, il semble n'exister que 23 modèles architecturaux, dont nous rappelons les caractéristiques principales dans les pages qui suivent.

Ces modèles architecturaux (pl. 2, 3 et 4) seront par commodité regroupés en cinq catégories qui ne présagent en rien de leur phylogénie réelle mais rendent compte d'un degré de différenciation de plus en plus poussé entre les axes qui les constituent.

## 1.1. Les plantes à axes végétatifs non ramifiés

L'axe végétatif unique est généralement de fort diamètre et porte des organes foliaires de grandes dimensions. Par contraste, les inflorescences sont souvent abondamment ramifiées (voir par exemple TOMLINSON et SODERHOLM, 1975). Suivant leur position, on distingue :

- **Le modèle de HOLTUM** à sexualité terminale. Les plantes appartenant à ce modèle sont par définition monocarpiques (plantes hapaxanthiques).

Ex.: le Talipot, *Corypha umbraculifera* L. (ARECACEAE).

- **Le modèle de CORNER** à sexualité latérale. Dans ce cas, le développement latéral des inflorescences ne bloque pas la croissance potentiellement indéfinie de l'axe végétatif (plantes pléonanthiques).

Ex.: le Cocotier, *Cocos nucifera* L. (ARECACEAE).

## 1.2. Les plantes à axes végétatifs ramifiés

Au nombre de 21, ils correspondent à une majorité de plantes que l'on peut regrouper en quatre catégories.

### 1.2.1. LES PLANTES A RAMIFICATION ENTIEREMENT SYMPODIALE

La construction est entièrement modulaire. Pour une même plante, les modules constitutifs sont tous équivalents ou de deux types. Dans ce dernier cas, les uns participent à la construction d'un tronc tandis que d'autres forment les branches latérales.

Parmi les plantes à modules tous équivalents on distingue :

- **Le modèle de CHAMBERLAIN** : la plante physionomiquement monocaule est en réalité un sympode linéaire monochasial formé par une succession verticale de modules équivalents à floraison terminale.

Ex.: l'Arum maculé, *Arum maculatum* L. (ARACEAE).

- **Le modèle de LEEUWENBERG** : la plante montre une succession de modules orthotropes à floraison terminale qui dérivent les uns des autres par ramification subterminale, en donnant chaque fois plusieurs relais.

Ex.: le Laurier rose, *Nerium oleander* L. (APOCYNACEAE).

- **Le modèle de SCHOUTE** : rare chez les végétaux actuels, il caractérise des plantes à ramification terminale par division du méristème apical (ramification dichotomique).

Ex.: le Palmier Doum, *Hyphaene thebaïca* Mart. (ARECACEAE).

- **Le modèle de TOMLINSON** : les modules orthotropes à sexualité terminale ou latérale dérivent les uns des autres par ramification basale.

Ex.: le Palmier Dattier, *Phoenix dactylifera* L. (ARECACEAE).

- **Le modèle de Mac CLURE** : peut être considéré comme une modalité d'expression du modèle de TOMLINSON dont les modules sont ramifiés et à croissance définie.

Ex.: la plupart des Bambous (Bambusoideae-POACEAE).

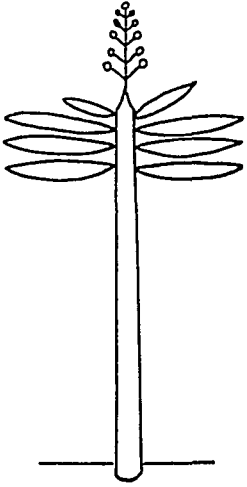
Chez les plantes à modules différenciés, l'acquisition d'un tronc s'effectue suivant deux modalités. Elles caractérisent deux modèles architecturaux qui se rencontrent presque exclusivement en régions tropicales.

- **Le modèle de KORIBA** : la construction est entièrement modulaire. La formation des modules relais en position subterminale est initialement identique à celle observée dans les modèles de LEEUWENBERG, mais très rapidement, un relais se redresse et devient dominant. Le processus se répète et la succession de ces modules privilégiés entraîne la formation d'un tronc.

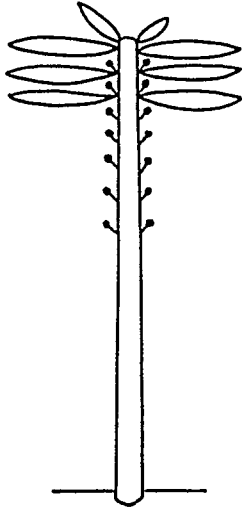
Ex.: le Balsa, *Ochroma lagopus* Swartz (BOMBACACEAE).

- **Le modèle de PREVOST** : les modules sont de deux types discernables dès leur formation ; les uns, proleptiques, forment un tronc, tandis que les autres, sylleptiques, forment les branches. Le tronc sympodial est formé par une succession de modules orthotropes naissant sous les étages sub-terminaux de branches plagiotropes par substitution:

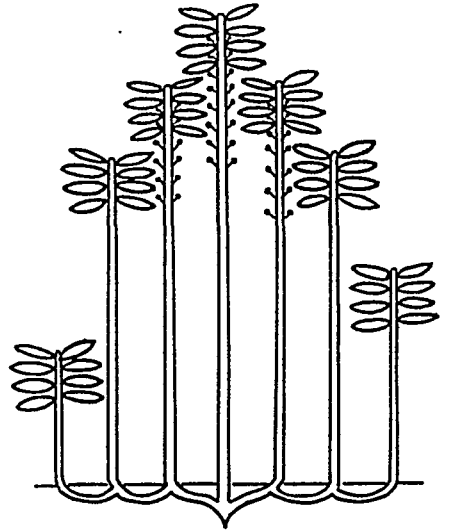
Ex.: *Alstonia angustiloba* Miq. (APOCYNACEAE).



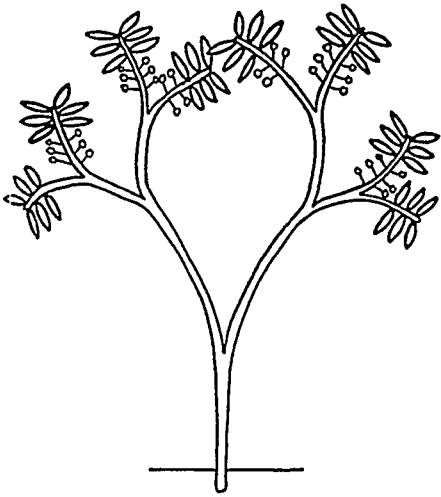
Modèle de HOLTUM



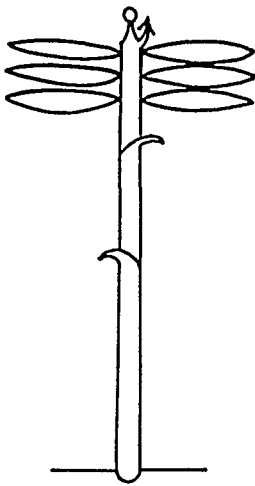
Modèle de CORNER



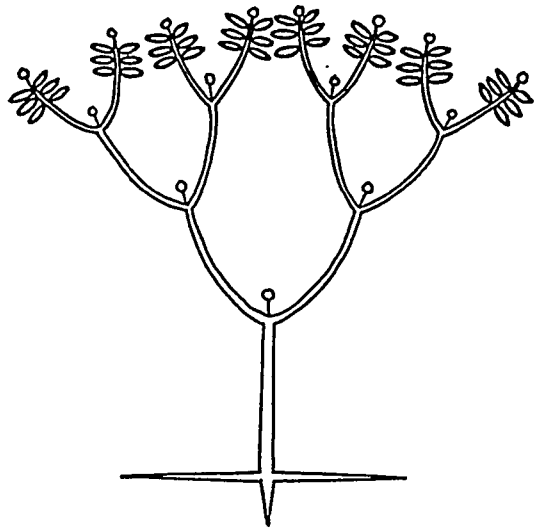
Modèle de TOMLINSON



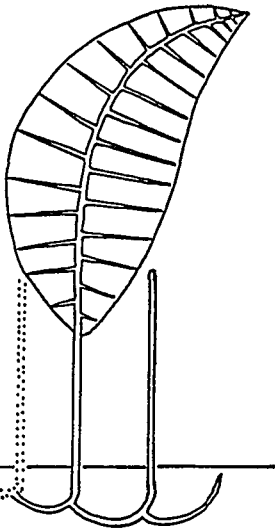
Modèle de SCHOUTE



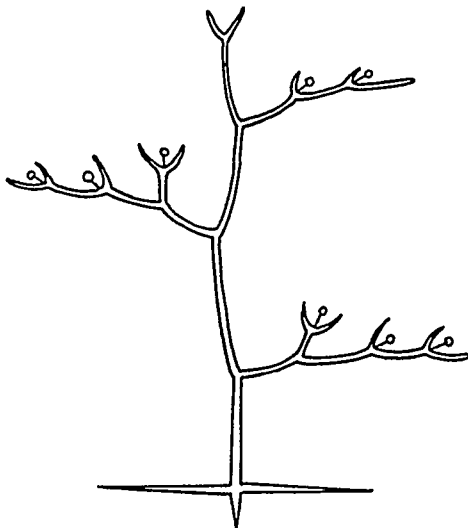
Modèle de  
CHAMBERLAIN



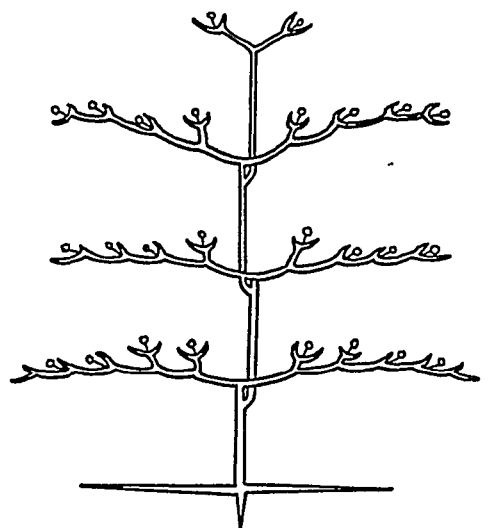
Modèle de LEEUWENBERG



Modèle de Mc CLURE



Modèle de KORIBA



Modèle de PREVOST

PLANCHE 2 : Les modèles architecturaux

### 1.2.2. LES PLANTES A RAMIFICATION ENTIEREMENT MONOPODIALE.

Les modèles de ce groupe forment un ensemble très homogène et, à l'exception du modèle de COOK, sont particulièrement adaptés à la construction de grands arbres. La distinction entre tronc et branches est toujours nette mais reflète un degré de différenciation plus ou moins poussé. Cinq modèles appartiennent à ce groupe :

- **Le modèle de RAUH** : le tronc et les branches sont orthotropes et à croissance rythmique. La ramification est également rythmique et la sexualité latérale.

Ex.: le Pin sylvestre, *Pinus sylvestris* L. (PINACEAE).

- **Le modèle d'ATTIMS** : le tronc et les branches sont orthotropes. La ramification est continue ou diffuse et la sexualité toujours latérale.

Ex.: les Palétuviers, *Rhizophora* spp. (RHIZOPHORACEAE).

- **Le modèle de MASSART** : le tronc orthotrope à croissance rythmique forme des étages de branches plagiotropes. La sexualité peut être latérale ou terminale sur les branches.

Ex.: l'If, *Taxus baccata* L. (TAXACEAE).

- **Le modèle de ROUX** : le tronc orthotrope présente une ramification continue ou diffuse. La sexualité est essentiellement latérale.

Ex.: le Caféier d'Arabie, *Coffea arabica* L. (RUBIACEAE).

- **Le modèle de COOK** : correspond à une forme très spécialisée du précédent. Les rameaux, dits phyllomorphiques, ont une croissance définie et tombent comme des feuilles après une durée de vie courte.

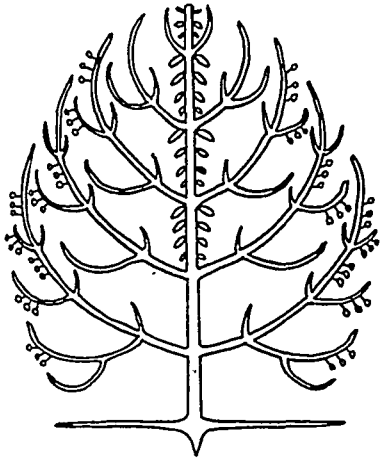
Ex.: plusieurs espèces du genre *Phyllanthus* L. (EUPHORBIACEAE).

### 1.2.3. LES PLANTES COMBINANT SYMPODE ET MONOPODE

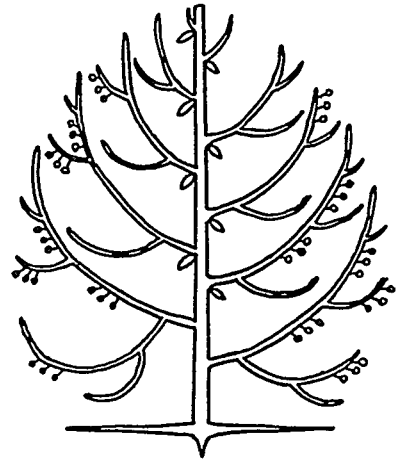
La ramification sympodiale peut affecter le tronc, ou plus fréquemment caractérise les branches latérales. On distingue :

- **Le modèle de NOZERAN** : le tronc, orthotrope, sympodial, est formé par une succession de modules, qui portent chacun en position subterminale, un étage de branches plagiotropes monopodiales.

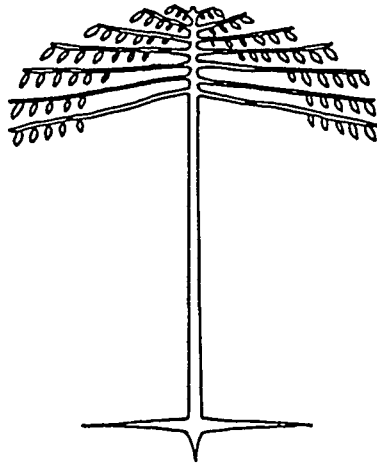
Ex.: le Cacaoyer, *Theobroma cacao* L. (STERCULIACEAE).



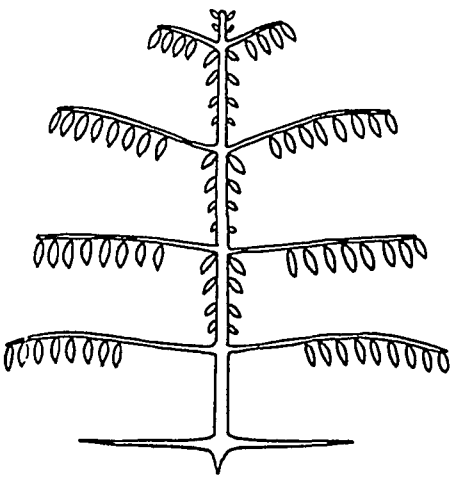
Modèle de RAUH



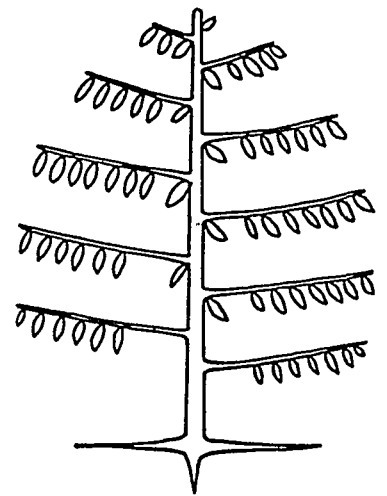
Modèle d'ATTIMS



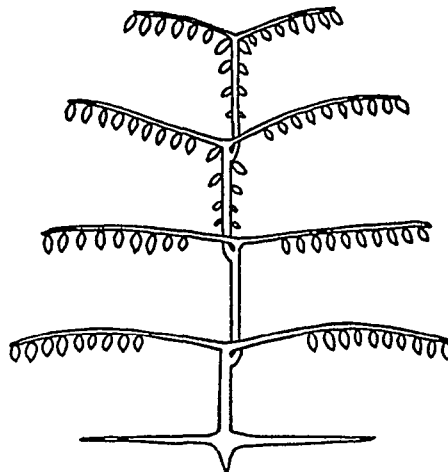
Modèle de COOK



Modèle de MASSART



Modèle de ROUX



Modèle de NOZERAN

- **Le modèle d'AUBREVILLE** : le tronc monopodial orthotrope à croissance et ramification rythmiques porte des étages de branches plagiotropes par apposition. La sexualité est latérale.

Ex.: le Badamier, *Terminalia catappa* L. (COMBRETACEAE).

- **Le modèle de FAGERLIND** : Le tronc monopodial orthotrope à croissance et ramification rythmique porte des étages de branches plagiotropes par substitution. La sexualité est terminale.

Ex.: le Néflier du Japon, *Eriobotrya japonica* Lindl. (ROSACEAE).

- **Le modèle de PETIT** : le tronc monopodial orthotrope à croissance continue, présente une ramification continue ou diffuse et porte des branches plagiotropes par substitution.

Ex.: le Cotonnier, *Gossypium hirsutum* L. (MALVACEAE).

- **Le modèle de SCARRONE** : le tronc est un monopode orthotrope qui porte des étages de branches orthotropes sympodiales à sexualité terminale.

Ex.: le Manguier, *Mangifera indica* L. (ANACARDIACEAE).

- **Le modèle de STONE** : il se distingue du précédent par une ramification continue ou diffuse.

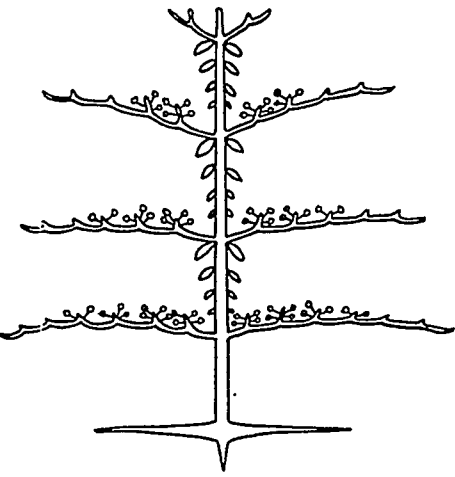
Ex.: *Pandanus tectorius* Soland. (PANDANACEAE).

#### 1.2.4. LES PLANTES A AXES VEGETATIFS MIXTES

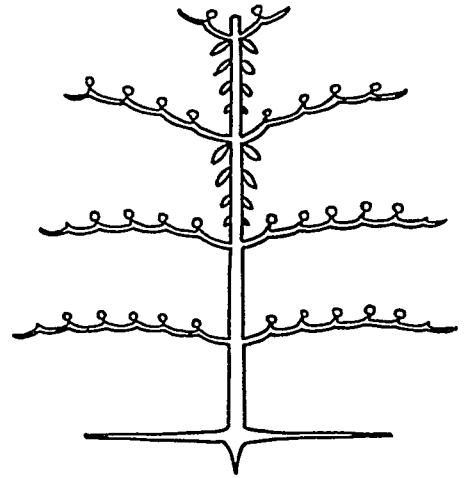
Sont qualifiés de mixtes des axes dont la partie proximale et la partie distale ont des orientations différentes. La plante s'édifie généralement par un empilement sympodial d'axes mixtes.

- **Le modèle de CHAMPAGNAT** : il caractérise des plantes formées d'axes orthotropes qui s'affaissent dans leur partie distale. Les relais de croissance apparaissent généralement dans la zone de courbure. La partie distale de ces axes forme les branches tandis que la succession des parties proximales peut former un tronc.

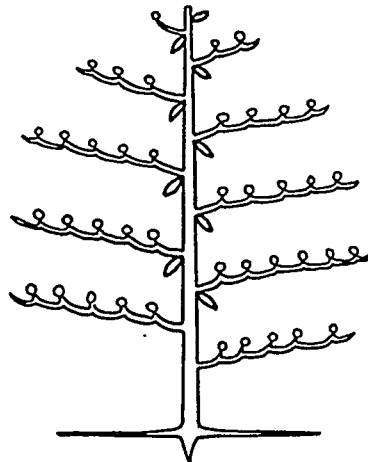
Ex.: le Sureau noir, *Sambucus nigra* L. (CAPRIFOLIACEAE).



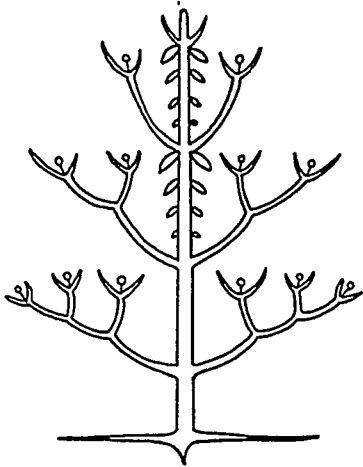
Modèle d'AUBREVILLE.



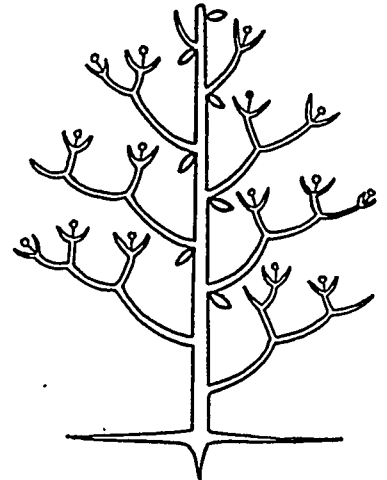
Modèle de FAGERLIND



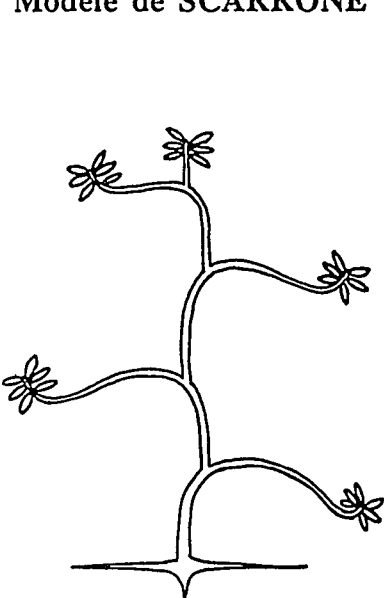
Modèle de PETIT



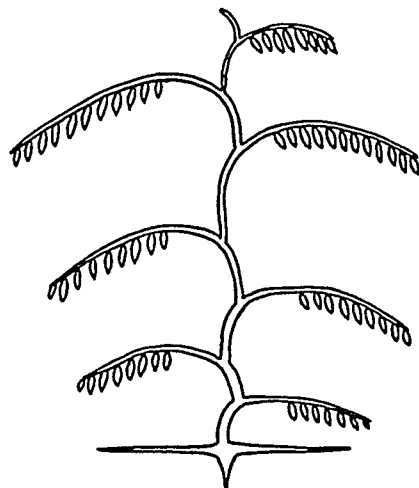
Modèle de SCARRONE



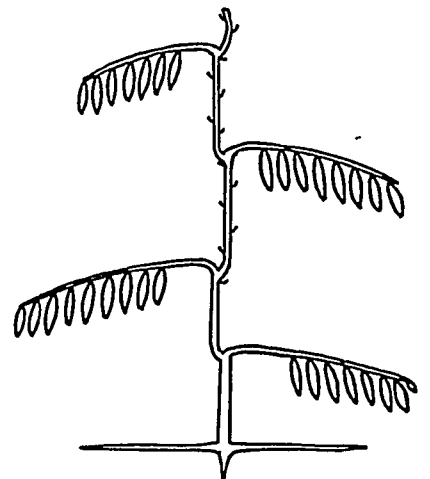
Modèle de STONE



Modèle de CHAMPAGNAT



Modèle de TROLL



Modèle de MANGENOT



- **Le modèle de TROLL** : Tous les axes sont plagiotropes. L'acquisition d'un tronc peut s'effectuer par la superposition de ces axes, par le redressement progressif de leur partie proximale ou par une combinaison de ces deux modalités.  
Ex.: le Micocoulier, *Celtis australis* L. (ULMACEAE).

- **Le modèle de MANGENOT** : il se construit par la superposition indéfinie d'axes mixtes très spécialisés dont la partie proximale orthotrope est suivie d'une partie distale plagiotrope.  
Ex.: *Strychnos* spp. (LOGANIACEAE).

\*

Les modèles architecturaux correspondent à des modes de croissance génétiquement déterminés. Les facteurs du milieu influent généralement sur les aspects quantitatifs de l'architecture. Lorsqu'ils provoquent des modifications qualitatives de l'architecture il s'agit alors de conditions environnementales extrêmes dont l'effet entraîne souvent un appauvrissement de la structure (Voir TEMPLE, 1975 ; HALLE, 1978 ; BARTHELEMY, 1986a).

Les données acquises par l'analyse architecturale suggèrent quelques remarques :

- certaines plantes montrent un mode de croissance qui semble intermédiaire entre plusieurs modèles (Voir par exemple l'analyse architecturale du genre *Abies* par EDELIN, 1977)

- une même plante peut changer de modèle architectural au cours de son développement (HALLE et NG, 1981 ; EDELIN, 1984, 1986 ; BARTHELEMY, 1986a,...)

- des modèles différents peuvent être représentés par des espèces très proches systématiquement

- des "mutations" peuvent entraîner au sein d'une même espèce, le passage d'un modèle à un autre (HUC, 1977 ; HALLE, 1978).

Toutes ces remarques montrent qu'il n'existe aucune barrière stricte entre les différents modèles architecturaux. Au cours de l'ontogénèse ou de la phylogénèse, il est ainsi possible de passer progressivement d'un modèle à un autre. Tous les intermédiaires semblent exister mais l'expérience montre que, si le mode de croissance d'une plante n'est pas exactement conforme à l'un ou l'autre des modèles, il s'en rapproche toujours. Ainsi, les modèles architecturaux représentent des formes statistiquement les plus probables pouvant apparaître au sein d'un même **continuum architectural**.

## 2. LE DIAGRAMME ARCHITECTURAL

Le modèle architectural, nous l'avons vu, définit la stratégie de croissance d'une plante. Néanmoins, son identification s'effectue à partir de caractères trop généraux pour définir l'architecture exacte des individus d'une même espèce et la différencier de celle des individus d'une autre espèce.

Défini par EDELIN (1977), "le diagramme architectural est l'expression spécifique du modèle". Résultant d'une analyse plus fine que celle nécessaire à la détermination du modèle architectural d'une plante, le **diagramme architectural**, ou plus simplement **diagramme**, est basé sur la diagnose complète de toutes les catégories d'axes végétatifs d'une espèce.

Au cours de son développement la plante met en place des axes suivant une séquence morphogénétique précise. Ces différents axes peuvent être groupés en catégories, dont chacune correspond à un état de différenciation des méristèmes, et leurs propriétés sont reliées à leur numéro d'ordre. Quels que soient la complexité d'une plante et le numéro d'ordre ultime qu'elle atteint au cours de son développement, le nombre de catégories d'axes (c'est-à-dire de numéros d'ordre) permettant de définir le diagramme des individus d'une même espèce est fini et petit.

Ainsi, le diagramme architectural représente l'unité élémentaire fondamentale architecturale et fonctionnelle d'une espèce.

Pour chaque catégorie d'axes, outre les caractères architecturaux déjà décrits, sont notées toutes les caractéristiques pouvant servir à leur identification et dont la liste est illimitée : direction de croissance précise, phyllotaxie, forme et taille des feuilles, présence ou absence de lignification, caducité, présence ou absence de sexualité,...

L'ensemble de ces résultats peut être figuré sous forme d'un tableau qui, accompagné d'un schéma proche de celui représentant le modèle mais incluant les caractéristiques de chaque axe, constitue la diagnose complète de l'architecture élémentaire d'une espèce : son diagramme architectural.

Véritable "portrait-robot" d'une espèce, le diagramme est l'expression directe de son architecture élémentaire. Comme le montre la comparaison des **tableaux 1 et 2**, et des **figures 1 et 2**, ces architectures élémentaires spécifiques diffèrent entre elles par :

- le nombre de catégories d'axes,
- leurs caractères morphologiques et fonctionnels,
- leur rapport de position.

AXE 1	AXES 2	AXES 3	AXES 4
Croissance monopodiale rythmique	Croissance monopodiale rythmique	Croissance monopodiale rythmique	Croissance monopodiale rythmique
Croissance indéfinie	Croissance indéfinie	Croissance en longueur et en diamètre, définie à court terme	Croissance en longueur et en diamètre, définie à court terme
Orthotropes	Orthotropes	Sans direction de croissance précise	Sans direction de croissance précise
Phyllotaxie spiralée, feuilles à disposition radiale	Phyllotaxie spiralée, feuilles à disposition radiale	Phyllotaxie spiralée, feuilles à disposition secondairement plus ou moins bilatérale.	Phyllotaxie spiralée, feuilles à disposition secondairement plus ou moins bilatérale.
Pas de sexualité	Pas de sexualité	Portent terminalement des cônes femelles.	Portent terminalement et latéralement les chatons mâles.
<p>Remarques : Les axes 1 et 2 constituent la charpente, les axes 3 et 4 (et très rarement 5) forment des systèmes assimilateurs et reproducteurs, ils perdent vite leurs feuilles et s'élaguent : ils constituent des rameaux courts. L'axe central des cônes est d'ordre 3, les axes porteurs des fleurs mâles sont d'ordre 4 et 5.</p>			

TABLEAU 1 : Diagramme architectural de *Picea abies* (L.) Karsten  
(d'après EDELIN, 1977)

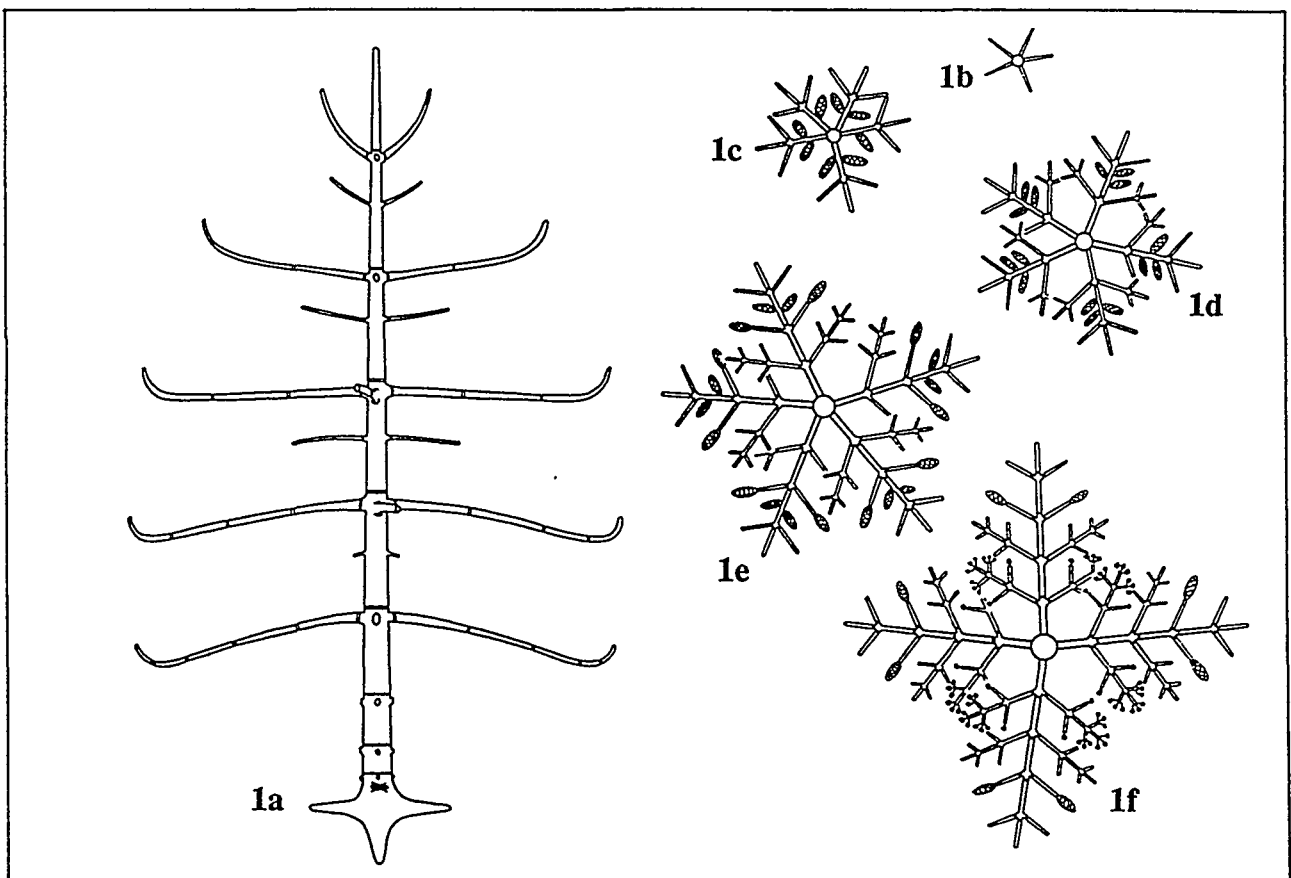


FIGURE 1 : Architecture de *Picea abies*

1a : L'arbre vu en élévation

1b à 1f : Vues en plan de différents étages de branches. Les feuilles ne sont pas figurées; les cônes femelles sont représentés par des ovoïdes hachurés, les chatons mâles par de gros points noirs. Les traits transversaux qui barrent les axes indiquent les arrêts de croissance (d'après EDELIN 1977).

AXE 1	AXES 2	AXES 3
Croissance monopodiale continue	Croissance monopodiale continue	Croissance monopodiale continue
Ramification diffuse orthotrope	Ramification diffuse orthotrope	Ramification diffuse sans direction de croissance précise
Croissance indéfinie	Croissance indéfinie	Croissance définie
Phyllotaxie spiralée	Phyllotaxie spiralée	Phyllotaxie spiralée
Feuilles opposées, décussées, longuement décurrentes	Feuilles opposées, décussées, longuement décurrentes	Feuilles opposées, décussées, longuement décurrentes
Non sexualisés	Non sexualisés	Non sexualisés
AXES 4	AXES 5	AXES 6
Croissance monopodiale continue	Croissance monopodiale continue	Croissance monopodiale continue
Ramification diffuse	Ramification diffuse	Non ramifiés
Sans direction de croissance précise	Sans direction de croissance précise	Sans direction de croissance précise
Croissance définie à court terme	Croissance définie à très court terme	Croissance définie à très court terme
	Caducs	Caducs
Phyllotaxie spiralée	Phyllotaxie spiralée	Phyllotaxie spiralée
Feuilles opposées, décussées	Feuilles opposées, décussées	Feuilles opposées, décussées
Feuilles "faciales" et "latérales"	Rameaux à symétrie bilatérale	Rameaux à symétrie bilatérale
Non sexualisés	Sexualité femelle terminale	Sexualité mâle terminale

Remarques : Les axes 1 et 2 constituent la charpente de l'arbre ; les autres axes forment des systèmes exploitant le milieu ; les ensembles d'axes 5 et 6 sont des rameaux courts.

TABLEAU 2 : Diagramme architectural de *Chamaecyparis lawsoniana* (A.MURRAY) PARL. MODELE D'ATTIMS (d'après EDELIN 1977)

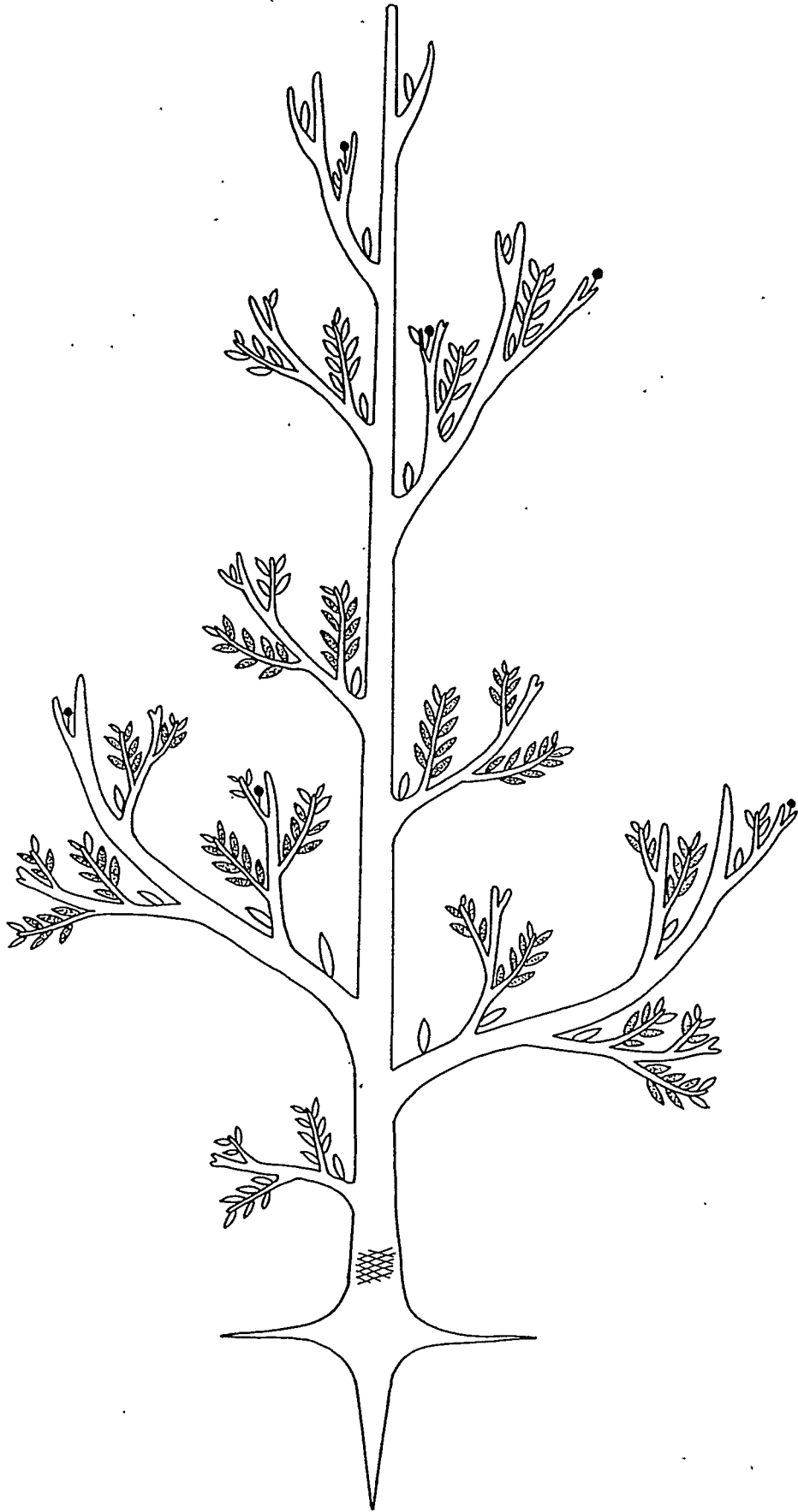


FIGURE 2 : Architecture de *Chamaecyparis lawsoniana* (A.Murray) Parl. : les rameaux courts sont figurés comme des feuilles. Les cônes femelles sont représentés par des boules noires, les châtons mâles par des pointillés.

### 3. LA REITERATION

- A l'intérieur de la cime d'un arbre, on peut communément distinguer des systèmes ramifiés qui montrent une architecture semblable à celle de la plante jeune. On a alors l'impression de reconnaître de petits arbres au sein d'un grand.

- Lors du traumatisme d'une plante, on observe généralement le développement de systèmes ramifiés à partir de méristèmes latents situés sous la blessure. Ces systèmes d'axes montrent alors une architecture semblable à celle de l'axe qui les portent.

Ces observations montrant la répétition d'axes ramifiés ou non, ne peuvent s'expliquer avec les seules données du modèle ou du diagramme, et sont à l'origine du concept de réitération.

Définie par OLDEMAN (1972, 1974), la **réitération** est un processus morphogénétique par lequel la plante duplique totalement ou partiellement son architecture. Le résultat de ce processus est un **complexe réitéré**.

\*

La réitération s'effectue suivant diverses modalités que nous allons définir et préciser en les regroupant en trois catégories :

- La réitération peut dupliquer la totalité du diagramme architectural d'une plante. Il s'agit alors d'une **réitération totale** qui aboutit à la formation d'un **complexe réitéré total** (c.r.t.) identique au modèle initial.

Lorsque la plante ne duplique pas entièrement le diagramme, la duplication n'affecte que les numéros d'ordre périphériques et la **réitération partielle** édifie un **complexe réitéré partiel** (c.r.p.).

- Si les complexes réitérés naissent à partir de méristèmes latents ou néoformés, on parle de **réitération proleptique**.

Dans d'autres cas, les complexes réitérés se développent à partir de méristèmes déjà fonctionnels qui subissent une véritable dédifférenciation et modifient leur devenir. Par ce processus, un axe acquiert progressivement les caractéristiques d'un numéro d'ordre inférieur et on parle de **réitération sylleptique** ou encore de **réitération par dédifférenciation**.

- Enfin, suivant que la réitération se manifeste à la suite d'un traumatisme ou non, on parle respectivement de **réitération traumatique** ou **adaptative**.

### 3. 1. La réitération traumatique (pl. 5).

Il s'agit d'un processus qui régénère la partie blessée et peut intervenir à tout moment au cours du développement d'une plante en dehors de sa croissance "normale". Le déclenchement de la réitération traumatique a pour origine la suppression d'une dominance apicale qui se traduit par le développement de bourgeons latents ou la dédifférenciation du méristème apical d'axes sous-jacents.

La plupart du temps, il y a mise en place d'une préséance favorisant un bourgeon qui devient dominant. En général, le (ou les) complexe (s) réitéré (s) se développe (nt) immédiatement sous le traumatisme, plus rarement un peu plus bas sur l'axe blessé.

Proleptique ou sylleptique, la réitération traumatique peut être totale ou partielle. La régénération de la partie lésée peut être parfaite (réitération partielle sur les branches, totale sur le tronc), mais parfois des réitérations totales peuvent naître à partir des branches.

Les manifestations de la réitération traumatique sont en fait connues de longue date, et la vaste gamme des potentialités mentionnées ci-dessus, a donnée lieu à de nombreuses pratiques culturelles (recépage, bouturage, marcottage, taille, arcure, élagage, étêtage, ébranchage,...)

### 3. 2. La réitération adaptative (pl. 6).

Largement étudiée par EDELIN (1977, 1981, 1984, 1986) la réitération adaptative est particulièrement spectaculaire chez les arbres où elle détermine la **mise en place de la cime**.

S'exprimant de façon plus ou moins soudaine et spécifique, il s'agit d'un processus de duplication qui intervient au cours du développement "normal" de l'organisme à partir d'un certain seuil de différenciation. Partielle ou totale, la réitération adaptative s'effectue à partir de méristèmes latents ou néoformés (réitération proleptique) ou par dédifférenciation d'axes séquentiels en croissance (réitération sylleptique).

Pour plus de concision nous n'envisagerons que la réitération totale.



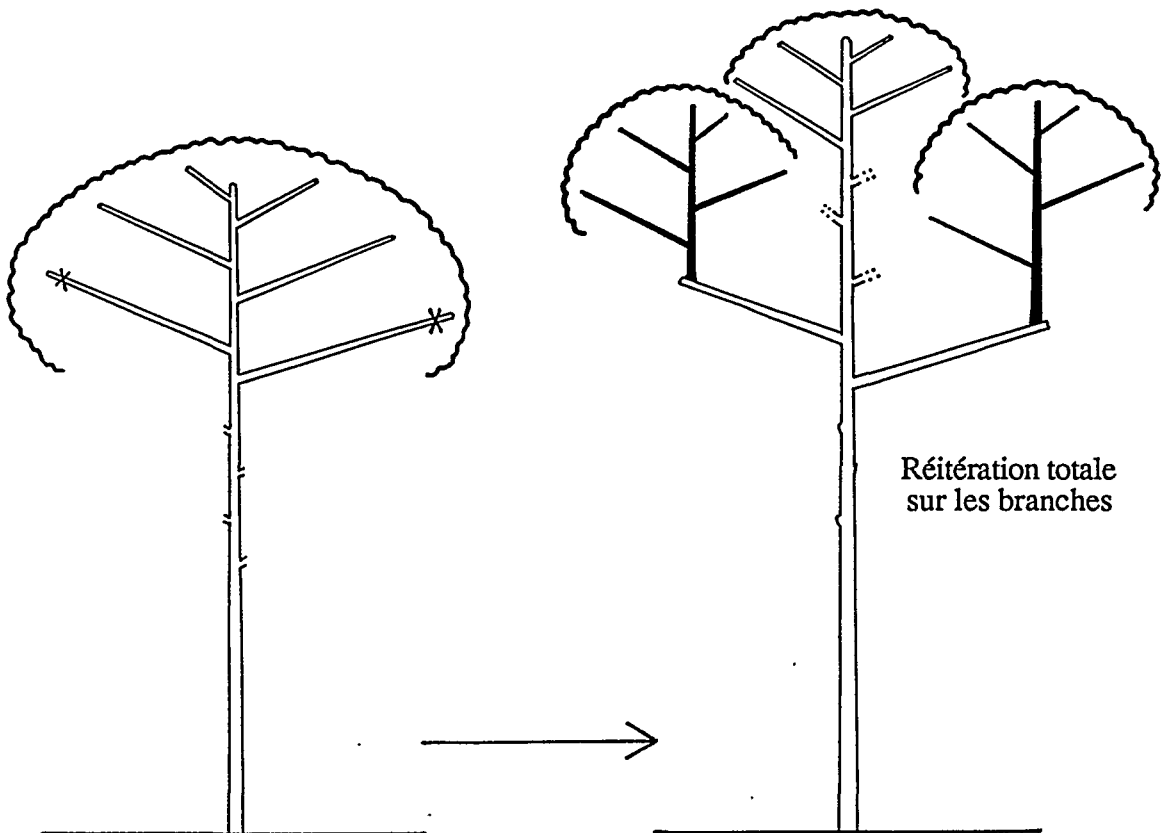
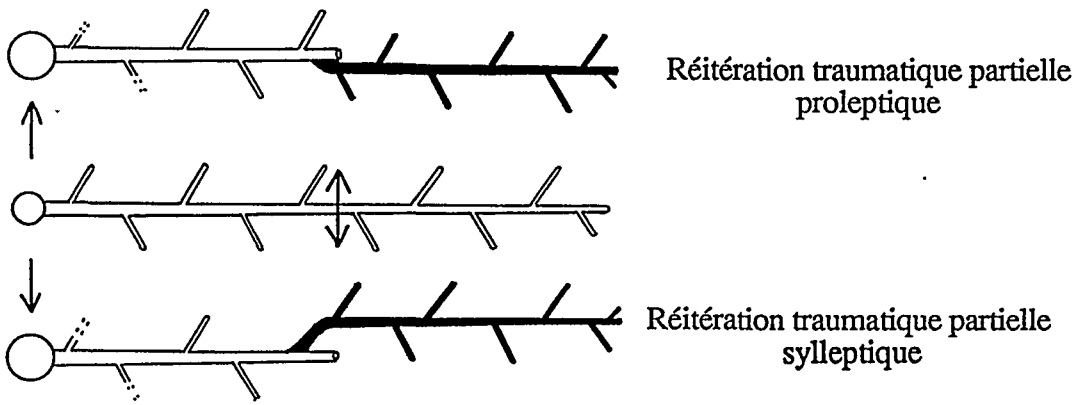
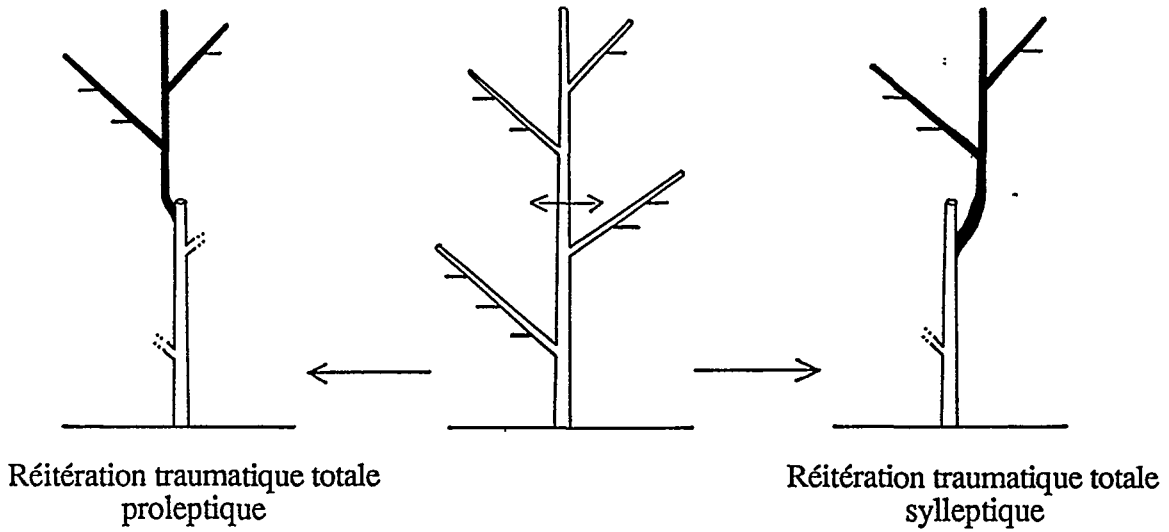


PLANCHE 5 : La réitération traumatique

### 3.2.1. LA REITERATION PROLEPTIQUE (pl. 6, fig. 1)

Lorsque la plante est jeune, elle se développe conformément à son modèle initial de croissance. Parmi les nombreux méristèmes formés, certains interviennent directement dans la formation des rameaux séquentiels tandis que d'autres entrent en dormance de façon plus ou moins prolongée.

A partir d'un certain degré de maturation, sur la plante exprimant toujours son architecture de base, ces bourgeons peuvent être réactivés. Leur croissance ne forme cependant pas une branche séquentielle, mais élabore un système ramifié architecturalement identique à l'arbre qui le porte.

Selon la nature et la position - sur le tronc ou les branches - des bourgeons impliqués, les modalités de cette réitération sont nombreuses, mais elles tournent toutes autour d'un même thème :

- ce processus réitératif n'affecte pas la plante jeune et son apparition nécessite un certain seuil de différenciation.
- par la répétition des caractéristiques architecturales de base, on aboutit à une superstructure qui forme la charpente de l'arbre adulte.

### 3.2.2. LA REITERATION SYLLEPTIQUE (pl. 6, fig. 2)

Dans ce cas, les complexes réitérés ne sont plus issus de bourgeons latents, mais se développent à partir des méristèmes apicaux d'axes en croissance. En général, ce phénomène intervient à la suite d'une transformation progressive de l'architecture de l'arbre ou "**métamorphose architecturale**" (HALLE et NG, 1981 ; EDELIN, 1984).

Sur la plante jeune, le tronc différencie des branches qui progressivement sont de plus en plus ramifiées. A partir d'un seuil de différenciation, ces rameaux se redressent et acquièrent progressivement les caractéristiques du tronc. Au cours de leur croissance, ces complexes réitérés mettent en place l'infrastructure de la cime de l'arbre adulte et, comme dans le cas précédent, font apparaître de petits arbres à l'intérieur du premier.

fig.1

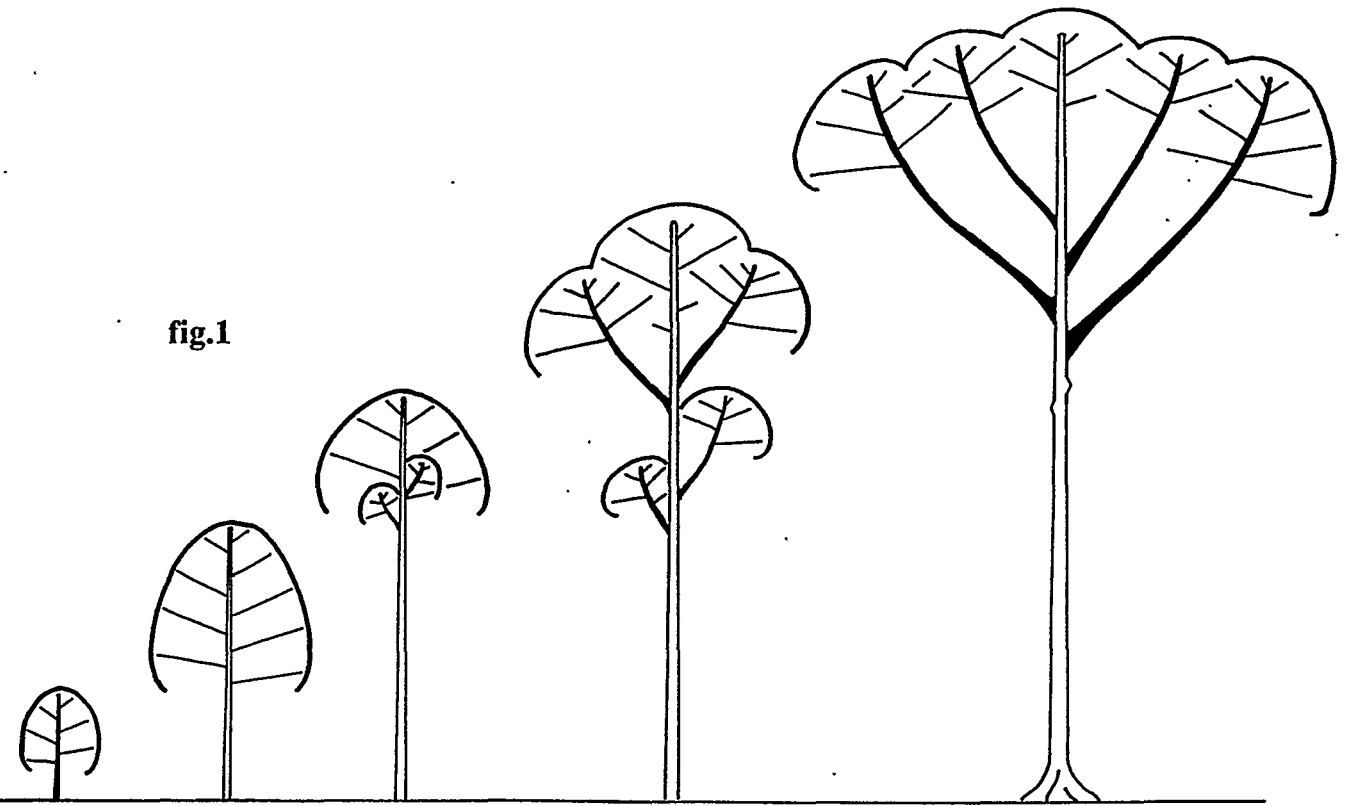


fig.2

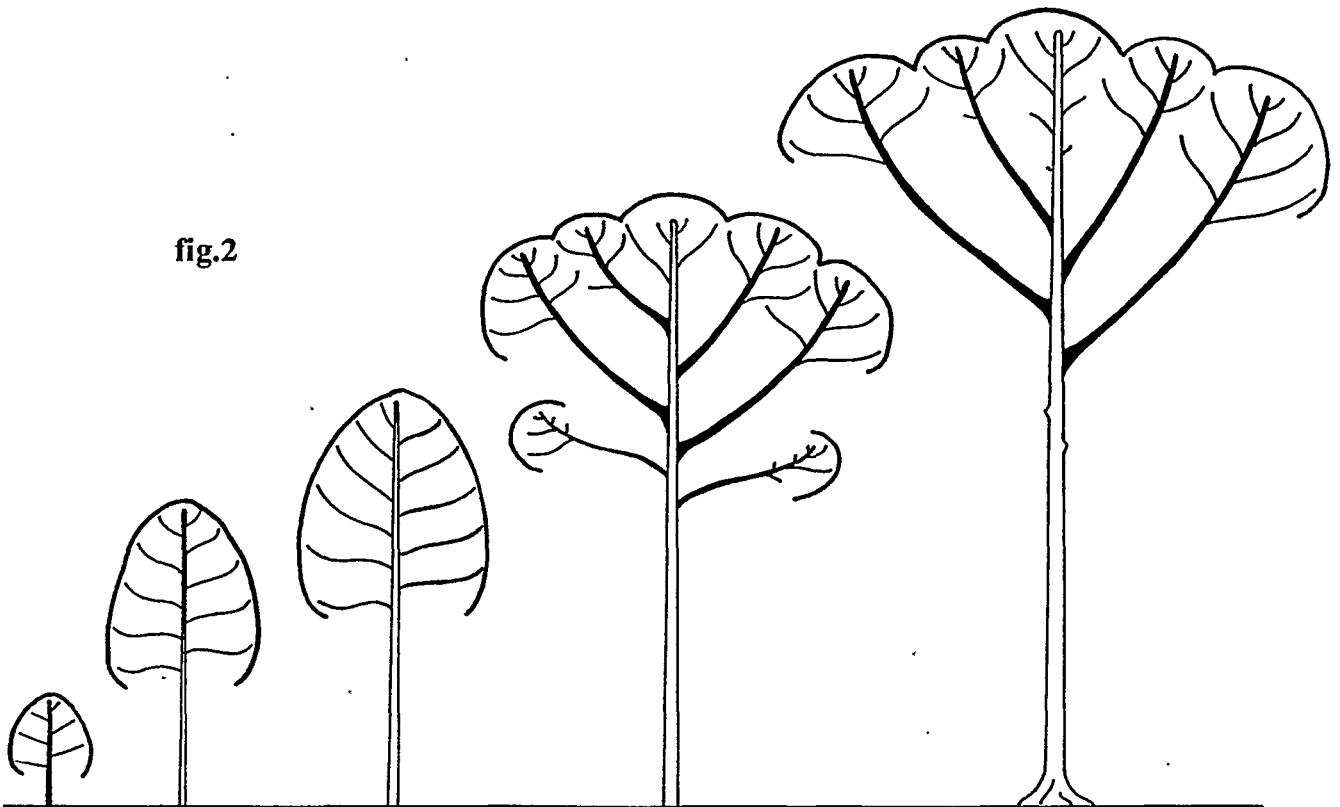


PLANCHE 6 : La réitération adaptative

Quelles que soient les modalités de la mise en place de la cime d'un arbre, son développement ultérieur (pl. 7) se poursuit par la formation de complexes réitérés de plus en plus nombreux et petits. Ces "vagues de réitération" (OLDEMAN, 1974) présentent successivement une structure arbustive, frutescente et enfin herbacée dans la périphérie des très grands arbres (H.O.T., 1978).

L'analyse architecturale montre que ces complexes réitérés fleurissent de plus en plus tôt, traduisant globalement un envahissement de l'organisme par la sexualité. Par la suite, le vieillissement général de l'organisme s'accompagne d'un appauvrissement de sa structure. Les branches maîtresses se cassent et la cime se disloque peu à peu jusqu'à la mort puis la chute de l'arbre.

\*

Par la réitération, l'arbre se multiplie lui-même. D'un individu unique, formant une entité architecturale à l'état jeune, on passe progressivement à une colonie d'individus architecturalement identiques chez l'arbre adulte.

Au sein de cette "structure coloniale" s'établissent des compétitions entre complexes réitérés, mais chaque complexe réitéré conserve une certaine autonomie, comme en témoignent: le développement d'un système racinaire propre (TORQUEBLAU, 1979), la désynchronisation phénologique (CASTRO e SANTOS, 1977 ; HOT, 1978) ou la timidité (NG, 1977 ; GAUTIER, 1986) entre complexes réitérés d'une même cime.

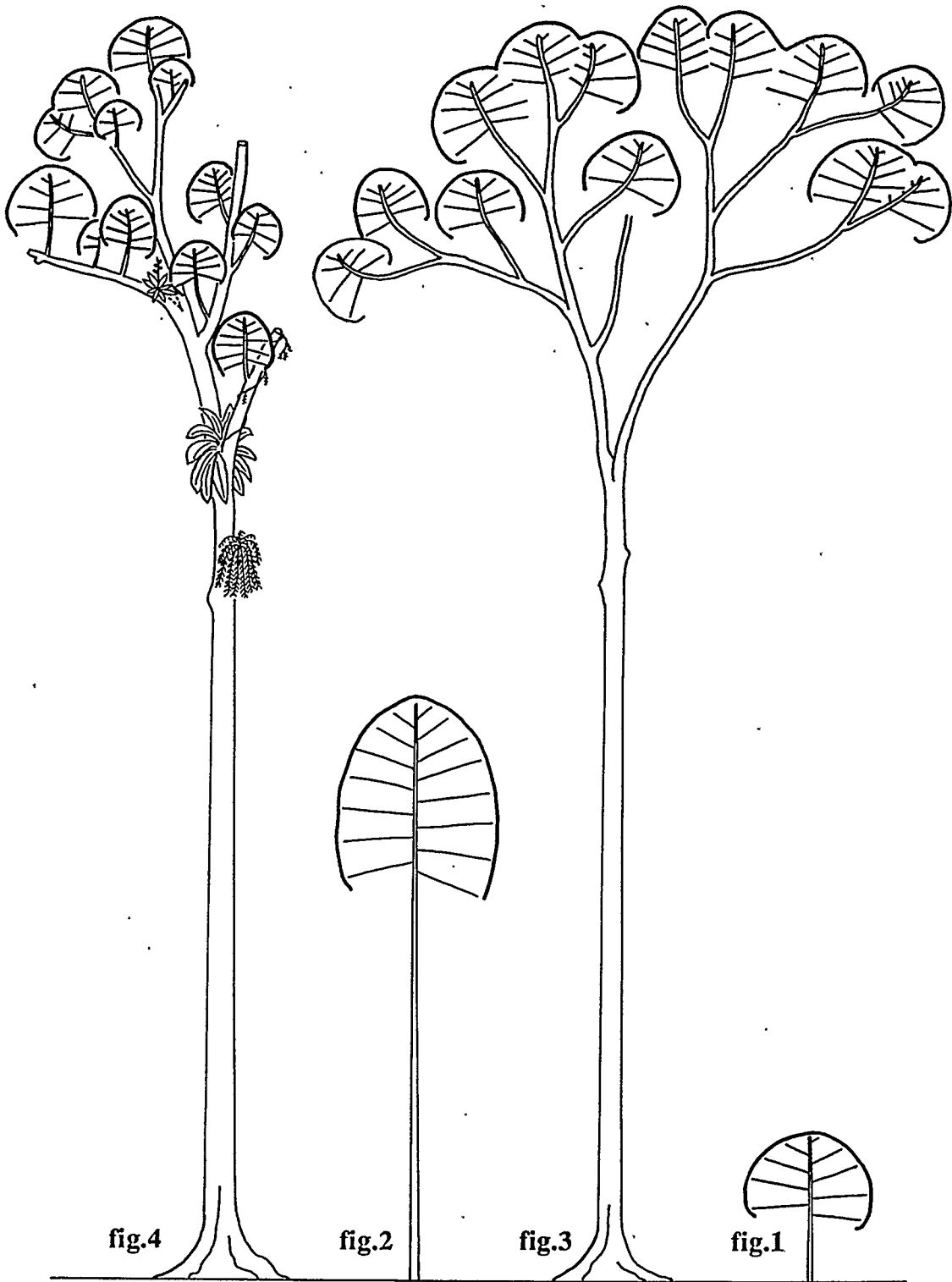


PLANCHE 7 : Le développement de l'arbre forestier (selon Hallé, Oldeman et Tomlinson 1978).

FIGURE 1 et 2 : "l'arbre d'avenir" conforme à son modèle architectural.

FIGURE 3 : "l'arbre du présent" a développé une large cime par réitération.

FIGURE 4 : "l'arbre du passé" marqué par une dislocation de la cime et une prolifération de petits complexes réitérés proleptiques.

L'analyse architecturale de toutes les espèces arborescentes à ce jour étudiées, montre que la réitération adaptative s'exprime de façon spécifique et traduit une véritable "stratégie de réitération" (EDELIN, 1986) propre à chaque espèce.

Néanmoins, au-delà de ces diverses modalités, la réitération est un processus morphogénétique fondamental. En Botanique\*, la définition de ce concept permet de relier de manière cohérente des phénomènes dont les aspects ont été reconnus et décrits depuis longtemps (rejets, gourmands, drageons, marcottes,...).

Initialement (OLDEMAN, 1974), la réitération était considérée comme un mode de ramification impossible à prévoir dans sa localisation topographique. Aujourd'hui, à la suite des travaux de EDELIN (1977, 1984) sur l'architecture des arbres à croissance monopodiale, il semble que le caractère imprévisible de la réitération ne soit le plus souvent que le reflet de notre ignorance et, dans bien des cas, la réitération apparaît comme un processus inéluctable parfaitement intégré dans le développement d'un organisme. Lors de la croissance d'une plante, comme la ramification séquentielle, la réitération adaptative s'effectue automatiquement lorsque l'individu dépasse une certaine taille, un certain volume, qui peuvent être définis en ordres de ramification.

De toutes ces études se dégagent quelques remarques:

- la réitération permet d'accroître la ramification d'un organisme, mais ne s'exprime pleinement que si les conditions écologiques sont favorables à la croissance
- l'apparition de la réitération adaptative totale traduit la diminution progressive du pouvoir organisateur du tronc ou, en d'autres termes, la lente disparition de sa dominance apicale ( CHAMPAGNAT, 1961).

Ainsi,... " le déterminisme de la réitération est lié de manière indissociable à une diminution de la dominance apicale et à l'augmentation de l'énergie incidente provenant soit d'un accroissement de l'intensité lumineuse, soit d'un apport accru de sève, ou du jeu combiné de ces deux facteurs." (EDELIN, 1984).

---

\* Divers travaux (HALLE, 1979; DAUGET, 1981, 1986) semblent montrer que la réitération est caractéristique de tous les organismes fixés.

De la germination à la mort, le développement d'une plante apparaît comme l'expression d'une suite régulière et ordonnée de fonctionnements méristématiques au sein d'une séquence précise d'événements.

A chaque étape de cette séquence, des caractères morphologiques et physiologiques nouveaux apparaissent tandis que d'autres sont peu à peu masqués et la croissance d'une plante est le reflet d'un véritable "mouvement morphogénétique" au sens de NOZERAN (1978a).

Pour reprendre les termes de cet auteur (NOZERAN, 1986), les événements qui jalonnent la vie de la plante révèlent trois groupes de phénomènes qui se succèdent :

- la perte de certaines potentialités juvéniles,
- l'acquisition de potentialités nouvelles,
- un retour à une situation initiale par la production de fleurs et de semences.

Au travers de la métamorphose architecturale, l'arbre par la lenteur d'expression des phases architecturales successives exprime pas à pas ce mouvement morphogénétique. Mais, comme le montrent de nombreux travaux (BILLARD et al., 1976; BOUCAUD et UNGAR, 1978; SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL, 1954; DOORENBOS, 1965a; FURR et al., 1947; BANCILHON, 1969; NOZERAN 1978 a et b, 1984; NOZERAN et al., 1971, 1972, 1977, 1982, 1983,...), cette trajectoire cyclique est une caractéristique essentielle du développement de tous les végétaux.

Chez les plantes pérennes polycarpiques, le développement du végétal traduit dans son ensemble un mouvement morphogénétique global, mais celui-ci s'exprime de façon non linéaire (NOZERAN, 1986). Au cours de la vie de l'organisme, il en résulte de nombreux retours en arrière dont la réitération est l'une de plus évidentes manifestations.

Enfin, pour clore ce chapitre, il nous faut exposer ici un principe essentiel dans l'édification d'une plante défini par EDELIN (1984): le "**développement par intercalation**" (pl. 8). Bien que cette notion se comprenne plus aisément dans le cas d'un monopode, elle semble s'appliquer à tous les modes de croissance que nous avons décrits.

Supposons un végétal, dont le diagramme architectural comporte trois numéros d'ordre: un axe A1, vertical portant des branches A2 obliques et des rameaux A3 horizontaux (pl. 8, fig. 3). A priori, on peut penser que l'édification de cette architecture s'effectue par la mise en place successive du tronc (A1), des A2 obliques puis des rameaux (A3) horizontaux (pl. 8, fig. 1a, 2a). En fait, il n'en est rien et la réalité montre que les rameaux horizontaux se mettent en place avant les branches obliques; (pl. 8, fig. 1b, 2b). "La morphogenèse d'un système ramifié monopodial ne s'effectue donc pas par adjonction de rameaux qualitativement nouveaux à sa périphérie, mais par intercalation de structures nouvelles au coeur même de son architecture, la différenciation périphérique étant déjà en place dès l'origine" (EDELIN, 1984).

Ce processus, d'apparence très simple, est fondamental dans la compréhension de l'édification d'une plante, et rend compte de l'ensemble des observations faites au cours de ce chapitre.

La répétition, dans ce cadre s'explique aisément : lorsque la plante grandit, elle atteint un volume maximum correspondant au diagramme. Ce volume peut être dépassé et se traduit par l'apparition d'un ordre supplémentaire de ramification, entraînant la division de l'organisme. Lors de cette augmentation de la ramification, les branches acquièrent la structure et les caractéristiques du tronc (A'1), les rameaux celles des branches (A'2), tandis que les axes supplémentaires périphériques acquièrent la structure et les caractéristiques des rameaux (A'3). L'ensemble forme alors un complexe réitéré qualitativement identique à l'individu issu de la germination et conforme au diagramme architectural (pl. 8, fig. 4). Au-delà d'un autre seuil, si le volume de la plante augmente toujours, cette répétition d'une structure existante se poursuit et une même plante peut ainsi montrer plusieurs "ordres successifs de répétition"\* (pl. 8, fig.5).

---

\* La notion "d'ordre de répétition" est ici définie dans le même sens que celle d'ordre de ramification: les premiers complexes réitérés qui apparaissent directement sur la plante conforme à son modèle initial sont considérés "d'ordre" 1; s'ils dupliquent à leur tour leur architecture, les nouveaux complexes réitérés qui se forment sur les précédents sont considérés "d'ordre 2, etc..."



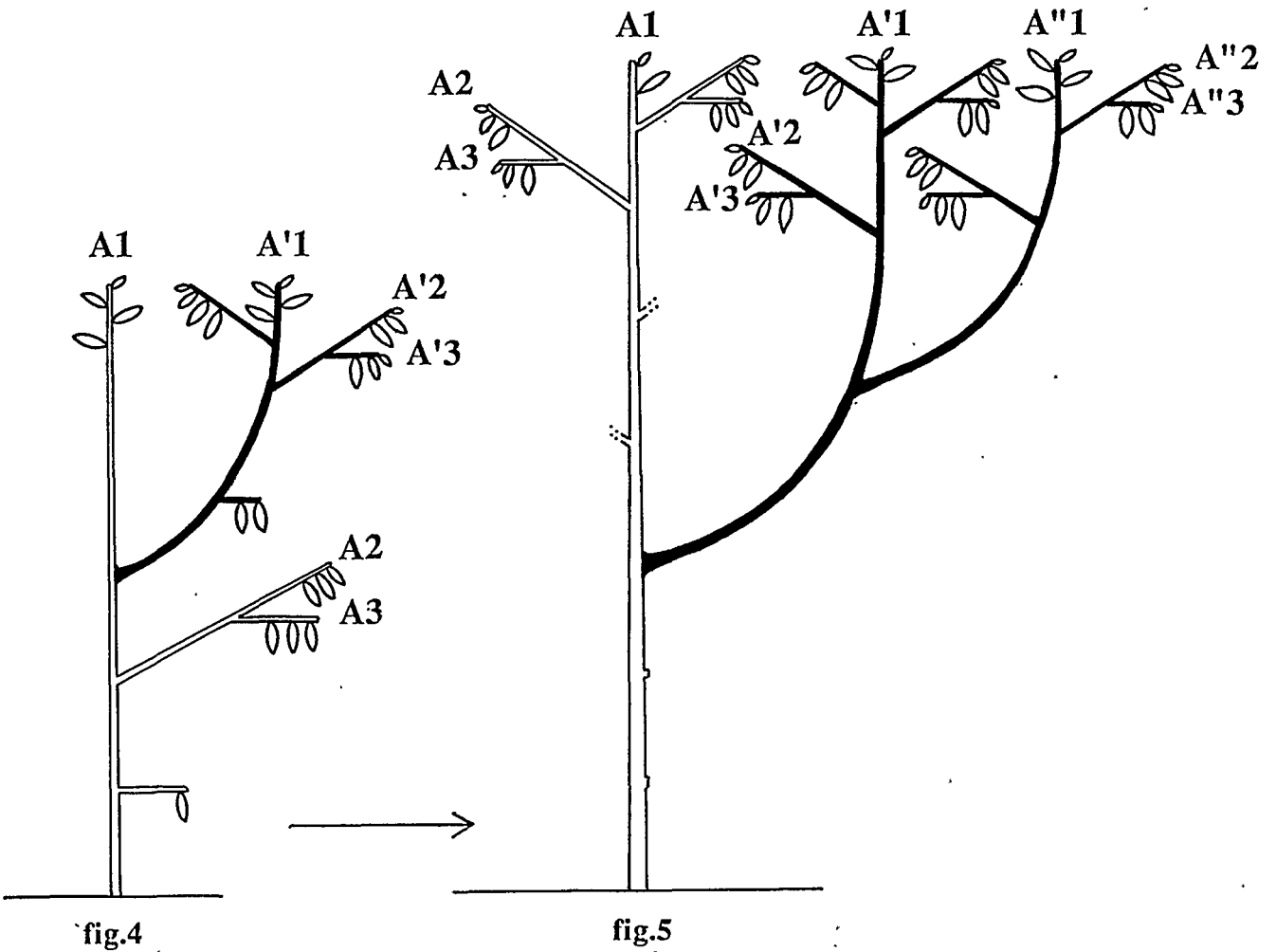
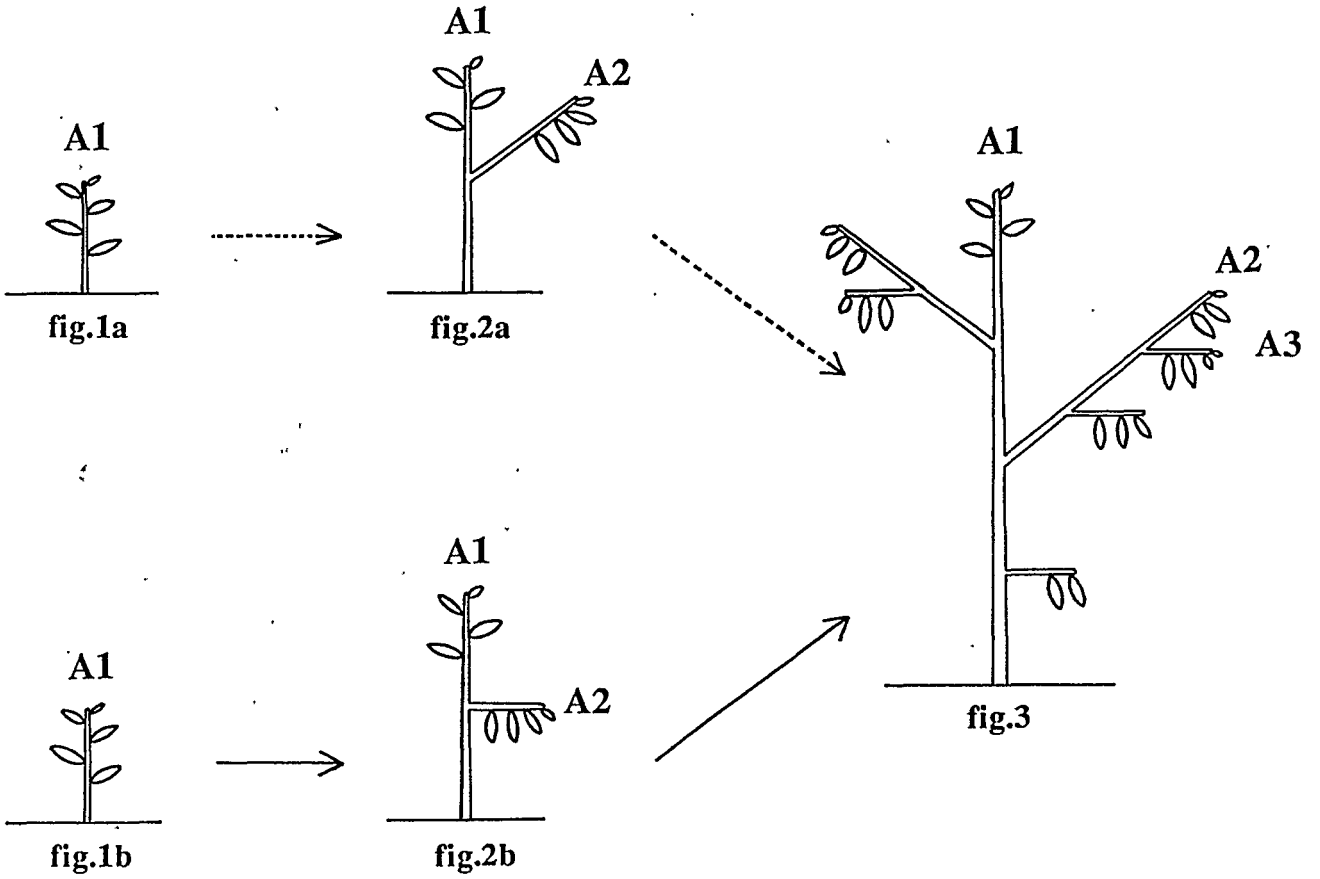
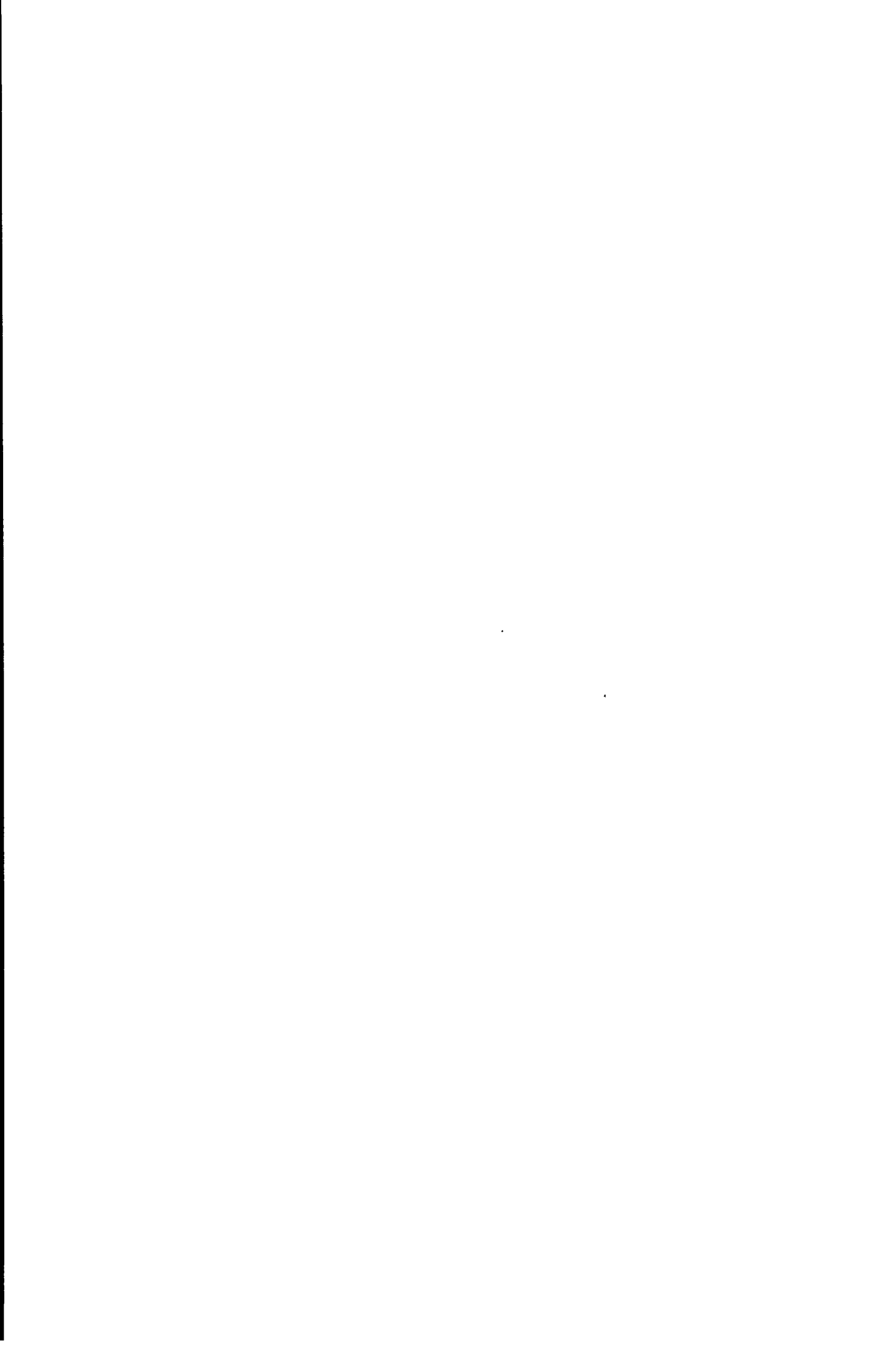


PLANCHE 8 : Le développement par intercalation



## Chapitre 4

# LA METHODE DE L'ANALYSE ARCHITECTURALE

**L'objet de l'analyse architecturale** est de définir la nature, la structure, et l'agencement de toutes les parties d'un végétal au cours du temps et dans l'espace afin de dégager les lois endogènes de croissance qui les déterminent.

La croissance d'une plante vasculaire, de la germination à la mort s'effectue par une succession de phases définies et ordonnées que l'analyse architecturale révèle et caractérise.

Pour chacune d'entre elles, on établit un **schéma**.

**Une série de schémas** traduit alors la séquence de différenciation propre à chaque espèce et retrace sa dynamique de croissance complète.

\*

En pratique, sauf chez quelques espèces herbacées à croissance rapide et durée de vie brève, il s'avère impossible de suivre le développement d'une plante au cours du temps. Aussi, est-il nécessaire d'examiner une série d'individus conspécifiques, choisis à des stades variés de développement.

- Pour chaque stade plusieurs individus sont observés et dessinés. Par comparaison et recoupements, le schéma architectural réalise alors la synthèse des observations. **Eliminant les aléas individuels, le schéma architectural ne représente aucun individu en particulier, mais doit obligatoirement rendre compte de tous les individus d'un même stade.**

- De la même façon, la série synthétique de schémas correspondant aux phases successives de croissance, devra permettre d'expliquer tous les individus d'une même espèce.

Ces contraintes, sur le terrain, déterminent souvent le choix d'une espèce qui doit être abondante sur le site d'étude, le nombre d'individus requis augmentant régulièrement avec la complexité architecturale d'une espèce et le degré de précision recherché. Dans certains cas, l'analyse de plus d'une centaine d'individus est nécessaire.

L'architecture est un caractère spécifique et inhérent à chaque plante (HALLE, 1978), mais le milieu peut provoquer des modifications quantitatives. L'étude de plusieurs individus poussant dans des conditions écologiques variées, permet de définir ces variations et de les figurer.

\*

L'application de la **méthode d'analyse architecturale** nécessite la connaissance préalable des critères et concepts définis dans cette première partie. En outre, la réalisation d'une étude complète impose de réunir certaines conditions :

- un préliminaire indispensable à toute étude architecturale est l'observation **d'individus issus de semis**. Ces derniers sont en effet les seuls dont nous sommes sûr qu'ils expriment la totalité de la séquence de différenciation d'une espèce et servent de témoins aux observations ultérieures.

Les rejets, les drageons, les individus issus de bouturage,... fournissent de précieuses informations, mais court-circuitent les premières phases de croissance, et leur analyse ne permet pas une interprétation complète de la plante adulte.

- analyser l'architecture d'une espèce nécessite également de disposer **d'individus poussant dans des conditions favorables** à leur croissance, et **maintenus à l'abri de traumatismes majeurs**.

Ainsi, l'observation de plantes abusivement ou précocement taillées, si elle apporte des éléments, ne permet qu'une interprétation partielle de l'architecture spécifique.

\*

Lorsque ces conditions, aisément réalisables, sont réunies, l'analyse architecturale peut-être effectuée. Allant du plus simple au plus complexe, elle utilise des niveaux d'analyse de plus en plus fins et, de la jeune plante à l'organisme sénescant elle procède par étapes.

## 1. LA DETERMINATION DU MODELE ARCHITECTURAL

Cette première étape permet de définir la stratégie de croissance globale de l'espèce. Elle requiert un faible nombre d'observations et l'identification de quelques caractères simples :

- l'absence ou la présence de ramification.
- l'équivalence ou la différenciation morphologique des axes, que l'on caractérise par:

- . leur mode de ramification et de croissance
  - . leur direction de croissance (horizontale, verticale, oblique...)
  - . leur nature (homogène ou mixte)
- la position de la sexualité (latérale ou terminale)

La réponse à ces différentes questions permet de définir les caractéristiques générales de la plante étudiée, et de la rattacher alors à tel ou tel modèle.

## 2. L'IDENTIFICATION DU DIAGRAMME ARCHITECTURAL

Ce niveau d'analyse plus fin, est indispensable à la compréhension de la structure d'une plante. Il définit la séquence des axes et les caractéristiques propres à chacune des catégories d'axes.

La notion de numéro d'ordre de ramification est ici fondamentale.

L'axe issu de la germination (axe épicotylé) est appelé axe d'ordre 1 (A1). S'il se ramifie, il portera des branches A2 (axes d'ordre 2) qui elles-mêmes, conformément au modèle architectural spécifique, porteront des rameaux d'ordre 3 (A3), et ainsi de suite...

Chaque émission d'un nouvel ordre de ramification caractérise une étape plus ou moins stable.

Pour chaque étape, on réalise un schéma proche de celui réalisé pour la détermination du modèle, mais incluant les caractéristiques de chaque axe. Ceci permet de définir la structure exacte de chaque catégorie d'axes et la façon dont ils dérivent les uns des autres.

La détermination complète du diagramme s'achève sur la plante adulte ayant différencié tous ses numéros d'ordre qualitativement discernables.

Le diagramme architectural ainsi établi représente l'architecture élémentaire spécifique et sa parfaite connaissance est nécessaire à la compréhension des phases ultérieures du développement d'une plante.

### 3. LA MISE EN EVIDENCE DE LA REITERATION

Chez quelques espèces, la séquence de différenciation s'exprime de façon linéaire. Une fois le diagramme réalisé, le tronc unique poursuit sa croissance en émettant de nouvelles branches toutes identiques aux précédentes.

\*

Souvent, chez les espèces arborescentes ou la réitération peut être particulièrement nette, de petits arbres semblent apparaître sur l'arbre initial : ils sont la manifestation directe de la réitération. **L'identification physiologique** des complexes réitérés peut être facilitée par la réapparition à leur base de caractères juvéniles ou typiques de la base des troncs (racines, feuilles de jeunesse, épines, marcescence, flagelles de basiflorie,...)

Au-delà de cette reconnaissance immédiate du processus réitératif, **l'identification objective** d'un complexe réitéré passe nécessairement par une bonne connaissance du diagramme.

La réitération apparaît alors comme un retour en arrière dans la séquence linéaire de différenciation. Un complexe réitéré reproduit fidèlement la succession des numéros d'ordre de l'individu initial en respectant les caractéristiques de chacune de ses catégories d'axes.

La réitération totale s'identifie par la formation d'un tronc identique à l'axe épicotylé, tandis que l'axe principal d'un complexe réitéré partiel reproduit les caractéristiques exactes d'un numéro d'ordre plus périphérique du diagramme.

**La stratégie de réitération** se définit ensuite par l'analyse précise de la nature, de la position et du mode d'apparition des complexes réitérés.

A ce stade de nouveaux schémas synthétiques rendent compte de la mise en place de la cime et de son évolution ultérieure jusqu'à la sénescence puis la mort.

Chez les arbres, cette étude est parfois rendue difficile par les dimensions de l'organisme et leur abattage partiel ou total peut se révéler nécessaire pour analyser des phases clés de leur développement. Dans bien des cas néanmoins, si l'on connaît parfaitement le diagramme d'une espèce, l'observation à l'aide de jumelles ou de télescopes, couplée à l'analyse de branches tombées au sol s'avère suffisante pour parvenir à la compréhension de l'arbre adulte.

\*


Au terme d'une telle étude on aboutit à une série de schémas qui représente la totalité de la séquence de développement d'une plante. La validité de l'interprétation s'effectue par une dernière confrontation avec la réalité et l'analyse architecturale peut être considérée comme terminée si tout individu pris au hasard dans la nature s'explique à partir des schémas établis.


#### 4. LA REPRESENTATION GRAPHIQUE DES RESULTATS


Une technique indispensable à l'analyse architecturale est le dessin, dont la réalisation oblige à une observation minutieuse. Les schémas architecturaux sont établis par la synthèse de plusieurs dessins d'individus isolés.

Pratiquement, lorsqu'une plante est très ramifiée, il n'est ni possible ni souhaitable de représenter la totalité des axes et des feuilles qui masqueraient son architecture. Aussi a-t-on coutume de figurer la plante comme si elle était ramifiée dans un plan en esquissant seulement les axes situés en avant ou en arrière du plan du dessin. De la même façon les feuilles ne sont que rarement dessinées en perspective mais sont projetées sur ce plan.


Compte tenu de l'échelle utilisée, et de l'orientation des branches, il n'est pas toujours possible de représenter tous les numéros d'ordre. La vue de profil est alors complétée par une vue par dessus d'une branche et de ses rameaux. D'autres dessins de détail peuvent être ajoutés. Enfin, en plus du texte qui complète les dessins, certains symboles viennent pallier aux défaillances des schémas. Nous citerons ici ceux qui sont couramment employés :


 = phyllotaxie spiralée

 = phyllotaxie distique

 = feuilles opposées décussées

 = arrêt de croissance sur un axe

 = mort d'un apex

 = fleur ou inflorescence

## Deuxième partie

# ARCHITECTURE ET FLORAISON CHEZ QUELQUES ESPECES TROPICALES

*"J'ai toujours cherché, quand je fais quelque étude,  
à observer d'abord pour comparer ensuite  
mes observations avec celles des autres."*

J. BARBOSA RODRIGUES, 1883  
(in N. HALLE, 1977.)



## Chapitre 1.

# MATERIEL ET METHODES

### 1. SITES D'ETUDES

Au début de ce travail, il nous semblait utile d'étudier une vaste gamme d'espèces. Ce fût l'objet d'une première mission en Asie du Sud-Est (février à mai 1983) principalement en Malaisie et en Indonésie (Java et Sumatra). Toutes ces observations ont été effectuées dans divers milieux situés dans une zone proche de l'équateur, approximativement entre le 7° de latitude Nord et Sud (pl. 9, fig. 1) . Elles furent largement enrichies par un séjour de plusieurs semaines au Jardin Botanique de Bogor (Java) où sont regroupées de nombreuses espèces tropicales. Des observations identiques ont été effectuées à diverses reprises dans le Jardin Botanique de Singapour.

Afin d'enrichir et de préciser ces premières données, il était nécessaire d'étudier d'autres espèces de façon plus approfondie. Cette analyse plus fine, bien qu'entamée lors de la première mission, fût plus précisément l'objet de deux séjours en Guyane française (septembre 1984 à février 1985 et février à mai 1986) où nos observations ont été effectuées principalement à la Piste de Saint Elie, proche de la ville de Sinnamary, et dans les environs de Saül, village approximativement situé au centre géographique de la Guyane (pl. 9, fig. 2). Sur ces deux sites nous avons bénéficié des structures mises en place par l'O.R.S.T.O.M. de Cayenne.

Compte tenu de la démarche suivie ce sont essentiellement des espèces étudiées en Guyane qui seront décrites dans le chapitre suivant, aussi nous paraît-il utile de rappeler les caractéristiques générales de ce territoire. De nombreux travaux récents et synthétiques décrivant divers aspects du milieu, de la végétation et de l'écologie en Guyane française, (ATLAS DE LA GUYANE, 1979; FORESTA de, 1981; FORESTA de et al., 1984; GELY, 1983; OLDEMAN, 1974; RIERA, 1983; SABATIER, 1983;...), nous nous limiterons ici à une description très sommaire de ce territoire, inspirée de ces ouvrages.

Limitée par le Brésil au Sud, et le Surinam au Nord, la Guyane française est située entre le 2ème et le 5ème degré de latitude Nord. Sa superficie est d'environ 90 000 km<sup>2</sup> et la forêt tropicale humide, à l'exception d'une étroite frange côtière, couvre plus de 90 % du territoire. Le relief est faible, et l'altitude moyenne ne dépasse pas 50 mètres.

Avec une température moyenne annuelle de 26°C, le climat, en Guyane, est constamment chaud et humide. Il est... "caractérisé par l'alternance d'une saison sèche marquée d'environ 3 mois, centrée sur septembre-octobre, et d'une saison de pluies sur le reste de l'année, coupée généralement en février, mars ou avril par une petite saison sèche d'environ 1 mois" (FORESTA de et al., 1984 ; d'après BOYE et al., 1979).

L'amplitude thermique annuelle est inférieure à 2°C. Les écarts diurnes varient de 6° à 8°C pendant la saison des pluies et de 10 à 12°C pendant la saison sèche.

Sur la piste St Elie, on estime les précipitations moyennes annuelles à 3450 mm réparties sur 254 jours de pluie (LESCURE et al., 1983), la hauteur des pluies étant toutefois extrêmement variable d'une année à l'autre (FORESTA de, 1981).

\*

Au cours de ces différentes missions, plus de 1200 espèces, représentées chacune par plusieurs échantillons vivants, ont été collectées et confiées à divers Jardins Botaniques. Dans leur très grande majorité cultivées aux serres du Jardin des Plantes de Montpellier et dans la serre du laboratoire, ces plantes ont permis des observations complémentaires sur la dynamique de croissance de certaines espèces.

\*

D'autres observations ont été effectuées dans diverses collections : Jardin de Mme MARNIER LAPOSTOLLE (Villa " Les Cèdres") à St Jean Cap Ferrat, Jardin exotique de Monaco, Royal Botanical Gardens de Kew (Angleterre), Jardin Botanique de l'Université de BANGOR (Treborth) au pays de Galles.

## 2. CHOIX DES ESPECES

Afin d'éliminer les spécificités pouvant être dûes à une appartenance systématique, un type de milieu ou un type biologique particulier, il convenait de choisir un vaste spectre de végétaux. Ainsi, les espèces étudiées ont été choisies dans des taxa d'Angiospermes très divers et représentant des types biologiques très variés (herbes, arbrisseaux, arbustes, arbres,...). De plus cette étude a été menée en milieu ouvert (savane, bords de route, recrû forestier, zones d'anciennes cultures,...) et en forêt. Dans

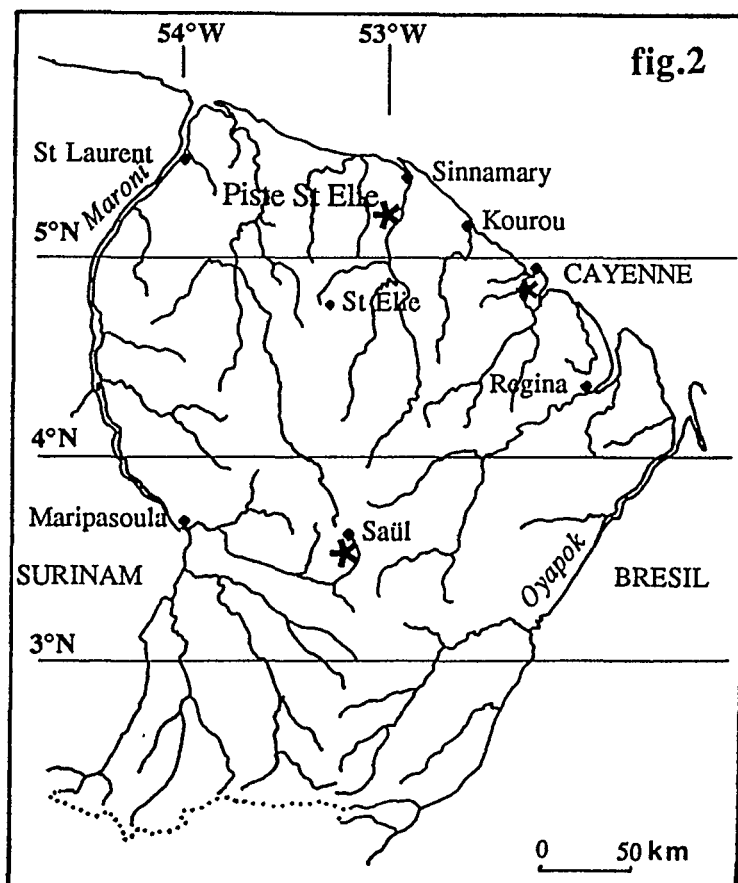
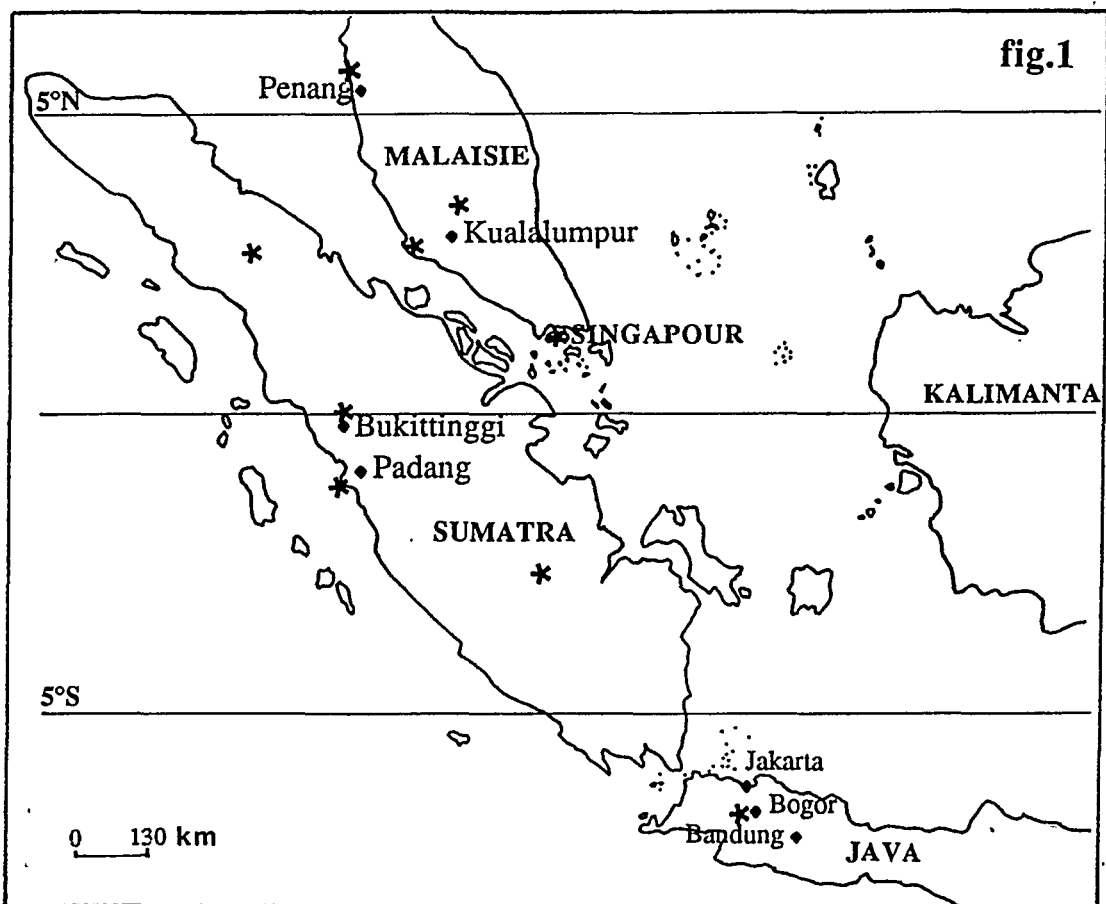


PLANCHE 9 : Lieux et sites d'étude

FIGURE 1 : Asie du Sud Est

FIGURE 2 : Guyane française \* sites d'étude

le bloc forestier, des espèces d'écologies diverses ont été choisies : plantes de sous-bois (ligneuses ou herbacées), arbres atteignant la voûte forestière, plantes épiphytes vivant dans diverses strates forestières. Dans quelques cas, des individus d'une même espèce ont été observés dans différents milieux afin de préciser la nature et l'amplitude d'éventuelles variations.

Les exemples décrits dans ce travail sont tous tropicaux. Cette "restriction" aux zones tropicales, du fait de notre faible connaissance d'une flore aussi riche et diversifiée, nous semble toutefois justifiée. Elle ne nous apparaît pas comme une limitation du sujet, mais bien au contraire comme une ouverture plus large sur les problèmes posés par la floraison et bon nombre d'exemples pourraient être cités dans les domaines les plus divers de la biologie, où l'apport des recherches en zone tropicale fut fécond et riche d'enseignements.

Parmi les espèces étudiées, plusieurs ont révélé des modes de croissance et de floraison très similaires. Si l'étude de chacune d'entre elles nous fut nécessaire à titre de comparaison ou de confirmation des résultats progressivement obtenus, il nous semblait inutile de faire figurer ici, l'ensemble de nos observations ; aussi n'avons nous retenu qu'une quinzaine d'espèces dont les modes de croissance et de floraison seront décrits en détail.

### **3. METHODE ET NIVEAU D'ANALYSE**

Pour chaque espèce, une étude complète a été effectuée en appliquant la méthode d'analyse architecturale décrite dans la première partie de ce travail. A chaque étape du développement, la position exacte de la sexualité au sein de l'architecture de la plante est notée.

Dans tous les cas où cela était possible cette analyse a été complétée par une approche quantitative de la répartition spatiale des inflorescences lors des floraisons successives d'un même individu :

- chez les végétaux modulaires, l'analyse d'un individu se fait par comptage du nombre de nœuds formés par le méristème terminal de chaque axe, avant sa transformation en inflorescence terminale.

- chez les végétaux à croissance monopodiale et floraison latérale, la position exacte des nœuds florifères est notée par rapport à l'ensemble des nœuds de chaque axe.

- chez certaines plantes à croissance rythmique très marquée, le repérage des nœuds n'est pas toujours possible sur la totalité d'un axe. Une autre méthode consiste alors à utiliser les unités de croissance comme marqueurs. Dans ce cas, la structure précise des unités de croissance est déterminée ainsi que ses éventuelles modifications au cours du développement ontogénique.

Outre les contraintes imposées par toute étude architecturale et déjà mentionnées dans la première partie de ce travail, ce niveau d'analyse particulier impose ses propres contraintes et nécessite de disposer de plantes montrant des traces longuement persistantes des marqueurs du développement et de la floraison : cicatrices nodales, arrêts de croissance, cicatrices d'inflorescences,... A cet égard, certains végétaux se sont révélés particulièrement appropriés :

- plantes à développement sympodial et floraison terminale chez lesquelles les cicatrices des inflorescences persistent très longtemps.

- plantes pionnières, à cause du syndrome de propriétés qui les caractérisent : abondance, croissance rapide, floraison précoce,... (SANOJA, 1985).

\*

La transformation d'une structure végétative en structure inflorescentielle nécessite plusieurs étapes consécutives que l'on regroupe habituellement en deux phases principales:

- l'initiation des primordia floraux.

- le développement de ces primordia en fleurs jusqu'à l'anthèse.

Cette séparation est importante et se justifie entre autre par de nombreux résultats qui montrent des réactions à différents facteurs pouvant varier au cours de l'une ou l'autre de ces deux phases.

Notre approche étant fondée sur des faits macroscopiquement observables et considérant le phénomène floral à l'échelle de l'organisme entier et non du méristème, cette distinction n'a pu être faite, et la floraison d'un axe est déterminée par la présence de structures inflorescentielles directement visibles. Dans quelques cas la distinction macroscopique de certaines phases du développement d'une inflorescence étant particulièrement nette celle-ci a pu être notée. De la même façon, la présence éventuelle de structures inflorescentielles abortives a été prise en compte.

## Chapitre 2.

# RESULTATS

### Note préliminaire

Les espèces que nous décrivons dans ce chapitre ont été classées par ordre de complexité architecturale croissante. Chaque espèce est représentée par un ou plusieurs échantillons d'herbier tous conservés à l'Herbier de l'Institut de Botanique de Montpellier. Le numéro de référence est situé pour chaque espèce en début de description.

Aucune Flore récente n'existant pour la Guyane française, la détermination des espèces indigènes sur ce territoire a été effectuée à l'Herbier de l'O.R.S.T.O.M de Cayenne, et en grande partie avec l'aide des Botanistes de ce centre de recherche que nous tenons ici à remercier pour leur générosité. Dans quelques cas, seule la détermination du genre a pu être effectuée avec certitude.

*Psychotria sp.*

RUBIACEAE

(Herbier BD 179 - Guyane française)

Cette petite plante monocaule a été observée en sous-bois de forêt primaire à la Piste de St Elie. Son développement est conforme au modèle de CHAMBERLAIN et la plante adulte ne dépasse guère 1 à 1,50 mètre.

L'axe épicotylé orthotrope présente des verticilles de quatre feuilles simples, entières pouvant atteindre chacune 30 cm de long sur 9 cm de large.

Après un fonctionnement végétatif dont la durée n'a pu être déterminée, cet axe, qui a atteint 50 à 60 cm de haut (pl. 10, fig. 1), élabore une inflorescence terminale (grappe définie de cymes). Suit une période de repos végétatif, au-delà de laquelle un relais orthotrope se développe à l'aisselle d'une des feuilles assimilatrices situées juste sous l'inflorescence. A la base de ce relais sont formées : une paire de cataphylles (préfeuilles  $\alpha$  et  $\beta$ ), et deux verticilles de quatre cataphylles séparés par des entrenœuds très courts. Ce relais développe ensuite quelques verticilles de feuilles assimilatrices avant de voir son apex se transformer à son tour en inflorescence terminale (pl. 10, fig. 2).

Le développement ultérieur se poursuit de la même manière, mais les modules successifs sont de plus en plus courts et présentent un nombre de verticilles de feuilles assimilatrices de plus en plus réduit (pl. 10, fig. 3a).

Assez rapidement les relais acquièrent une structure stable et forment successivement, dix [2 + (2 x 4)] cataphylles (c) basales et un verticille de quatre feuilles assimilatrices (F) avant de fleurir terminalement (I). Tous les modules qui dérivent par la suite du fonctionnement sympodial auront cette même structure (pl. 10, fig. 3b).

Le système racinaire est formé d'un gros pivot muni de quelques racines latérales puissantes et ramifiées.

La phénologie exacte de cette espèce à croissance rythmique n'a pu être étudiée.

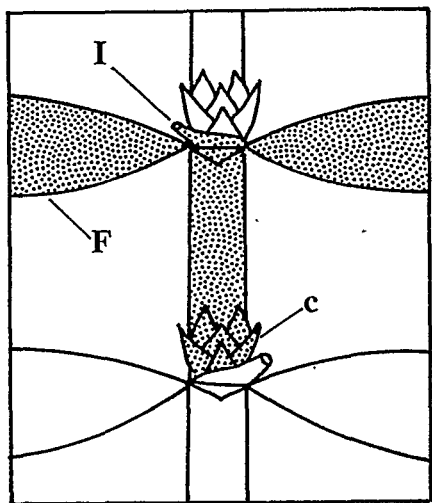


fig.3b

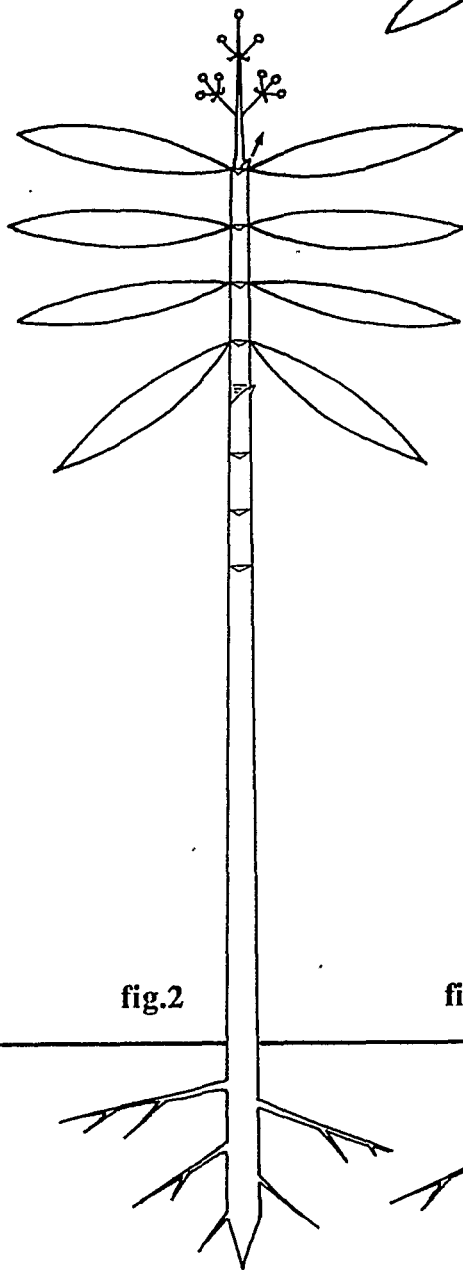
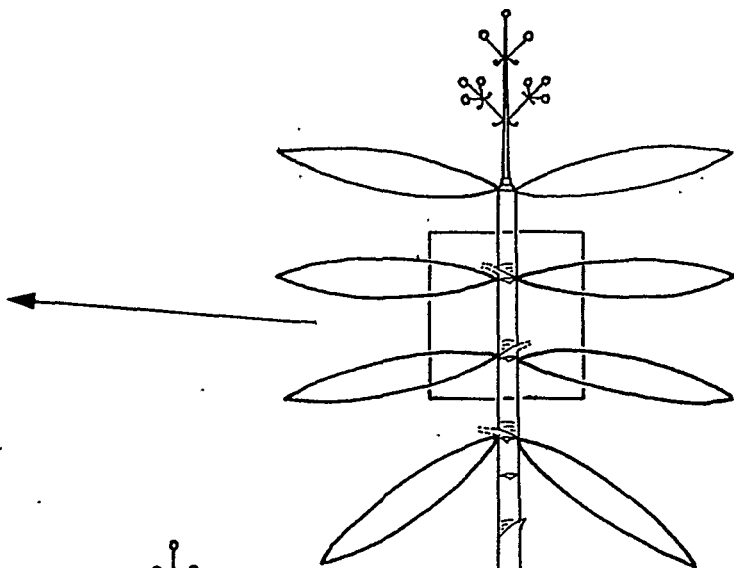


fig.2

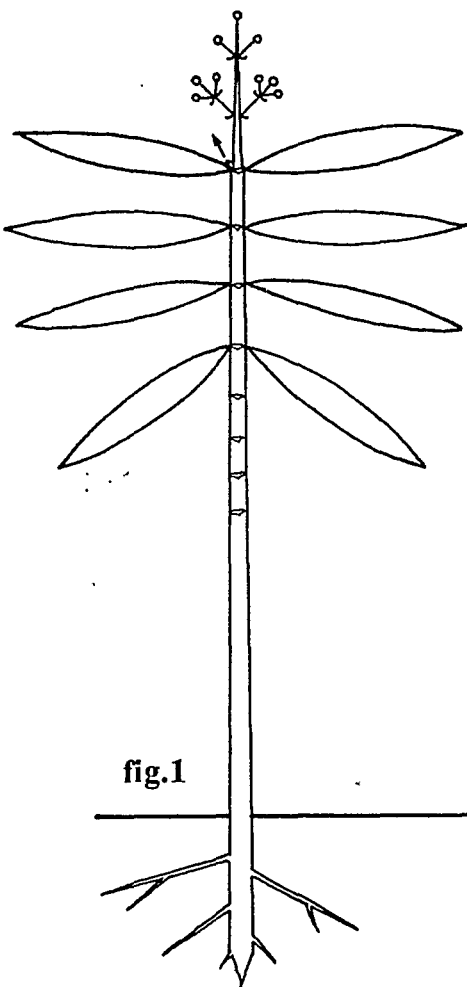


fig.1

fig.3a



*Noisettia longifolia* HBK

VIOLACEAE

(Herbier BD 167 - Guyane française)

Les individus de *Noisettia longifolia* ont été observés à Saül où ils sont localement abondants et peuvent former des taches en sous-bois sombre et humide le long des "criques" (petits cours d'eau).

Il s'agit d'une petite plante monocaule qui peut atteindre 1 à 1,50 mètre de haut. Son développement est conforme au modèle de CORNER. L'axe épicotylé est orthotrope et à croissance continue. Les feuilles, disposées de façon alterne spiralée suivent un indice phyllotaxique de 2/5.

Sur la plante jeune, la première feuille émise au-dessus des cotylédons est petite (1 à 2 cm de long): les suivantes montrent une longueur progressivement croissante qui se stabilise ensuite sur la plante adulte. Après une phase de croissance végétative, les premières inflorescences axillaires se développent: ce sont des cymes bipares de cymes unipares scorpioïdes. Sur un même individu, dès qu'une aisselle est florifère, les feuilles suivantes portent également des inflorescences axillaires et la floraison est continue jusqu'à la mort de la plante.

Chez la jeune plante, le système racinaire est formé d'un pivot ramifié. Peu de temps après la germination ce dernier acquiert une structure oblique. Sa croissance est limitée, et dès les premiers stades, dans une zone proche de la surface du sol, se met en place une deuxième racine principale également oblique et ramifiée. Chez la plante adulte le système racinaire est bien développé et montre plusieurs racines principales ramifiées. Elles sont peu profondes et exploitent largement la litière (pl. 11, fig. 1).

L'analyse de plusieurs individus, à divers stades de développement révèle les modalités de la mise en place et de l'évolution des structures reproductrices et végétatives à partir de la germination, et permet de définir, de la base au sommet de l'axe unique, quatre zones principales en fonction de la taille des feuilles et de la nature des productions axillaires (pl. 11, fig. 1):

- A la base de l'axe épicotylé (**zone A**), les cotylédons et les toutes premières feuilles formées sont petits, et abritent à leur aisselle un unique bourgeon latent.

- Dès les 6ème à 8ème nœuds (la longueur des feuilles n'excède alors pas 10 à 12 cm) on observe aux aisselles foliaires un petit massif méristématique nécrosé au-dessus duquel se forme en série verticale un bourgeon surnuméraire qui demeure latent (**zone B**).

- A partir du 15ème nœud environ (12ème à 20ème suivant les individus) les feuilles atteignent une quinzaine de centimètres de long et portent des inflorescences axillaires au-dessus desquelles s'observe un bourgeon latent. La première inflorescence ne porte généralement qu'une ou deux fleurs. Les aisselles situées immédiatement au-dessus sont également pauciflores, à durée de vie courte et ne portent en général pas de fruit. Dans cette zone néanmoins (**zone C**), les inflorescences sont, d'un nœud au suivant, de plus en plus ramifiées, et, parallèlement à cet enrichissement en fleurs des inflorescences, la longueur des feuilles augmente légèrement jusqu'à atteindre une longueur moyenne de 17 à 18 cm environ, dès les 25ème à 30ème nœuds.

- A ce stade, la longueur des feuilles est maximale, et les inflorescences présentent chacune un nombre de fleurs compris entre 30 et 40. Par la suite (**zone D**), la longueur des feuilles, et le degré de ramification de leurs inflorescences axillaires reste stable d'un nœud au suivant dans toute la partie apicale de l'axe jusqu'à la mort de l'organisme.

Comme pour les aisselles situées plus basalement sur l'axe épicotylé, un bourgeon surnuméraire latent se met en place au-dessus de l'axe inflorescentiel\* .

Sur la plante adulte peuvent persister jusqu'à trente feuilles successives. De la même façon les inflorescences fonctionnent longtemps et, en général, des fleurs s'épanouissent sur toute la zone feuillée. Ces inflorescences sont à des stades de développement d'autant plus avancés qu'elles sont insérées plus basalement. Le long de l'axe on observe ainsi tous les stades intermédiaires entre les inflorescences les plus basales qui ne portent plus que des fruits, et les inflorescences les plus apicales, situées dans la zone en croissance, dont les fleurs sont encore toutes en bouton.

---

\* Bien qu' aucune étude histologique n'ait été effectuée, il semble que l'on puisse, par analogie, interpréter les massifs méristématiques nécrosés des aisselles basales (**zone B**) comme des inflorescences abortives.

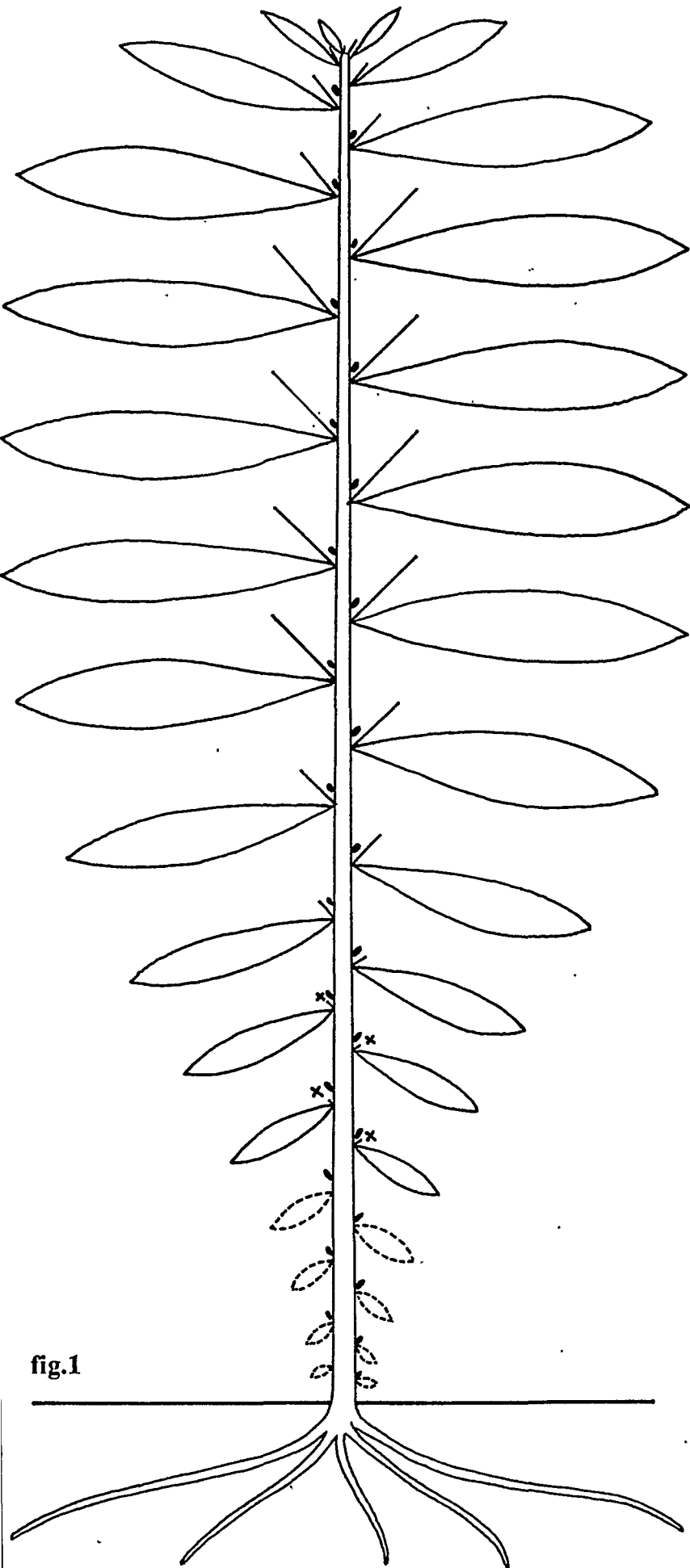
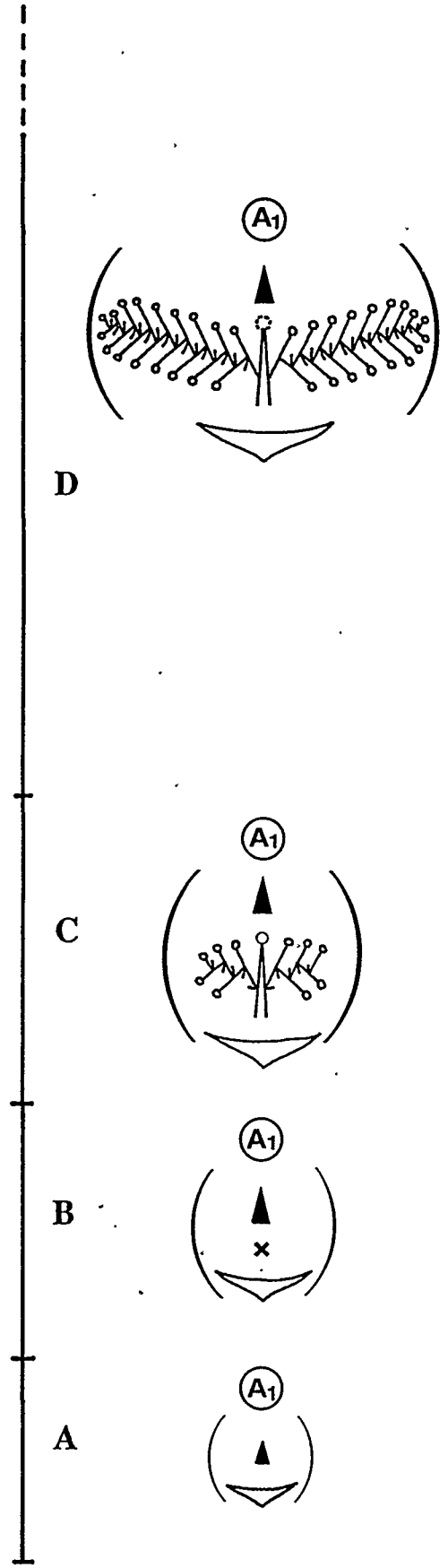


fig.1

PLANCHE 11



- ▲ Bourgeon latent
- × Méristème nécrosé
- ⊖ Fleur
- ▽ Cicatrice foliaire

Chez cette espèce de sous-bois soumise à la chute d'objets divers en provenance de la canopée (branches, gros fruits, etc...) et à l'action d'animaux phytophages, les traumatismes sont fréquents. C'est dans ce cas uniquement que l'on observe des plantes ramifiées. Les axes lésés émettent à partir de bourgeons latents situés juste sous la cassure, de petits complexes réitérés dont la structure dépend du niveau d'insertion.

- Lorsque le jeune individu monocaule est cassé près du niveau du sol (**pl. 12, fig. 1**), les complexes réitérés, après avoir émis une cataphylle, présentent une zone végétative portant 4 à 5 feuilles assimilatrices d'abord petites, puis de taille rapidement croissante. Dès le 5ème ou 6ème nœud (les feuilles ont alors une taille adulte de 15 cm de long en moyenne) les aisselles foliaires sont florifères et les inflorescences (excepté parfois les deux ou trois premières) forment d'emblée un grand nombre de fleurs.

- Lorsque le traumatisme affecte l'axe issu de la germination dans sa partie apicale (**pl. 12, fig. 2**), les complexes réitérés fleurissent très rapidement. Ils émettent à leur base un entrenœud très court auquel correspond une cataphylle dont l'aisselle présente un bourgeon latent. Dès le deuxième nœud, la première feuille assimilatrice qui lui correspond a une taille adulte, et les inflorescences axillaires portent un grand nombre de fleurs.

- Un autre cas peut se produire ; des portions d'axes tombées au sol s'enracinent et produisent de nouveaux axes orthotropes identiques (exceptée l'absence de cotylédons) à des individus issus de graine (**pl. 12, fig. 3**): les premières feuilles émises par ce complexe réitéré issu de multiplication végétative sont petites et montrent une taille progressivement croissante d'un nœud au suivant. De la base au sommet de ce nouvel axe, on retrouve le même gradient qualitatif et quantitatif que sur l'axe issu de graine.

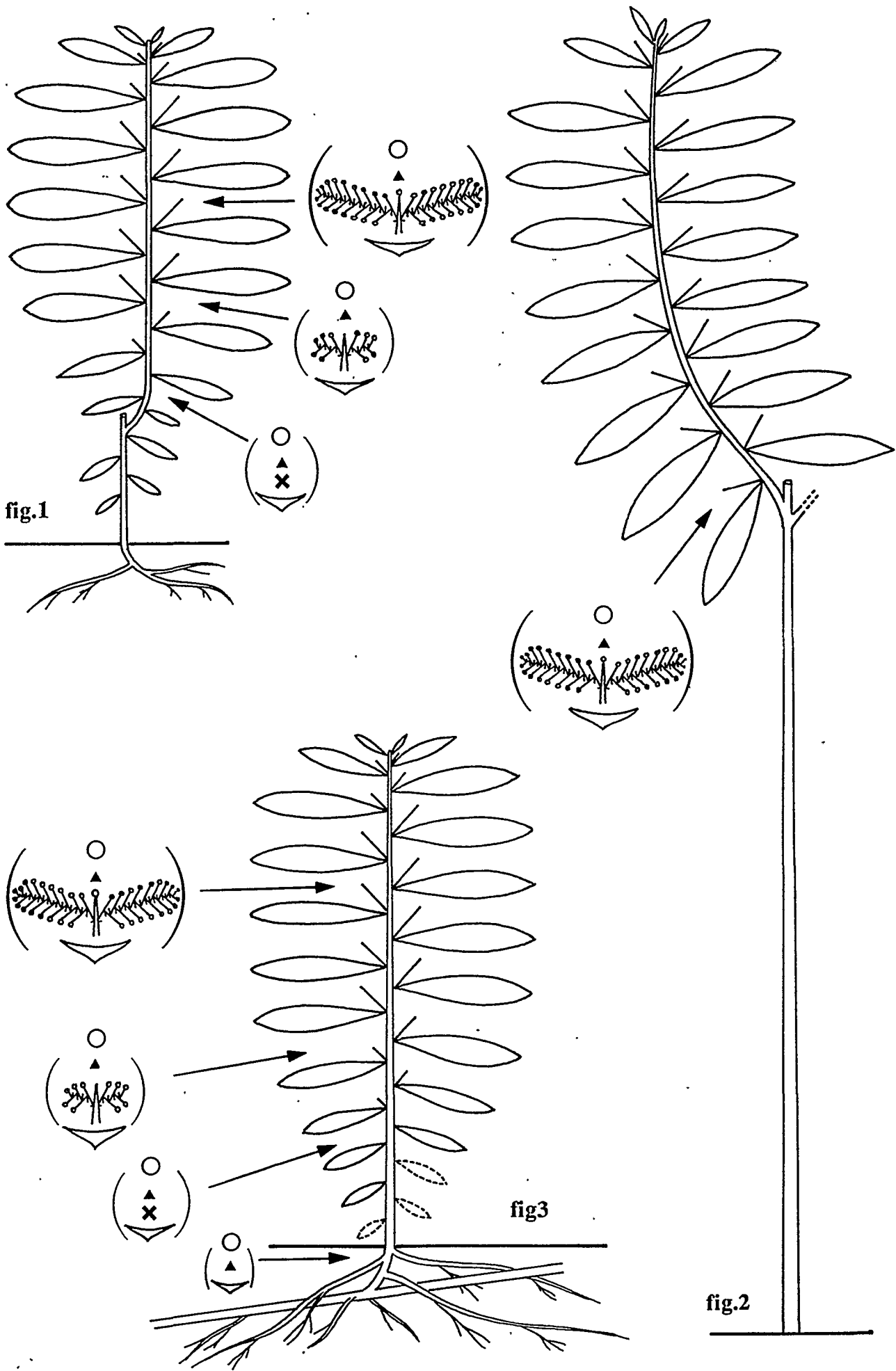


fig.1

fig3

fig.2

Parmi les innombrables travaux qu'ont inspiré les quelques 20 000 à 25 000 espèces de ce taxon, seul un faible nombre décrit leur mode de croissance et leur architecture (PFITZER, 1882, 1888-1889; HOLTUM, 1954, 1955; BRIEGER, 1970, 1977; TROUSLOT, 1973; SCHÄFFER, 1974; HALLE 1977; RASMUSSEN ET RASMUSSEN, 1979; CASTRO e SANTOS, 1981; RASMUSSEN, 1982, 1986; BARTHELEMY, 1985, 1987). Une particularité commune au développement de toutes les Orchidées est la germination des graines qui pour avoir lieu requiert l'association avec un champignon (BERNARD 1909; BURGEFF 1959;...). Lorsque ces conditions sont réunies, la germination aboutit à la formation d'une masse cellulaire peu différenciée: "le protocorme". Plusieurs travaux décrivent avec précision cette structure particulière et les premières étapes du développement chez diverses espèces (SALISBURY, 1804; IRMISCH, 1853; PRILLIEUX et RIVIERE, 1856; FABRE, 1856; BURGEFF, 1959; SHUSHAN, 1959; VEYRET, 1965 ;...). Toutefois, à cause de l'extrême petitesse des graines (BURGEFF, 1936;...) et des très jeunes plantules, l'observation des tout premiers stades du développement d'une Orchidée, est le plus souvent difficile voire impossible dans la nature.

*Encyclia vespa* (Vell.) Dressler est une espèce épiphyte répandue à travers toute l'Amérique tropicale (BECHTEL, CRIBB ET LAUNERT, 1985; DUNSTERVILLE et GARAY, 1961). Elle est également commune en Guyane française où nous l'avons étudiée.

Le mode de croissance de cette plante est sympodial et se rattache au modèle de TOMLINSON. Chaque élément du sympode, ou module, est constitué d'une partie horizontale portant des cataphylles et des racines adventives nodales ; cette tige se redresse dans sa partie distale et présente un entrenœud renflé en organe de réserve (pseudobulbe) surmonté par une ou deux feuilles assimilatrices. Lorsqu'elles se développent, les inflorescences sont terminales. La germination de cette plante n'a pas pu être observée.

.. Lorsque l'individu est jeune, il n'est pas florifère.

Les relais végétatifs apparaissent à l'aisselle de cataphylles distales du rhizome. Les premiers modules émis à partir de la germination sont petits et ne présentent qu'un faible nombre de cataphylles par rhizome. Lors de ces premiers stades, au-dessus du pseudobulbe de petite taille, une seule feuille assimilatrice est formée. Le développement se poursuit conformément à la "croissance d'établissement" typique des Monocotylédones sympodiales (TOMLINSON ET ESLER, 1973) : les tiges successives sont de plus en plus longues et épaisses, et les organes foliaires et racinaires qu'elles portent sont de plus en plus développés (pl. 13, fig. 1).

Lorsque les différents organes de chaque module atteignent une certaine taille, caractéristique de l'espèce, la plante est adulte, et les modules portent une inflorescence terminale. Les modules florifères successifs ont alors une structure très précise (pl. 13, fig. 2):

- à partir de son point d'insertion sur le module précédent, chaque tige végétative est constituée d'une partie rhizomateuse de 3 à 4 cm de long sur 0,8 à 0,9 cm de large portant 7 cataphylles (c) de dimensions croissantes de la partie proximale à la partie distale. Cette tige présente ensuite un renflement pouvant atteindre 15 cm de long sur 2,8 cm de large et 1 cm d'épaisseur. Ce "pseudobulbe" est surmonté par 2 feuilles assimilatrices (F1 et F2) atteignant 28 cm de long sur 4,5 cm de large entre lesquelles une bractée protège l'apex.

Chaque module est horizontal jusqu'à la cataphylle 5 puis se redresse au niveau des cataphylles 6 et 7 pour être vertical dans sa partie distale (cf. fig.1).

L'ensemble de cette tige végétative est aplati dorsi-ventralement et a une phyllotaxie distique ( $\ominus$ ). Les différentes aisselles du rhizome n'ont pas des propriétés

- . La cataphylle 5 axille un bourgeon de remplacement, plus gros que les autres, qui donnera le module relais lors de la reprise de croissance.


- . A l'aisselle de la cataphylle 6, un deuxième bourgeon de remplacement latent n'entrera en croissance que lors d'une ramification dichasiale, ou si le précédent est endommagé.

- . La cataphylle 7 présente elle aussi un bourgeon bien visible mais beaucoup plus petit qui ne se développe généralement pas.

- . Les aisselles des autres cataphylles ne possèdent pas de bourgeons macroscopiquement visibles et ne peuvent produire un axe qu'à la suite de traumatismes.

- Les racines adventives (Ra) peuvent être ramifiées. Elles se développent à la face inférieure du rhizome juste en dessous des 3ème, 4ème et 5ème nœuds, parfois aussi au

niveau du 6ème. En général plusieurs racines (2 à 5) sont formées à chacun de ces nœuds.

- Lorsque l'élongation de cette tige est terminée, l'inflorescence terminale (I) perce la bractée située entre les feuilles assimilatrices puis croît jusqu'à l'anthèse. L'axe inflorescentiel terminal ainsi formé a une phyllotaxie spiralée (). Il peut atteindre 15 cm de long et présente de sa base à son sommet:

- . une bractée,
- . 4 cataphylles,
- . plusieurs bractées florales axillant chacune une fleur.

La reprise de croissance n'a lieu qu'après la dispersion des graines ou le dessèchement de la hampe florale si la fécondation n'a pas eu lieu. Dans les conditions "normales" de croissance de cette espèce, l'inflorescence du premier module florifère formé porte généralement un nombre faible de fleurs (le plus souvent 5 à 10). Par la suite, si les conditions sont favorables à la croissance et en l'absence de traumatisme, cette ramification sympodiale florifère se poursuit indéfiniment et produit une succession de modules présentant tous la même structure. Néanmoins, le nombre de fleurs portées par l'inflorescence terminale d'un module peut varier de 5 à 20, et il a pu être observé que ce nombre est alors directement proportionnel à la taille des organes (entrenœuds, pseudobulbe, cataphylles, feuilles assimilatrices, racines) de la partie végétative sous jacente (cf. pl. 13, fig. 1). Ainsi, pour un module donné le nombre de fleurs produites par son inflorescence terminale est d'autant plus grand que ses organes végétatifs sont de dimensions plus élevées.

Notons que si les conditions deviennent défavorables à la croissance, ou si le système racinaire est lésé, les dimensions de ces différents organes sur les nouveaux modules formés peuvent diminuer. Dans ce cas, l'inflorescence des modules concernés est pauciflore, et respecte la proportionalité décrite ci-dessus. Néanmoins, lorsque les dimensions de ces organes descendent en dessous d'un certain seuil (qui n'a pu être quantifié), les modules sont alors identiques à ceux de la plante jeune et ne produisent plus d'inflorescence terminale.\*

La ramification est le plus souvent monochasiale. Le module relais se développe alors à l'aisselle de la 5ème cataphylle (C5) et reproduit une tige en tout point identique à celle qui lui a donné naissance. La préfeuille de chaque module étant opposée à sa

---

\* Les observations rapportées ici ont été effectuées, en Guyane française, et à Montpellier, sur plus d'une quinzaine d'individus cultivés en serre.



feuille axillante et le module relais naissant à partir d'un nombre fixe et impair de cataphylles, la succession modulaire forme un zig-zag caractéristique de cette espèce (pl. 13, fig. 3) et de la plupart des Orchidées sympodiales (RASMUSSEN, 1986).

Dans quelques cas, la ramification est dichasiale et le deuxième relais se forme à l'aisselle de C6.

Sur les individus les plus développés, les modules les plus âgés se nécrosent puis meurent tandis que dans les parties jeunes de nouveaux modules sont sans cesse formés. Dans la partie en croissance, on n'observe jamais plus de deux à trois modules successifs feuillés tandis qu'un même individu peut présenter jusqu'à 15 modules successifs vivants (les plus âgés sont alors défeuillés).

Bien que la phénologie exacte de cette espèce n'ait pu être précisée, l'observation de plusieurs individus cultivés en serre à Montpellier montre que le développement complet d'un module (croissance et élongation de la tige végétative, puis croissance et élongation de l'axe inflorescentiel) dure une année, et la consultation des échantillons récoltés en fleurs en divers points de Guyane française et déposés à l'herbier de l'O.R.S.T.O.M. de Cayenne, suggère que la floraison ait lieu préférentiellement en Août sur ce territoire.

Chez cette espèce des cas de réitération traumatique ont pu être observés. Sur un individu ayant produit deux successions modulaires par ramification dichasiale, un traumatisme de nature inconnue a supprimé plusieurs modules sur une des "branches". L'émission de nouveaux modules sur les deux branches est synchrone, mais les modules émis sont de nature différente (pl. 13, fig. 3):

- sur la partie intacte, la plante a continué à émettre des modules de taille adulte et florifères.

- sur la partie cassée, un bourgeon latent a produit une succession modulaire qui régénère la portion enlevée. Cette série de modules correspond à un complexe réitéré traumatique et possède les caractères de la plante jeune non florifère: les premiers modules émis sont petits et ne produisent pas d'inflorescence terminale. Les modules successifs présentent des dimensions croissantes et, comme chez la plante jeune, la floraison terminale n'apparaît qu'après la formation d'une tige ayant des dimensions adultes.

Ceci est à rattacher aux résultats obtenus en culture lors de la multiplication végétative de cette espèce.

Lorsqu'on prélève au moins trois modules successifs dans la partie feuillée et, si les conditions du culture sont favorables à la croissance, le module distal produit dès la première année un nouveau module de fortes dimensions et dont l'apex forme une inflorescence terminale.

Dans les mêmes conditions de culture, si un seul module est bouturé, les modules relais sont petits, et les modules adultes florifères ne sont produits qu'après plusieurs ordres de ramification.

Notons que ce phénomène n'est pas propre à *Encyclia vespa*, mais se retrouve chez toutes les Orchidées sympodiales et constitue un fait connu et utilisé depuis longtemps par les cultivateurs d'Orchidées (WILLIAMS et KRAMER, 1983).

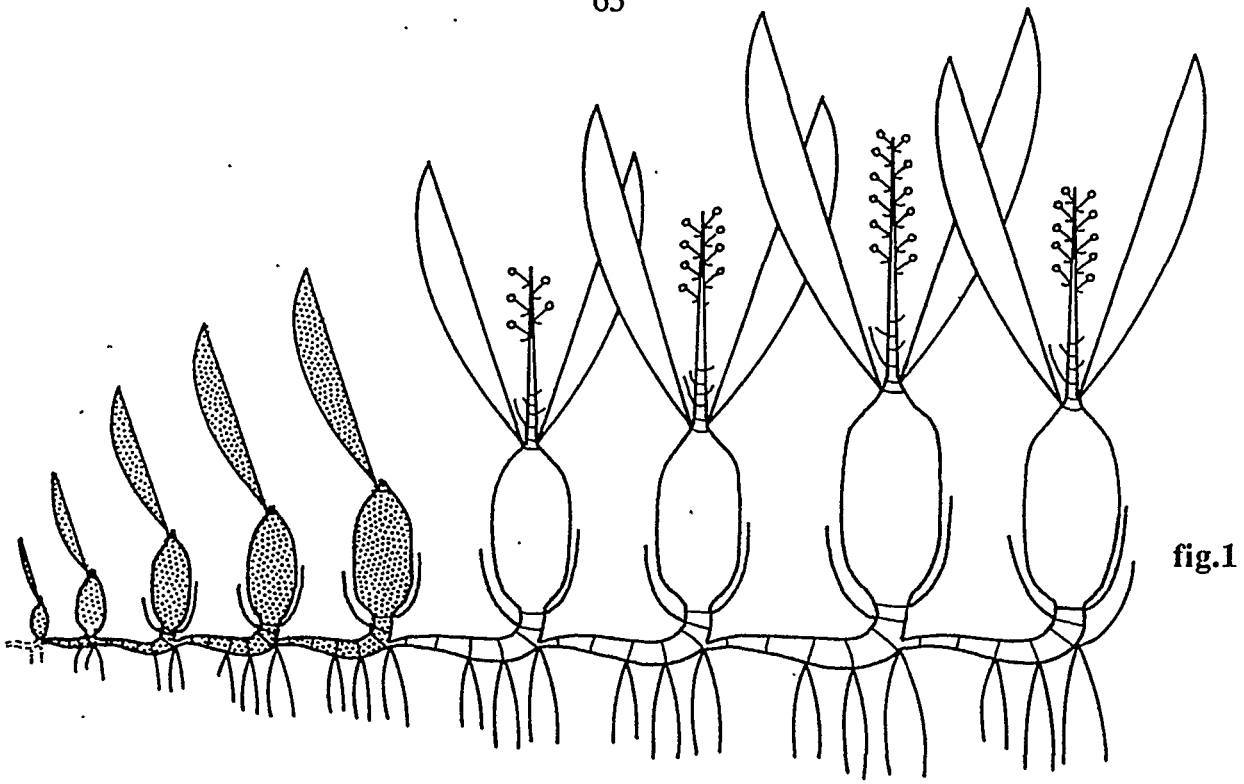


fig.1

- les pointillés représentent les modules stériles

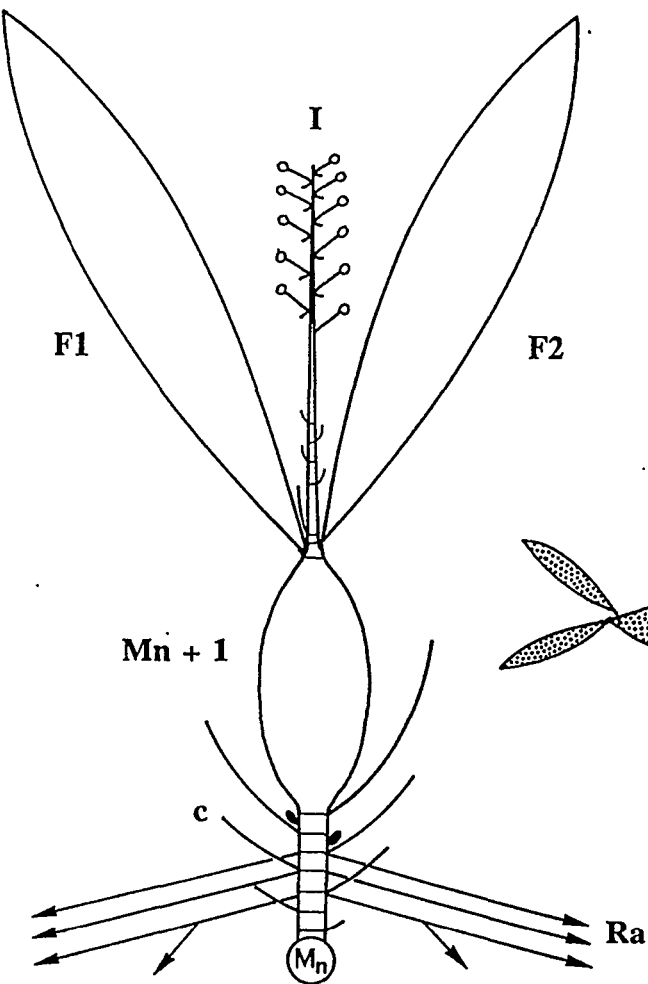


fig.2

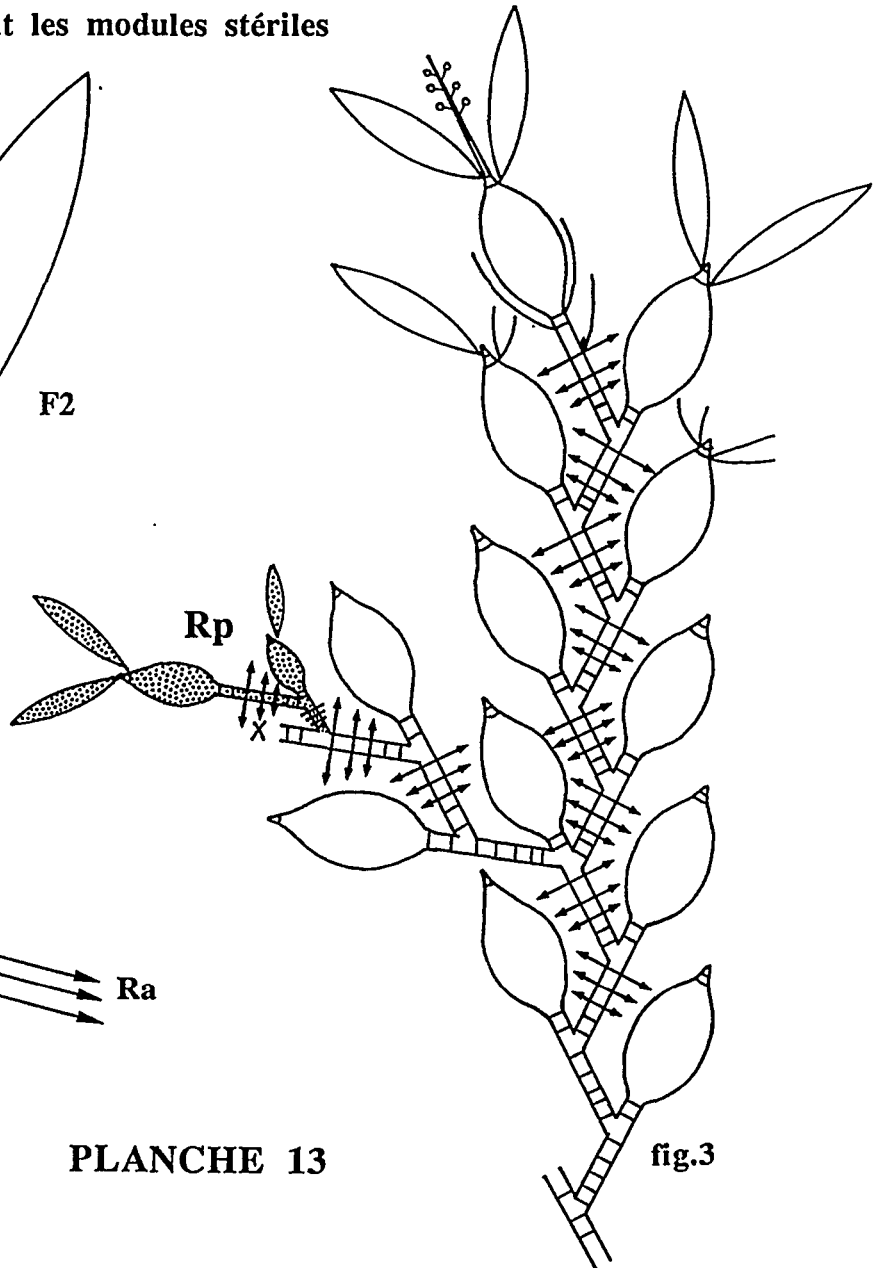


fig.3

*Solanum subinerme* Jacq.

SOLANACEAE

(Herbier BD 191 - Guyane française)

Très fréquente dans les végétations pionnières en Guyane française (FORESTA de, 1983a, 1983b), cette espèce arbustive, étudiée à la piste de St Elie se rencontre abondamment dans les premiers stades de la régénération forestière après défrichage (FORESTA de et al., 1986). Sa durée de vie est brève (3 à 4 ans), et la hauteur maximale atteinte varie de 4 à 6 mètres (FORESTA de et al., 1984). Le développement de cet arbuste est conforme au modèle de LEEUWENBERG. La floraison est précoce et l'axe épicotylé présente une inflorescence terminale, 6 mois environ après la germination (FORESTA de, 1981). Pour chaque individu, la floraison est ensuite continue pendant toute la vie de la plante. De la même façon la production de fruits est continue tout au long de l'année. Ce sont de petites baies renfermant en moyenne 145 graines chacune (PREVOST, 1983), qui sont disséminées par les chauves-souris (FORESTA de et al., 1984).

L'observation de semis de *Solanum subinerme* (pl. 14, fig. 1) révèle l'émission par la graine d'un axe épicotylé (A1) orthotrope à phyllotaxie spiralee. Les feuilles de cet axe, d'abord entières sont rapidement pennatifides à pennatiséquées et disposées suivant un indice phyllotaxique de 2/5. A leur aisselle un unique bourgeon axillaire latent est visible. La plante à ce stade est très fortement épineuse sur toutes ses parties (tige, pétioles foliaires, nervures principales des limbes foliaires, etc...). Le système racinaire est formé d'un pivot qui émet des racines latérales horizontales elles-mêmes portant de nombreuses radicelles.

Ce fonctionnement végétatif ne dure que quelques mois (6 mois environ). Lorsque l'axe épicotylé a élaboré 30 à 40 feuilles et atteint une hauteur de 0,5 à 1 mètre, son méristème apical se transforme en inflorescence I (cyme unipare scorpioïde). Cette première inflorescence néanmoins est généralement abortive ou pauciflore. Dans tous les cas, elle forme moins de fleurs que les inflorescences observées sur la plante âgée, et la production de fruits est rare.

Simultanément à la croissance de cette inflorescence, une ramification acrotone se met en place et s'accompagne de plusieurs modifications. Les feuilles qui étaient symétriques, très découpées et très épineuses sur l'axe épicotylé ont tendance à devenir

asymétriques, entières et inermes ces caractères s'accroissant avec la ramification. Les tiges successives présentent également de moins en moins d'épines jusqu'à être totalement inermes (pl. 14, fig. 2).

La mise en place des rameaux sympodiaux acrotones s'effectue de manière très précise, et leur structure exacte dépend directement de leur moment d'élongation. En général, trois rameaux principaux se développent obliquement et donnent à la jeune plante une forme en entonnoir (pl. 14, fig. 2).

Le méristème axillaire de la dernière feuille ( $F_n$ ) émise par l'axe épicotylé forme le premier rameau qui se développe simultanément à l'inflorescence terminale de ce dernier. Lors de sa croissance il entraîne sa feuille axillante qui est alors déplacée au niveau de la première feuille ( $\alpha_1$ ) de ce nouveau module court qui n'est constitué que de deux feuilles ( $\alpha_1$  et  $\beta_1$ ), et d'une inflorescence terminale ( $I_1$ ). De la même façon, le méristème axillaire de la feuille la plus distale ( $\beta_1$ ) de ce module a un développement immédiat au cours duquel il entraîne sa feuille axillante au niveau de la feuille ( $\alpha_2$ ) du module suivant, qui présente la même structure que celle décrite précédemment, et se ramifie de façon identique.\*

Notons, que lors du développement d'un module relais à l'aisselle des préfeuilles  $\beta$  de chaque module, un bourgeon surnuméraire latent se met en place entre l'axe et l'insertion foliaire.

Tous les modules dérivant sylleptiquement les uns des autres ont donc une structure stable et identique. Morphologiquement (pl. 14, fig. 3a) ils sont formés par un axe portant une première feuille proximale ( $\alpha$ ), une deuxième feuille distale ( $\beta$ ) plus grande, et une inflorescence terminale. Cette structure n'est cependant visible qu'au sein du très jeune bourgeon. Très vite, par suite du développement immédiat des axillaires de  $\beta$  on n'observe plus que la structure "physionomique" des modules (pl. 14, fig. 3b): ils semblent alors constitués de deux feuilles insérées à peu près au même niveau, et d'une inflorescence à la base de laquelle semble se développer, en position extra-axillaire le module suivant.

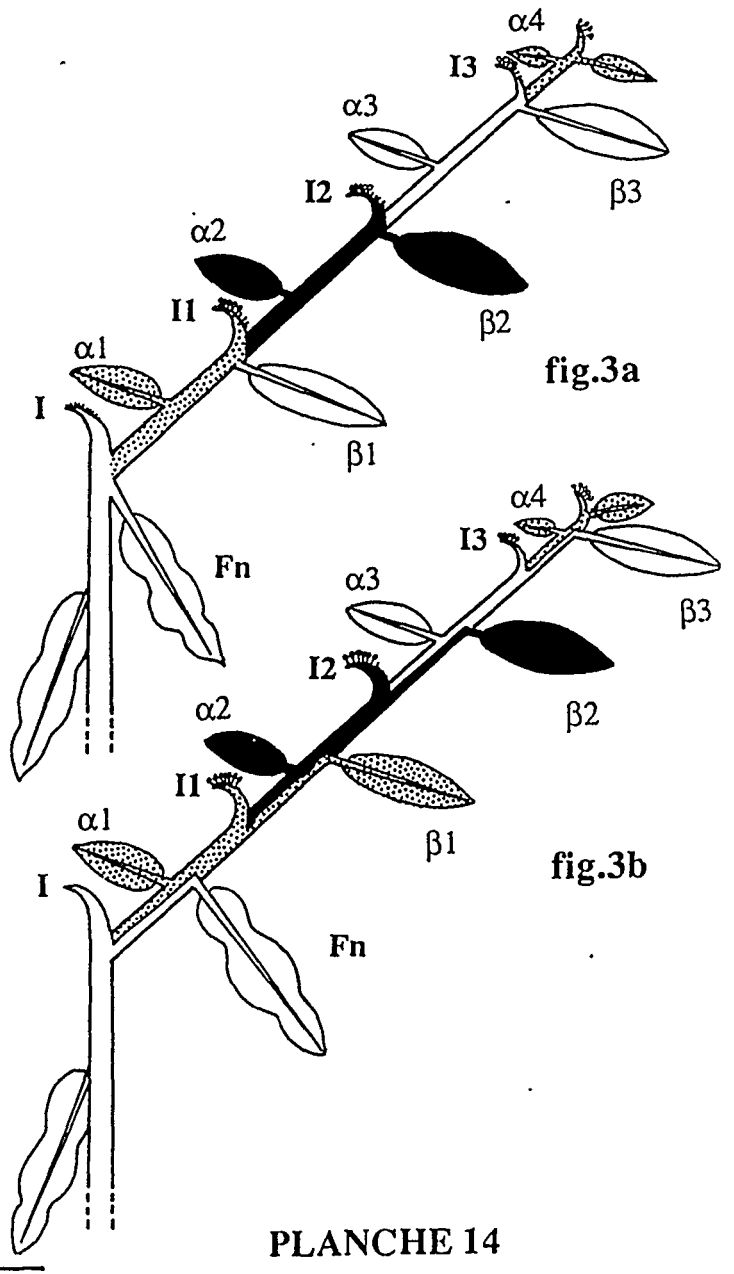
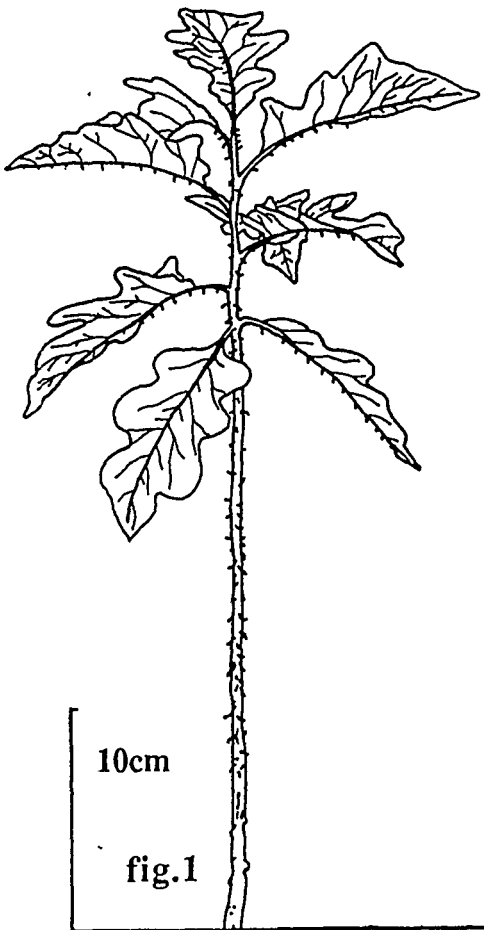
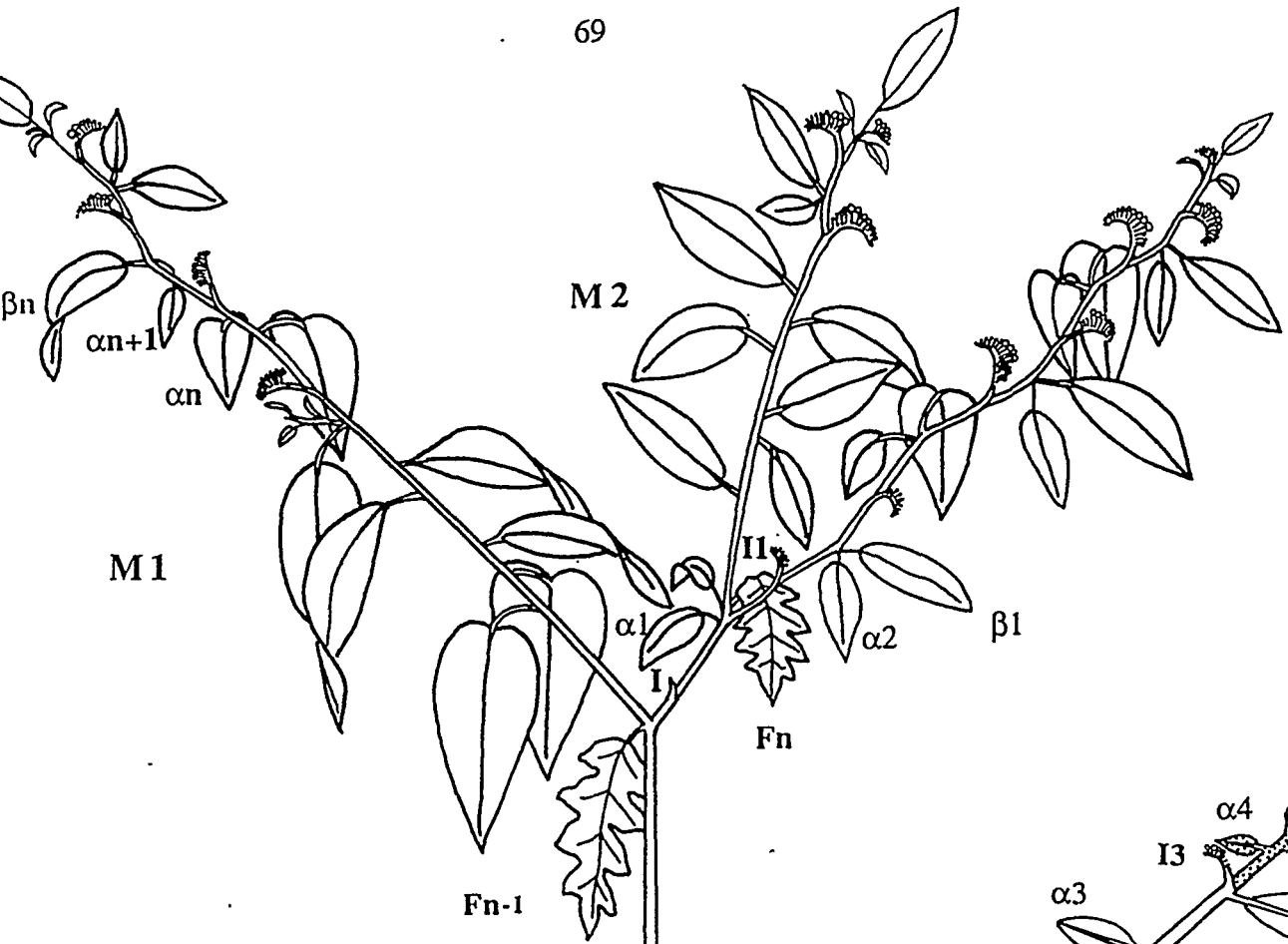
Le rameau ainsi formé a une direction oblique. Il présente une succession régulière de modules équivalents à structure très précise. Chaque module relais est antidrome par rapport au précédent, c'est-à-dire que le sens des hélices foliaires change à chaque ramification. Malgré un léger zig-zag, le rameau garde néanmoins une direction générale rectiligne privilégiée.

---

\* Bien que ce mode de développement soit particulier il faut noter que les déplacements d'organes sont fréquents chez diverses SOLANACEAE. Reconnus depuis longtemps ils ont été amplement décrits (EICHLER, 1875; EMBERGER, 1960; TROLL, 1969; SAWHNEY et GREYSON, 1972; BRUNAUD, 1973; ECOLE, 1974...)

- Peu de temps après la mise en place de ce premier rameau, d'autres se forment proleptiquement. En général deux rameaux supplémentaires se développent (cf. pl. 14, fig. 2): l'un (M1), à l'aisselle de l'avant dernière feuille émise par l'axe épicotylé (Fn-1), l'autre (M2), à l'aisselle de la première préfeuille ( $\alpha_1$ ) du module issu de Fn. Ces deux rameaux proleptiques ont des développements et des structures identiques entre eux. Le bourgeon axillaire lors de sa croissance n'entraîne pas sa feuille axillante ( $\alpha_1$  ou Fn-1). Le premier module forme 7 à 9 feuilles, le plus souvent 8, avant que son méristème ne se transforme en inflorescence terminale. Simultanément, le méristème axillaire de la feuille la plus distale de ce premier module se développe en entraînant sa feuille axillante. Il donne un module court à deux feuilles assimilatrices et une inflorescence terminale, et le développement ultérieur de ces rameaux est, par la suite, identique à celui analysé plus haut : les  $\beta_n$  sont entraînés par le développement de leurs axillaires au niveau des  $\alpha_{n+1}$  des modules suivants et tous les modules successifs sylleptiques ont la même structure. Comme précédemment, lors de la croissance d'un module relais à l'aisselle des  $\beta$ , un bourgeon surnuméraire latent se met en place.

La plante à ce stade présente donc, trois branches principales obliques qui se répartissent de manière à occuper l'espace de façon optimale. Chez les individus jeunes, les inflorescences des premiers modules émis peuvent être abortives ou pauciflores. D'un module au suivant, les inflorescences produisent cependant un nombre rapidement croissant de fleurs jusqu'à acquérir un nombre de fleurs stable et à peu près constant pour un même individu (jusqu'à 40 fleurs émises par inflorescence mais le plus souvent une trentaine).



Le développement ultérieur de la plante s'effectue de manière analogue à celle décrite plus haut, avec une augmentation de la ramification\* (pl. 15, fig. 1 et 2):

- à l'aisselle des  $\beta$ , à partir du premier bourgeon axillaire se développent toujours des modules sylleptiques à 2 feuilles et une inflorescence terminale avec migration des feuilles axillantes.

- les branches latérales d'ordre supérieur se développent de façon proleptique et irrégulière à partir du bourgeon latent axillaire des  $\alpha$ . Elles prennent une direction oblique par rapport au rameau dont elles sont issues. Leur développement n'entraîne pas de migration de la feuille axillante. Leur premier module présente toujours 7 à 9 feuilles, le plus souvent 8, avant de fleurir terminalement. Dans l'axe de ce dernier se développent des modules de façon immédiate. Ils présentent alors la structure décrite précédemment (2 feuilles + 1 inflorescence terminale).

Plus rarement peuvent naître des rameaux proleptiques à partir du bourgeon surnuméraire latent axillaire des  $\beta$  (pl. 15, fig. 3). Ceci ne se produit cependant qu'après un traumatisme et uniquement s'il y a eu développement du bourgeon axillaire de l'  $\alpha$  située au même niveau. Ces complexes réitérés présentent la même structure que celle des autres rameaux proleptiques décrits ci-dessus.

La plante poursuit ainsi son développement en augmentant sa ramification, mais toujours sur le même schéma. Elle garde sa forme en entonnoir qui lui assure une captation maximale de l'énergie incidente en milieu ouvert. Les modules successifs qualitativement identiques diminuent de taille vers la périphérie (entrenœuds plus courts, axes plus grêles et surfaces foliaires plus petites).

Les inflorescences, nous l'avons vu, sont des cymes unipares scorpioïdes. Sur l'individu adulte il peut y avoir jusqu'à dix modules successifs en fleurs en même temps, les fleurs épanouies étant portées par des numéros d'ordre de ramification des inflorescences d'autant plus élevés que ces dernières terminent des modules plus anciens. Chez *Solanum subinerme*, chaque individu présente une croissance, une floraison et une fructification continues tout au long de l'année.

---

\* Dans la suite de cette description, nous utiliserons parfois le terme de "branche latérale d'ordre n" pour une branche sympodiale constituée de modules successifs. Au sens strict le n° d'ordre augmente à chaque ramification, donc d'un module au suivant. Chez cette espèce toutefois, les rameaux sympodiaux montrent un haut degré d'intégration et "miment" des rameaux monopodiaux. Aussi, nous sommes-nous permis d'utiliser la notion de numéro d'ordre dans un sens un peu abusif mais qui à notre avis permet de simplifier et clarifier les descriptions.



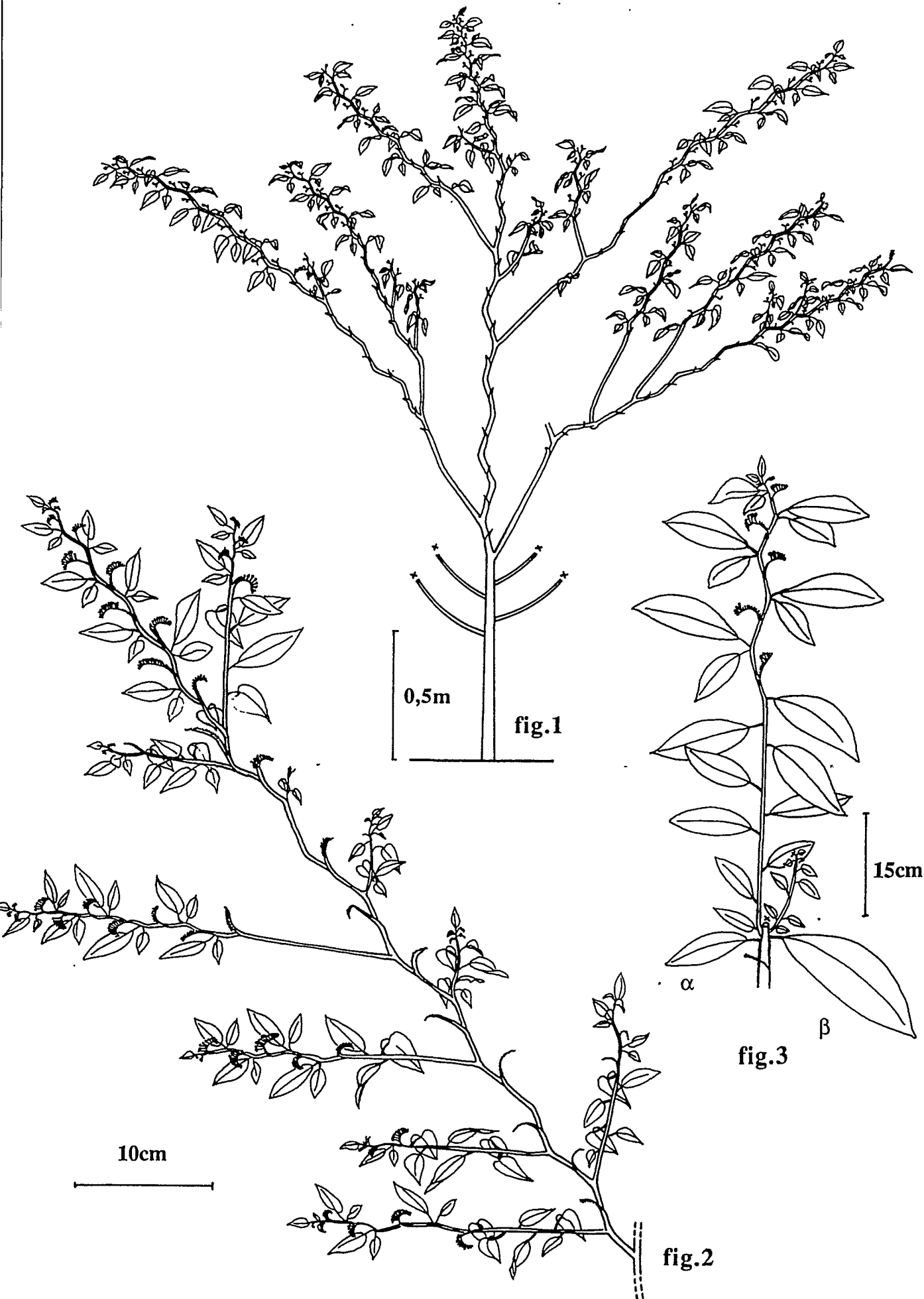


PLANCHE 15



*Rhynchantera grandiflora* (Aubl.)DC.

MELASTOMACEAE

(Herbier BD 136 - Guyane française)

L'étude architecturale et morphologique des MELASTOMACEAE de Guyane française a été l'objet de précédents travaux (DAUCHEZ, 1977; CREMERS, 1983). *Rhynchantera grandiflora* est une espèce de milieu ouvert (bords de route, savanes,...), fréquente en Guyane française. Il s'agit d'un petit arbuste ne dépassant pas 1,50 mètre de haut, et dont le modèle architectural est intermédiaire entre ceux de RAUH et de SCARONNE. Les individus de cette espèce montrent une floraison continue, et des fleurs vivement colorées de rose mauve s'épanouissent tout au long de l'année.

Jeunes, les individus de *Rhynchantera grandiflora* présentent un tronc (A1) monopodial orthotrope qui émet rythmiquement des branches (A2) sur quelques entrenœuds successifs (pl. 16, fig. 1a). Les premières ramifications apparaissent sur des individus hauts de quelques décimètres seulement. Tous les axes sont orthotropes, et présentent des caractères morphologiques identiques: ils portent des feuilles très velues, glanduleuses et collantes, insérées en disposition opposée décussée. Alors que la plante ne présente qu'un étage de branches latérales, la première floraison apparaît de façon à peu près synchrone sur tous les numéros d'ordre (A1 et A2). Les inflorescences, à développement immédiat, naissent en position axillaire sur quelques nœuds successifs du tronc et des branches. Sur le tronc, elles se développent au-dessus de la zone de ramification. Ces inflorescences sont des cymes en général unipares à ce stade (pl. 16, fig. 1b). Chaque élément d'une cyme se termine par une fleur après avoir formé un entrenœud auquel correspond une paire de bractées assimilatrices, de forme semblable mais 4 à 5 fois plus petites que les feuilles portées par les axes végétatifs.

Lorsque la plante grandit, le nombre de rameaux augmente (pl. 16, fig. 2a). Tous les axes (A1 et A2) poursuivent leur croissance, et se ramifient en formant chacun un nouvel étage de branches au-dessus de la première zone florifère. Puis, quelques nœuds au-dessus des étages de branches, se développent de nouvelles inflorescences qui s'épanouissent de façon à peu près synchrone et présentent la même structure sur tous les numéros d'ordre (pl. 16, fig. 2b). Ces inflorescences latérales, comme les premières formées sont cymeuses, mais sont davantage ramifiées, produisent plus de fleurs que sur l'individu jeune, et tendent à former des cymes bipares de cymes unipares.

Par la suite, la plante poursuit sa croissance sur le même mode que décrit précédemment, et chaque axe (sauf les numéros d'ordre ultimes qui ne sont pas encore ramifiés) montre une alternance régulière d'étages de branches latérales et de zones à aisselles florifères (pl. 16, fig. 3a). Comme pour les autres stades de croissance, les zones florifères les plus récentes c'est-à-dire les plus distales sur chaque axe, sont identiques entre elles, mais plus volumineuses que les précédentes (pl. 16, fig. 3b).

Cette augmentation de volume résulte, à la fois d'un degré de ramification croissant des inflorescences, mais également de l'augmentation du nombre d'inflorescences latérales au sein d'une même zone florifère, celles-ci apparaissant de plus en plus près de l'étage de branches sous-jacent mais également de plus en plus près de l'apex de l'axe qui les porte.

Ce processus s'accroît, et finalement, sur la plante âgée ayant émis 4 à 5 ordres de ramification (pl. 17, fig. 1a), les inflorescences latérales proches de l'apex prennent un développement considérable (pl. 17, fig. 1b). Le méristème terminal de l'axe porteur finit par arrêter sa croissance définitivement, et meurt ou se transforme lui-même en fleur, l'extrémité de ce rameau ne formant plus qu'un vaste ensemble inflorescentiel.

La mort ou la transformation en fleur du méristème terminal peut intervenir de façon plus ou moins synchrone sur tous les axes d'une même plante mais, dans tous les cas, elle intervient pour chaque axe après un nombre de nœuds formés d'autant plus faible que ce rameau est inséré en position plus périphérique sur la plante (rameau de numéro d'ordre ou de rang plus élevé). A la périphérie d'un vieil individu, les axes ultimes montrent tous la même structure (cf. pl. 17, fig. 1b):

- ils ne portent plus de rameaux végétatifs axillaires,
- toutes leurs aisselles (ou presque) sont florifères, et les inflorescences sont très ramifiées,
- leur apex meurt ou fleurit terminalement après avoir formé un nombre faible d'entrenœuds (le plus souvent moins de dix).

La plante en général meurt à ce stade. Parfois quelques complexes réitérés proleptiques peuvent se former, le plus souvent sous l'effet de traumatismes. Leur structure et leur séquence de développement et de floraison sont alors identiques à ceux analysés pour l'individu conforme au modèle initial.

Ces complexes réitérés révèlent d'autre part le même gradient que les rameaux séquentiels et la mort ou la transformation de leur apex en inflorescence est d'autant plus rapide qu'ils apparaissent en position plus périphérique.

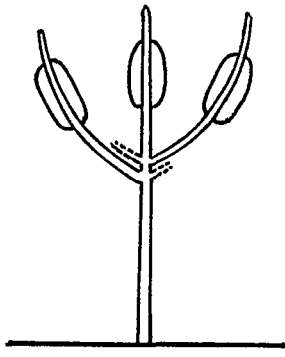


fig.1a

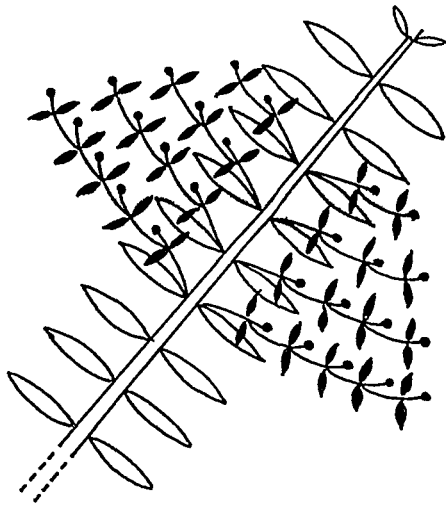


fig.1b

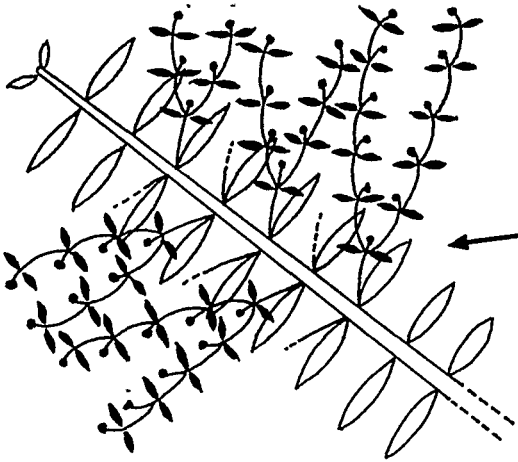


fig.2b

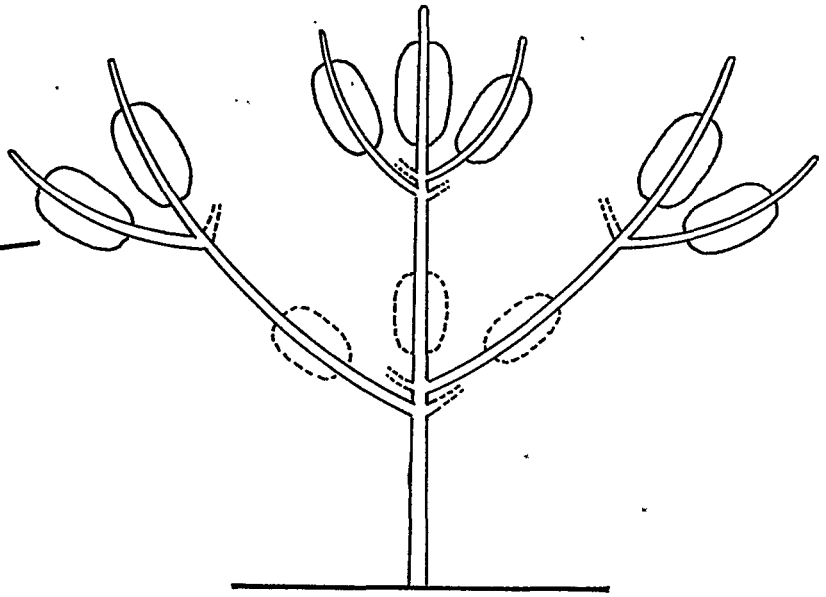


fig.2a

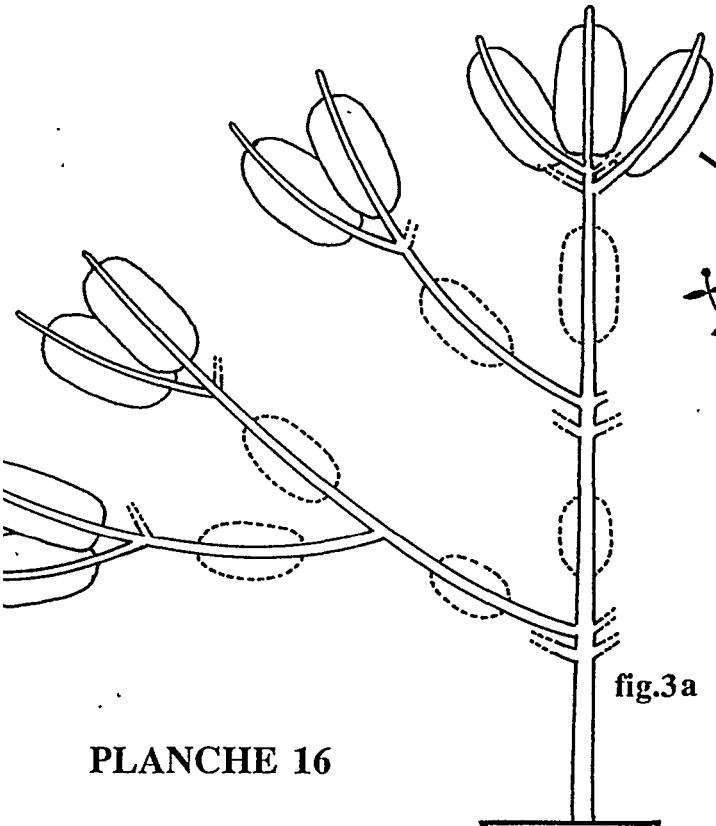


fig.3a

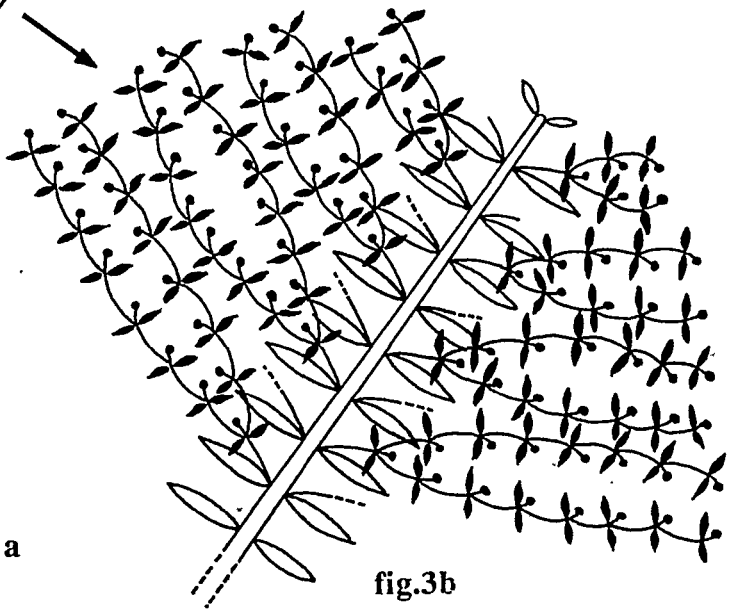
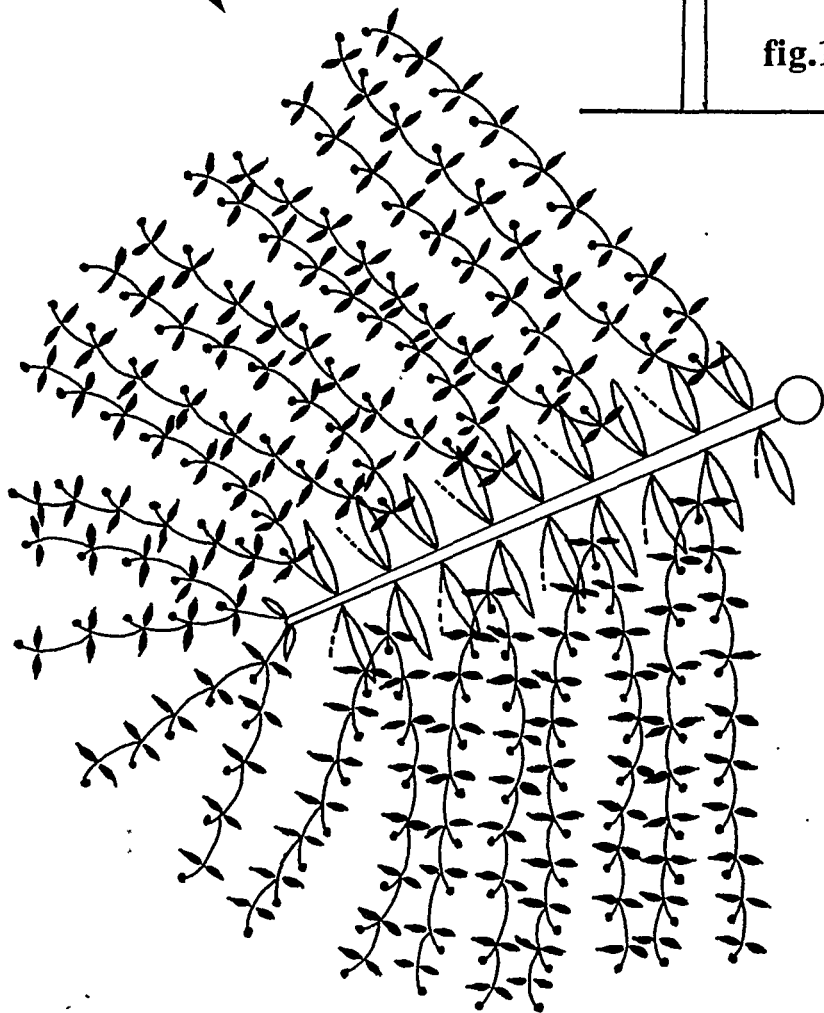
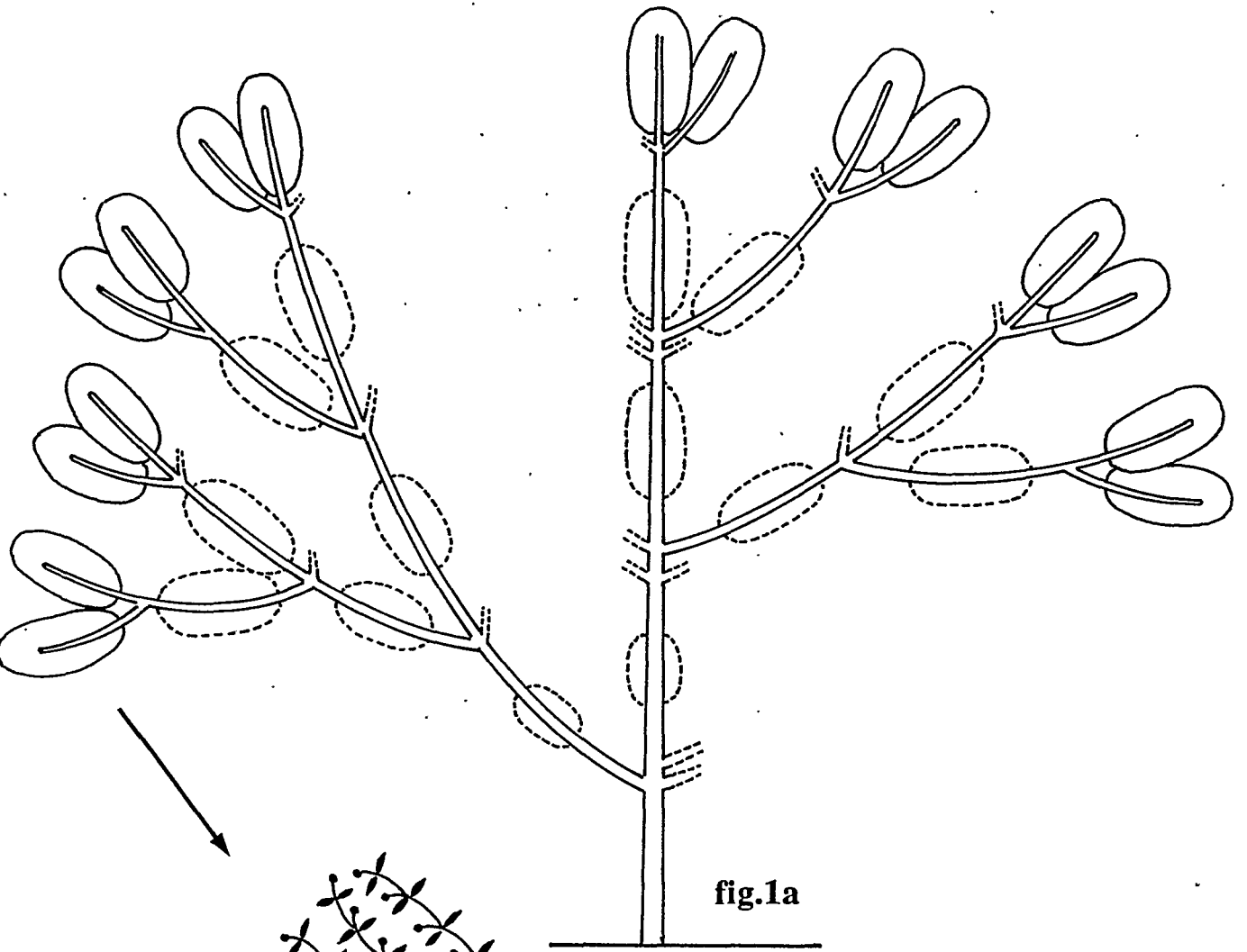


fig.3b



*Piper cf. hispidum* Sw.

PIPERACEAE

(Herbier BD 140 - Guyane française)

Les individus de cette espèce forment de petits arbustes buissonnants pouvant atteindre 2 à 3 mètres de haut. Les observations sur cette espèce ont été effectuées à Saül, où elle est localement abondante en végétation secondaire, toujours sous un léger ombrage cependant. Les feuilles sont velues et rugueuses. Les inflorescences sont dressées.

Comme la très grande majorité des espèces du genre *Piper* L. (BLANC et ANDRAOS, 1983) les individus de *Piper cf. hispidum*, ont un mode de développement conforme au modèle architectural de PETTT.

L'axe issu de la germination (A1) est orthotrope, monopodial, à phyllotaxie spiralee. Il porte des feuilles assimilatrices symétriques à peu dissymétriques. Chez *Piper cf. hispidum*, cet axe épicotylé est souvent grêle, de faible diamètre, et formé d'entrenœuds courts. Il présente un aspect tortueux et ne dépasse guère 0,8 mètre de haut.

A l'aisselle des dernières feuilles émises par ce monopode, les bourgeons axillaires ont un développement immédiat et donnent naissance aux branches latérales horizontales. La ramification est par la suite continue. Les inflorescences (épis) apparaissent en position terminale sur ces branches qui ont donc un fonctionnement sympodial et sont plagiotropes par substitution. La phyllotaxie est distique, et les feuilles sont nettement dissymétriques ce qui permet de les distinguer aisément de celles portées par l'axe principal. Le sens des hélices foliaires s'inversant à chaque ramification, les nouveaux modules sont antidromes par rapport à ceux dont ils sont issus. Comme chez toutes les espèces de *Piper* (BLANC et ANDRAOS, 1983), les modules des branches latérales ont une structure fixe et sont constitués:

- d'une cataphylle (préfeuille  $\alpha$ ) à laquelle correspond un entrenœud très court et qui axille un bourgeon le plus souvent latent,
- d'une feuille assimilatrice (préfeuille  $\beta$ ) dont l'entrenœud correspondant est développé, et qui axille un méristème dont le fonctionnement immédiat édifie le module suivant qui prolonge la branche latérale,
- d'une inflorescence terminale.

Notons toutefois que, chez le jeune individu de *Piper cf. hispidum*, les branches latérales sympodiales ont un aspect en zig-zag, et très souvent s'élaguent avant d'être florifères, les épis terminaux ne se développant pas sur un grand nombre de modules. Si toutefois quelques inflorescences se développent sur cet individu issu de la germination, elles sont toujours localisées à la périphérie de la plante, sur les modules les plus éloignés du tronc des branches latérales les plus hautes. Le fait que l'inflorescence terminale de certains modules ne se développe pas se retrouve également chez d'autres espèces de *Piper*, et il a pu être montré (BLANC et ANDRAOS, 1982), que dans ce cas, au moins chez *Piper unguiculatum* Ruiz et Pav., il y avait parenchymatisation du méristème terminal.

Bien que la dynamique de croissance chez cette espèce n'ait pu être étudiée de façon suffisamment précise, il semble que les branches latérales présentent une certaine rythmicité dans leur croissance et que leur développement s'effectue module par module.

Cet individu issu de la germination se couche et ses branches latérales sont très souvent cassées. A sa base, un bourgeon axillaire latent, porté par l'axe principal, se développe alors en axe ramifié présentant la même architecture (pl. 18, fig. 1).

Ce complexe réitéré d'ordre 1 (R1), plus vigoureux que le modèle initial, atteint aussi des dimensions plus importantes. Il présente un axe orthotrope monopodial, qui émet successivement, une préfeuille écailleuse à hypoprophyll court, et des feuilles assimilatrices à limbe de taille croissante de la base de l'axe à la zone d'apparition des premières branches. Ces feuilles sont séparées par de longs entrenœuds. Sur les branches latérales, plus rectilignes que celles précédemment décrites, les inflorescences se développent plus régulièrement sauf pour les plus basales qui peuvent se casser et s'élaguer sans avoir développé d'épi florifère. Les branches insérées le plus près du sol sont d'autre part assez fréquemment ramifiées, ce qui n'apparaît qu'à titre exceptionnel par la suite.

Pour chaque branche latérale, lorsqu'un module présente une inflorescence terminale, tous ceux qui en dérivent par enchaînement sympodial sont également florifères. Les modules qui ne développent pas d'inflorescence sont donc toujours situés à la base (dans la partie proximale) des rameaux.

L'analyse de toutes les branches latérales émises successivement par le tronc monopodial, montre que leur partie proximale stérile est d'autant plus courte qu'elles sont insérées plus haut, les branches les plus apicales pouvant présenter des inflorescences terminales développées dès le premier module émis. La plante à ce stade



présente donc une zone centrale stérile et une zone périphérique florifère de forme ogivale.

Sur les branches latérales, des rameaux secondaires peuvent se développer. Il peut s'agir de rameaux séquentiels ou de complexes réitérés partiels développés à la suite d'un traumatisme. Dans les deux cas, ces branches latérales d'ordre 2\* montrent une zone basale à inflorescences non développées toujours plus courte que celle des rameaux dont elles sont issues.

Le développement par ramification basitone se poursuit, mais il est très difficile de trouver dans la nature, au même instant, plus de 2 ou 3 rejets successifs entièrement développés, aussi est-il nécessaire d'observer plusieurs individus chez lesquels on compare la séquence de la sexualité d'un complexe réitéré par rapport à celui dont il dérive.

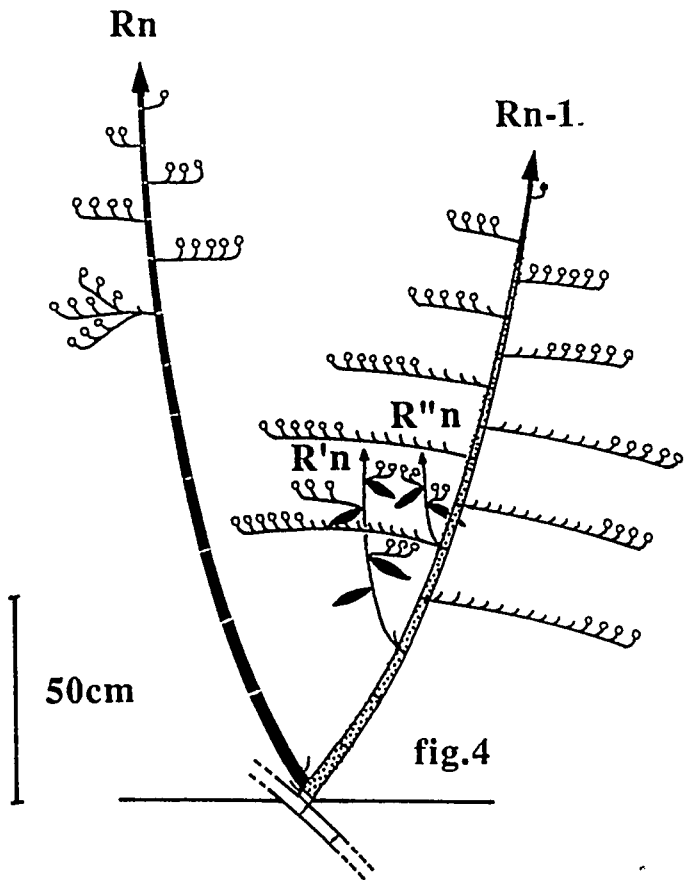
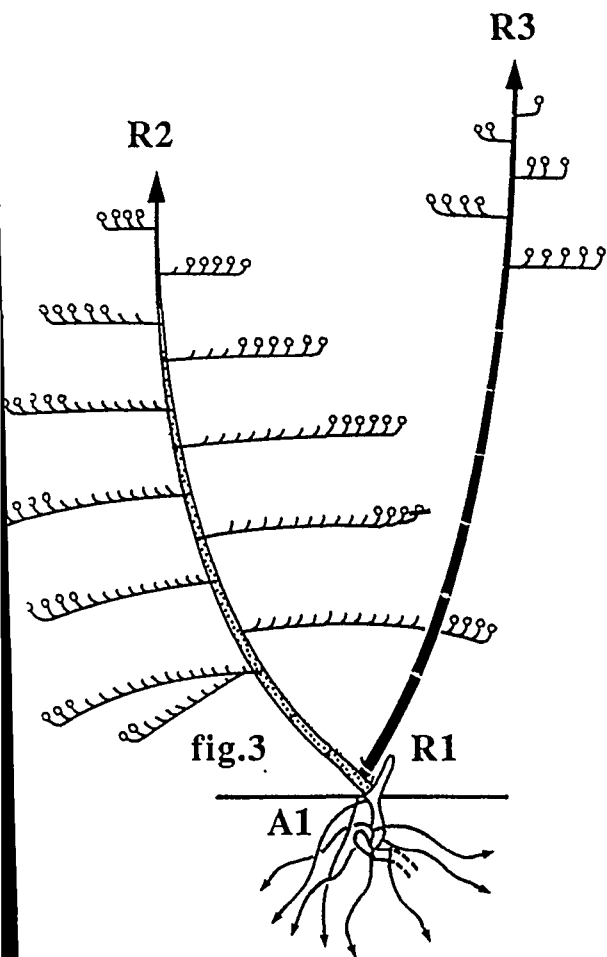
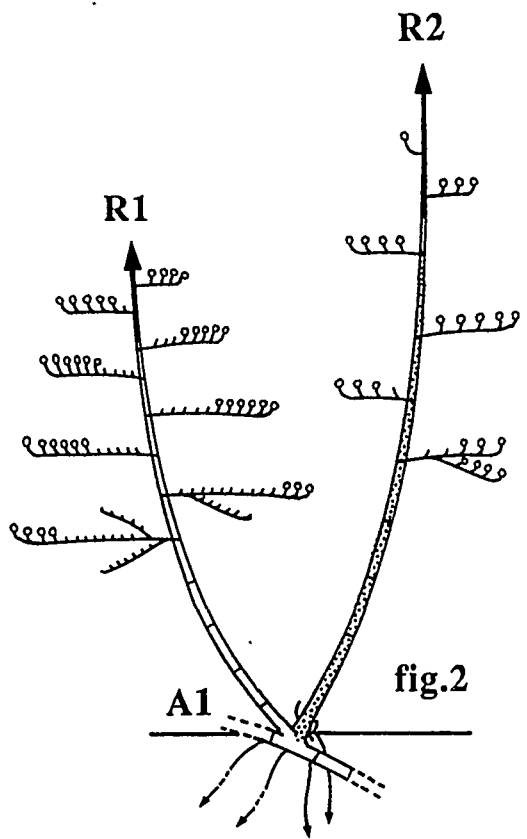
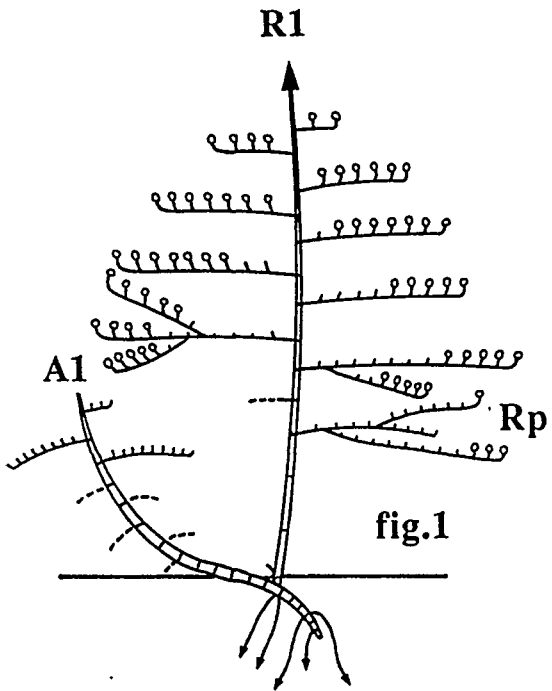
Sur les complexes réitérés d'ordre 2 (R2), la floraison apparaît encore plus près du tronc. Les modules qui développent une inflorescence terminale sont nombreux, et apparaissent dès la base des rameaux plagiotropes. Seuls les tout premiers modules des branches latérales basses peuvent être stériles (pl. 18, fig. 2). Sur les complexes réitérés d'ordre supérieur (R3, Rn,...), la proportion de modules florifères par rapport aux modules stériles est encore plus forte. En fait, à partir d'un nombre de réitérations basales successives assez stable (3 ou 4), tous les modules d'un même complexe réitéré développent une inflorescence terminale (pl. 18, fig. 3).

\*

Nous avons jusqu'ici décrit le mode de développement par réitération basitone, cependant occasionnellement peuvent apparaître des complexes réitérés en position différente (pl. 18, fig. 4). Leur développement naturel révèle un gradient très stable le long de l'axe monopodial et des branches latérales. Lorsque ces complexes réitérés apparaissent sur l'axe principal (R'n, R''n,...), ils sont florifères d'autant plus tôt qu'ils se développent plus haut sur l'axe porteur. Leur zone centrale stérile, et le nombre d'entreœuds de leur axe orthotrope avant ramification sont d'autant plus réduits qu'ils sont insérés plus haut.

---

\* Comme pour *Solanum subinerme* le terme de branche latérale "d'ordre n" se réfère ici à une même succession linéaire de modules.



Bien qu'assez rares, de petits complexes réitérés proleptiques partiels (Rp) peuvent aussi se développer sur les branches latérales sympodiales à l'aisselle d'une cataphylle d'un module. Dans ce cas ils n'édifient pas d'axe orthotrope monopodial, mais acquièrent d'emblée la structure modulaire caractéristique des branches latérales. Là aussi, leur structure varie en fonction de leur position sur la branche et de la nature de celle-ci : le premier module florifère de ces complexes réitérés partiels est d'autant plus proche de leur base qu'ils naissent en position plus périphérique, et les inflorescences terminales se développent toujours après un nombre de modules stériles inférieur à celui de la branche mère.

L'ensemble des observations faites sur l'évolution de la sexualité chez cette espèce, est résumé par la **figure 3**.

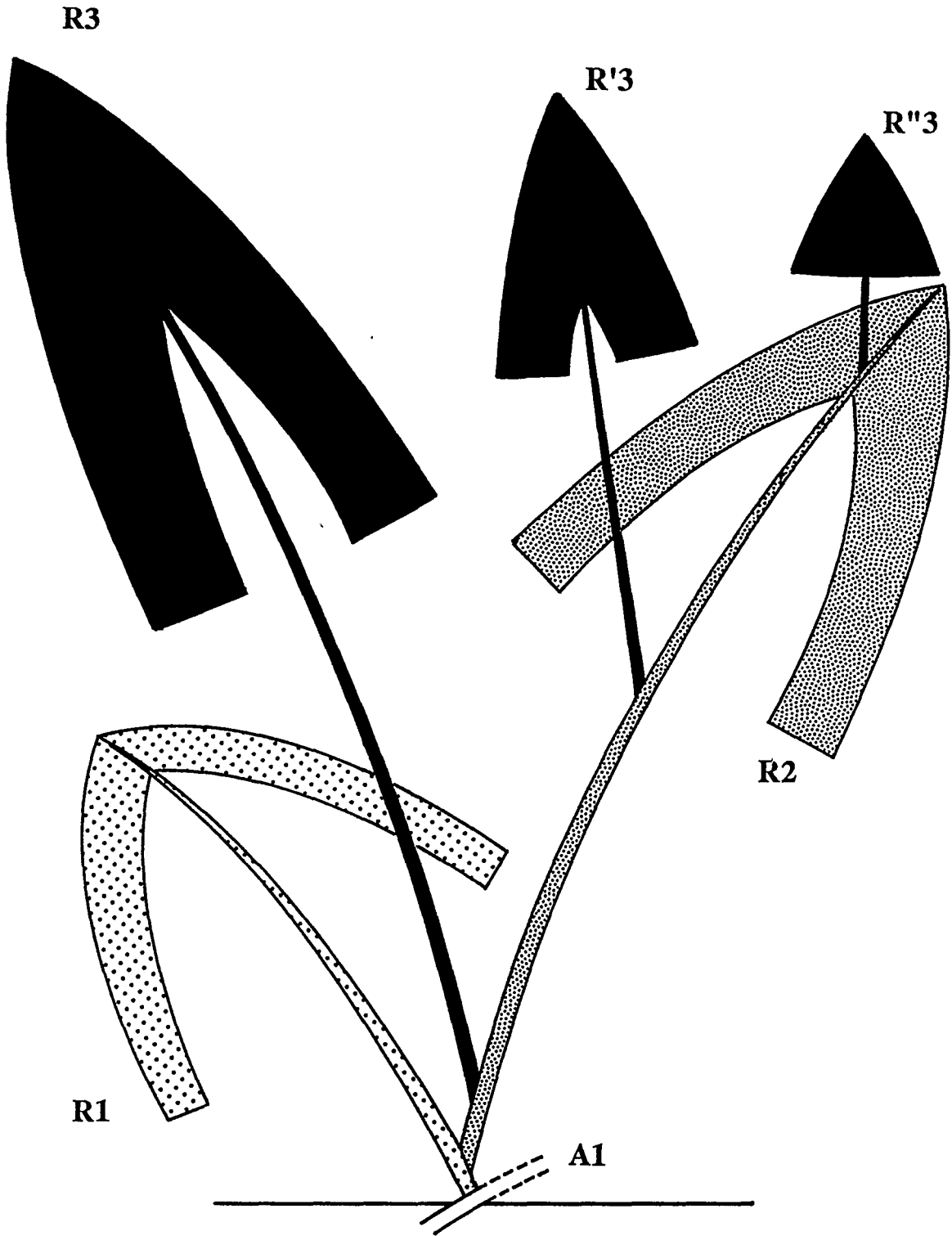


FIGURE 3

*Piper cf. paramaribense* C. DC.

PIPERACEAE

(Herbier BD 168 - Guyane française)

Cette espèce a été étudiée à Saül où elle peut être fréquente et former des taches en sous-bois forestier. Les individus sont prostrés et forment des tiges horizontales qui étalent leurs feuilles à quelques centimètres au-dessus de la litière.

Sur la plante jeune, l'axe épicotylé, monopodial et dressé à sa base se courbe très près du sol (pl. 19, fig. 1a). Cet épicotyle poursuit sa croissance (pl. 19, fig. 1b), et sa partie distale, complètement horizontale, se termine par une inflorescence (I). De la base à l'apex florifère de cet axe, la taille des entrenœuds et des feuilles correspondantes augmente régulièrement. Dans sa partie basale, la plus proche de la litière, une racine adventive ramifiée se développe à chaque nœud et ancre cette tige au sol.

Simultanément à la transformation inflorescentielle du méristème terminal de l'axe principal, le méristème axillaire de la dernière feuille assimilatrice (Fn) portée par l'épicotyle se développe et forme une tige horizontale plagiotrope par substitution. Les éléments de ce sympode sont tous identiques et, comme pour les branches latérales de l'espèce précédemment étudiée, chaque module est constitué: d'un premier entrenœud très court auquel correspond une cataphylle, d'un deuxième entrenœud long auquel correspond une feuille assimilatrice, et d'une inflorescence terminale (épi). La phyllotaxie est distique, les feuilles sont dissymétriques, et le sens des hélices foliaires change à chaque ramification

Cette tige horizontale sympodiale florifère se développe à quelques centimètres du sol et, au début (cf. pl. 19, fig. 1b), ne présente aucun enracinement adventif. Tous les modules qui la constituent sont équivalents. Lorsqu'ils ont terminés leur élongation, les modules florifères successifs présentent des dimensions (surface foliaire, taille des entrenœuds,...) très stables d'un module au suivant.

Chez cette plante, la croissance et la floraison sont continues, et dans la partie distale de cette tige sympodiale, on trouve à tout instant des modules successifs à divers stades de développement, d'autant plus jeunes et terminés par des inflorescences d'autant plus petites qu'ils sont proches de l'apex (pl. 19, fig. 1c).

Sur l'individu plus vieux (pl. 19, fig. 1d), la partie âgée du rameau florifère est dépourvue de feuilles, d'inflorescences, et repose sur le sol plus ou moins recouverte par la litière. Elle développe alors des racines adventives au niveau des nœuds enfouis.

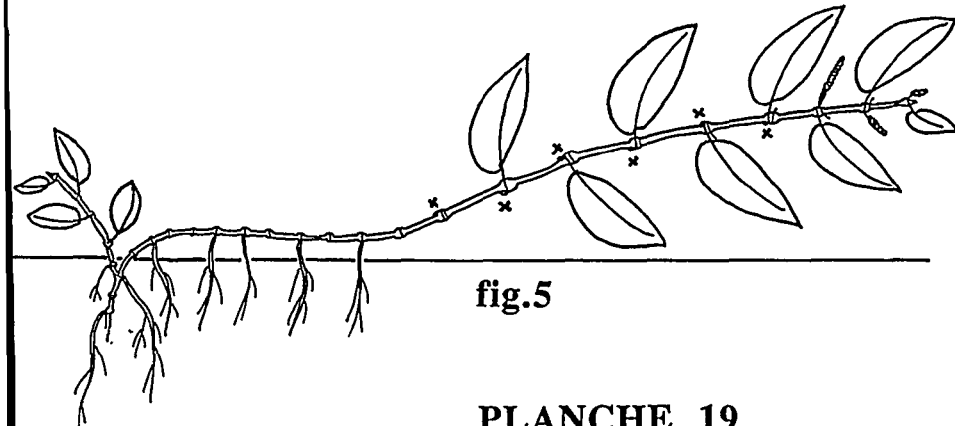
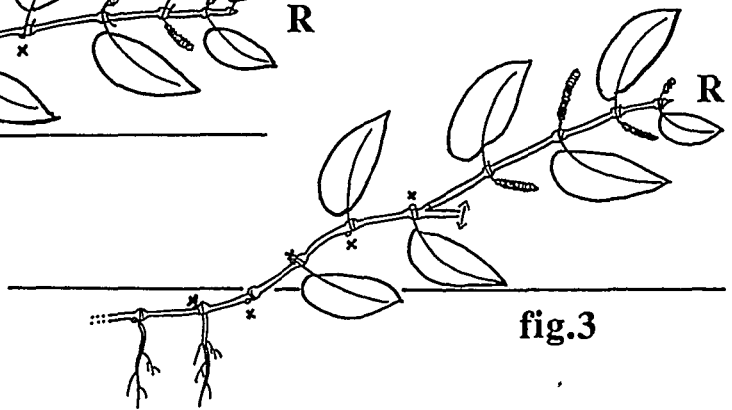
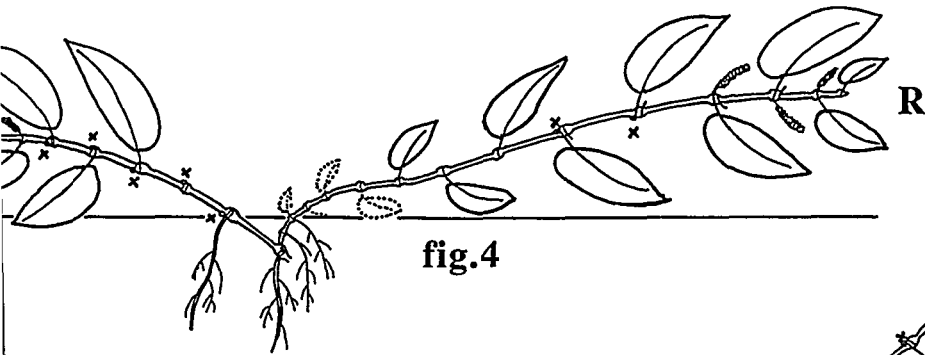
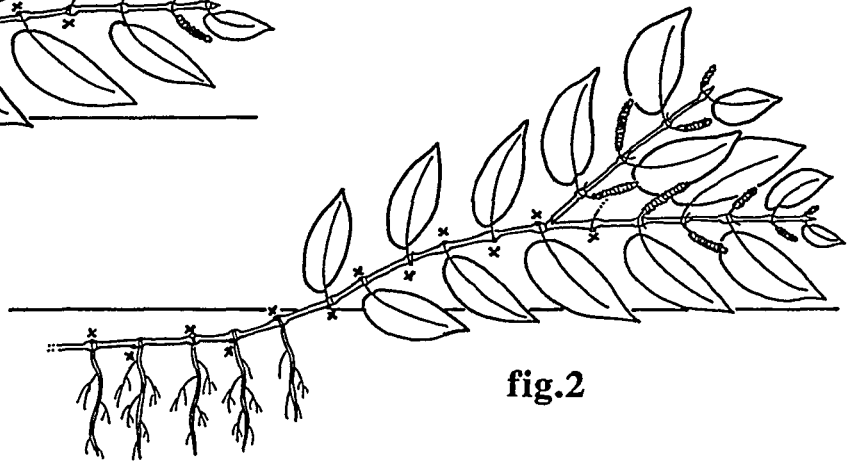
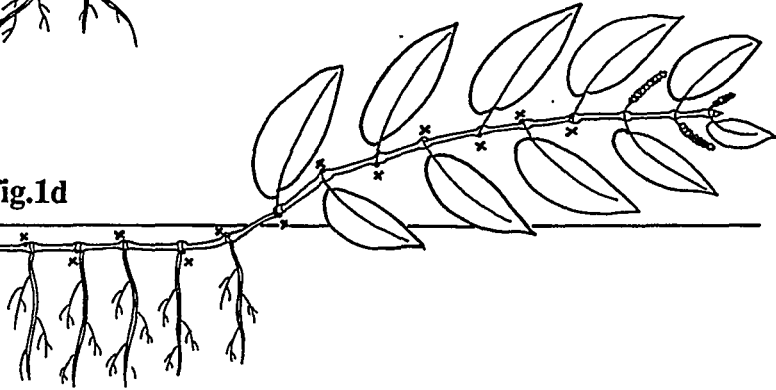
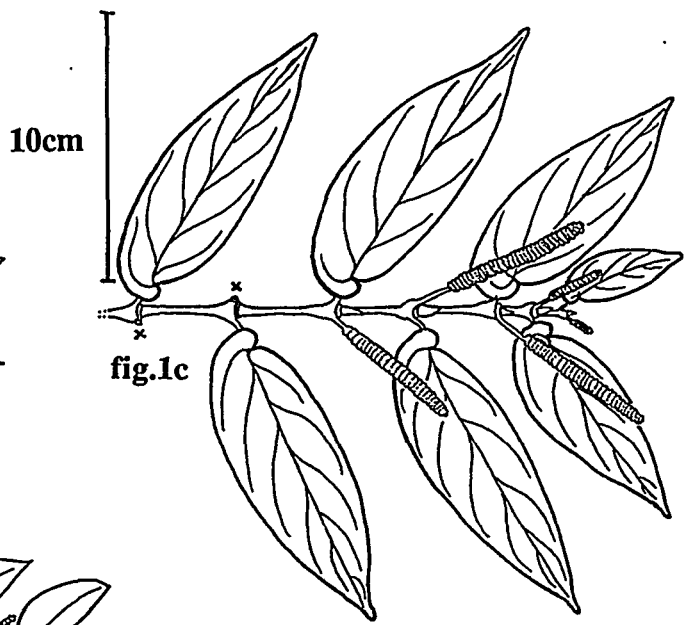
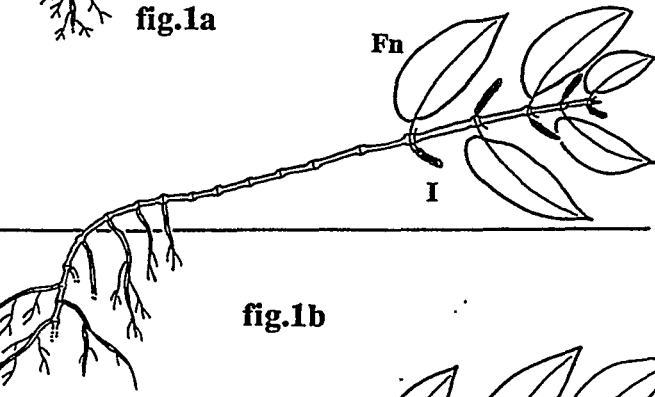
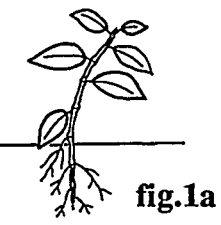
La partie feuillée assimilatrice quant à elle se maintient toujours au-dessus de la litière et ne présente aucune racine adventive. Cette plante qui meurt dans sa partie âgée et se propage par sa partie jeune peut atteindre une longueur totale de 50 cm environ.

Les tiges sympodiales florifères ne sont, en général, pas ramifiées. Dans certains cas cependant, on observe à l'aisselle d'une cataphylle, le développement retardé d'une branche latérale d'ordre supérieur. Elle montre alors d'emblée la même structure que la tige dont elle est issue. Dès le premier module, ce rameau est florifère et présente les mêmes dimensions que celui dont il est issu (pl. 19, fig. 2).

De telles ramifications proleptiques peuvent se développer à la suite d'un traumatisme:

- si la tige horizontale est cassée dans la partie feuillée florifère, une nouvelle branche latérale sympodiale se développe à partir du bourgeon latent axillaire de la cataphylle située juste sous le traumatisme. Ce complexe réitéré (R) acquiert alors d'emblée une structure modulaire identique à la branche lésée qu'il régénère de façon parfaite (pl. 19, fig. 3).

- Souvent, lorsque la plante a acquis certaines dimensions, on observe le développement de rameaux proleptiques à partir de la zone enracinée dans la litière loin des portions en croissance. Ce nouvel axe peut naître à l'aisselle d'une cataphylle (pl. 19, fig. 4) si la portion enracinée était de nature sympodiale, ou directement à l'aisselle d'une feuille de l'axe épicotylé (pl. 19, fig. 5). Dans tous les cas, ce rameau proleptique présente à sa base une portion à croissance monopodiale qui s'enracine très tôt. Comme sur l'axe épicotylé, la longueur, le diamètre des entrenœuds et la surface foliaire augmentent régulièrement jusqu'à la floraison terminale de l'axe. La croissance est ensuite sympodiale et la tige montre une structure modulaire régulière, chaque module et les organes qu'il porte ayant les mêmes dimensions que le précédent et le suivant.



*Tabernaemontana undulata* Vahl.

APOCYNACEAE

(Herbier BD 198 - Guyane française)

Les individus de cette espèce ont été étudiés à la piste de St Elie où ils sont relativement abondants en sous-bois forestier. Rares dans les bas-fonds inondés, ils semblent préférer les pentes et les crêtes moins humides.

*Tabernaemontana undulata* est un arbuste dont les individus les plus âgés peuvent atteindre une dizaine de mètres. Son mode de développement est conforme au modèle architectural de LEEUWENBERG.

La jeune plante montre un axe épicotylé orthotrope, non ramifié qui dispose ses feuilles suivant une phyllotaxie opposée décussée. Les feuilles sont simples, entières, à bord ondulé. Le système racinaire est constitué d'un gros pivot ramifié.

Lorsque la plante atteint une certaine hauteur, variable d'un individu à l'autre (0,8 à 1,50 mètre), le méristème terminal de l'épicotyle se transforme en inflorescence. Simultanément, une ramification acrotone se met en place (pl. 20, fig. 1a). Le nombre de relais formés (le plus souvent 2 ou 3) varie de 1 à 4:

- si un seul relais se développe, il semble extra-axillaire et en position décussée par rapport à la dernière paire de feuilles assimilatrices. Cette position s'explique en disséquant l'extrémité de l'axe; le dernier entrenœud est très court et porte 2 cataphylles terminales presque entièrement masquées par la base des deux dernières feuilles assimilatrices par rapport auxquelles elles sont décussées. Le relais est axillé par l'une de ces cataphylles. Cette structure curieuse, n'est cependant pas rare au sein des APOCYNACEAE et se retrouve chez diverses espèces (PREVOST, 1967). Chez *Tabernaemontana crassa*, d'Afrique de l'Ouest, une étude minutieuse de ce phénomène a été l'objet de plusieurs publications (PREVOST, 1972 a; 1972 b).

- Très souvent, un ou deux autres relais se forment à l'aisselle des deux dernières feuilles assimilatrices émises par l'axe épicotylé.

- Plus rarement, un quatrième relais peut apparaître à l'aisselle de la 2ème cataphylle terminale de l'épicotyle.

Quel que soit le nombre de relais développés, ils prennent tous une direction oblique et terminent leur élongation juste avant l'anthèse des fleurs portées par l'inflorescence terminale de l'épicotyle. Ils subissent alors une période d'arrêt dans leur élongation, et leur apex, invisible, est protégé et masqué par les bases renflées et



étroitement accolées de leur unique paire de feuilles assimilatrices. L'inflorescence se transforme éventuellement en infrutescence et laisse en tombant une cicatrice qui sera visible durant plusieurs années.

Le développement ultérieur de la plante se poursuit par l'édification de sympodes linéaires à partir de ces relais (pl. 20, fig. 1b). La ramification est entièrement sympodiale, et chaque module, terminé par une inflorescence, ne montre qu'une unique paire de feuilles assimilatrices.

Sur la plante jeune, la ramification sympodiale est monochasiale. La dynamique de croissance est très précise, et l'élongation d'un même module florifère s'effectue en deux temps. Ainsi, si l'on considère une série monochasiale, l'élongation macroscopiquement observable se déroule comme suit (pl. 20, fig. 2): soit un module d'ordre  $n$  ( $M_n$ ) issu de l'aisselle d'une cataphylle et en période de repos. Ce module présente un entrenœud long et une paire de feuilles assimilatrices horizontales, dont les bases des pétioles sont étroitement accolées (pl. 20, fig. 2a). Lorsque la période de repos macroscopiquement observable est terminée, les bases de ces feuilles ( $F_n$ ,  $F_n'$ ) s'écartent. Il y a alors élongation simultanée (pl. 20, fig. 2b et 2c):

- de la partie distale du module  $M_n$  (un entrenœud très court auquel correspond une paire verticale de cataphylles, et l'inflorescence terminale),
- de la partie proximale du module d'ordre  $n+1$  ( $M_{n+1}$ ) axillé par la cataphylle de  $M_n$  située sous le rameau.

A la fin de l'élongation,  $M_{n+1}$  est formé d'un entrenœud long auquel est associé une paire de feuilles assimilatrices à limbe étalé, et dont les bases pétiolaires sont accolées. L'anthèse, la fécondation et la fructification se déroulent sur  $M_n$  sans qu'il n'y ait de nouvelle élongation sur  $M_{n+1}$  (pl. 20, fig. 2d et 2e). Celle-ci reprendra après une période de repos apparent, et le processus décrit recommencera,...

Lorsque la plante grandit, ces sympodes linéaires peuvent eux-mêmes se ramifier, un même module pouvant donner naissance à plusieurs modules relais. Dans ce cas, les modules relais se développent dans le plan du rameau et naissent à partir des méristèmes axillaires des feuilles assimilatrices. Leur moment d'élongation peut être plus ou moins différé, mais quelle que soit leur position plus ou moins distale sur le rameau, ils ont toujours un développement synchrone avec celui du rameau sympodial qui les porte. Ces modules présentent également une élongation en deux temps, identique à celle que nous venons de décrire pour ceux issus des cataphylles. Leur structure est toutefois légèrement différente puisqu'ils présentent toujours un premier entrenœud basal très

court auquel est associée une paire de cataphylles insérées dans un plan perpendiculaire à celui formé par les feuilles axillantes.

Notons que, du point de vue de leur fonctionnement photosynthétique, ces deux types de modules sont équivalents, et ne portent chacun qu'une paire de feuilles assimilatrices. Compte tenu du développement en deux temps de chaque module, l'absence ou la présence de cette première paire de cataphylles semble directement liée au développement immédiat ou différé de l'un ou l'autre type.

L'arbuste en grandissant acquiert une ramification de plus en plus abondante. Bien que la plupart des rameaux soient obliques ou horizontaux, sur la plante adulte, on observe chez presque tous les individus, qu'une branche sympodiale se redresse à la verticale dans sa partie âgée et vient prolonger l'axe épicotylé. L'arbuste acquiert alors un tronc pouvant atteindre plusieurs mètres de haut, mais dont toute la partie apicale a une structure modulaire (pl. 20, fig. 3). Chez les plantes très âgées, les cicatrices des inflorescences tendent à disparaître, et une observation superficielle peut donner l'impression d'un long tronc monopodial.

Dans quelques cas, au niveau de la couronne, un même module peut donner naissance à quatre modules relais ce qui augmente encore la ramification. Il semble cependant que cette ramification acrotone maximale soit rare, et réalisée préférentiellement à partir de modules redressés et pratiquement verticaux.

La phénologie exacte de cette espèce n'a pu être précisée. Notons toutefois que la floraison est synchrone pour tous les individus d'un même peuplement, et s'étale sur quelques jours seulement. A la piste St Elie, lors de la période d'étude (Février 1986 à Mai 1986), tous les individus de *Tabernaemontana undulata* ont fleuri à la même époque (mi-Mai 1986) lors d'une période de quelques jours. Il n'a pas pu être établi si la floraison était annuelle ou si la période entre deux floraisons était inférieure ou supérieure à une année.

\*

Nous avons jusqu'ici analysé la ramification acrotone séquentielle de l'axe épicotylé et de la couronne. Dans plusieurs cas néanmoins, la plante peut réitérer proleptiquement à différents niveaux.

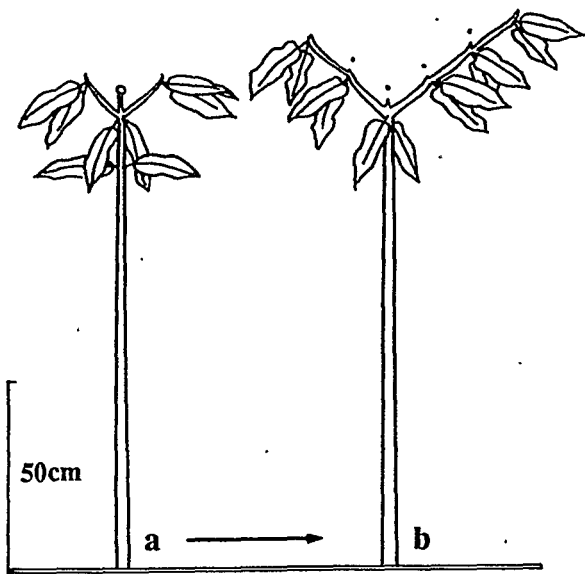


fig.1

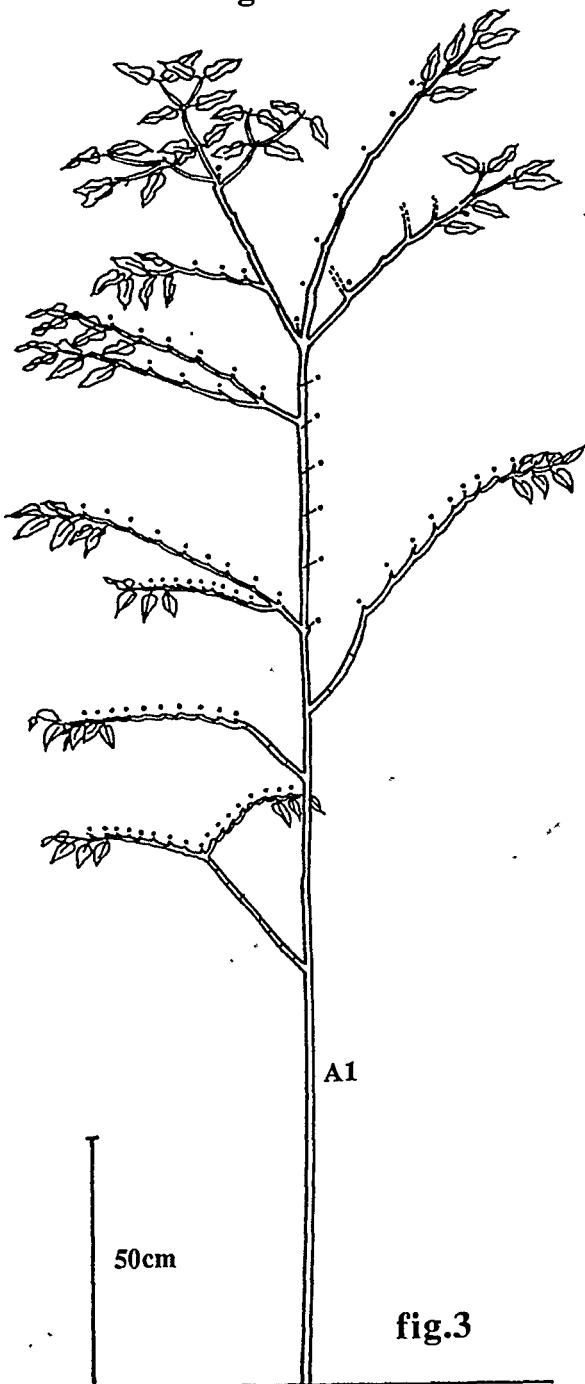
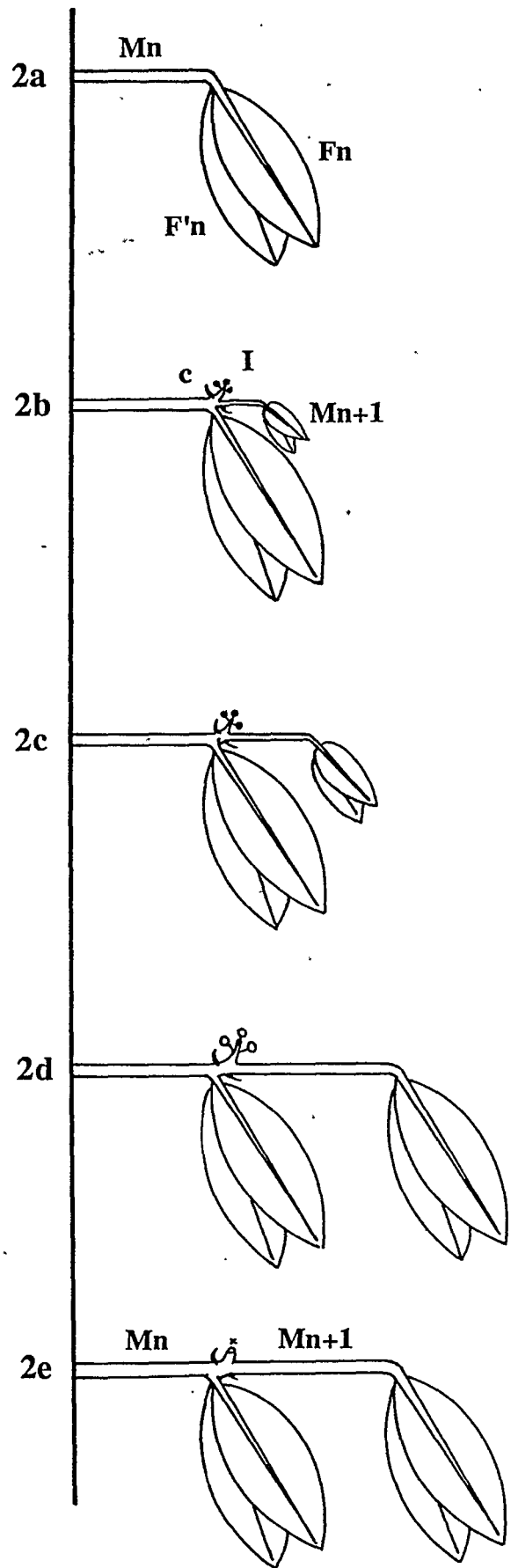


fig.3

fig.2



Les complexes réitérés proleptiques adaptatifs qui se développent alors, présentent tous à leur base, un entrenœud très court auquel correspond une paire de cataphylles (préfeuilles). Lors d'une phase monopodiale, leur axe principal émet quelques paires de feuilles assimilatrices avant de fleurir terminalement. Leur développement ultérieur se fait par ramification sympodiale de façon identique à celle analysée pour l'axe épicotylé, et la croissance de ces complexes réitérés révèle un gradient le long du tronc. On note en effet que plus leur insertion sur l'axe est basale, plus le nombre de feuilles émises par leur premier module, avant sa floraison terminale est élevé.

Des complexes réitérés peuvent aussi apparaître sur l'axe épicotylé après traumatisme. Sur les individus encore jeunes, comme précédemment, l'apex de leur axe principal se transforme en inflorescence à partir d'un nombre de nœuds d'autant plus faible que le traumatisme est plus apical. Néanmoins, l'observation d'arbustes d'âge varié, montre que cette situation peut varier au cours du temps (pl. 21):

- lorsque l'axe est cassé pendant sa phase juvénile, avant d'avoir fleuri, il y a régénération parfaite (pl. 21, fig. 2). Le nouvel axe formé remplace l'épicotyle et se comporte pratiquement comme s'il était issu de graine. Il forme un grand nombre de nœuds, et son apex fleurit à peu près au même niveau que l'axe épicotylé d'individus non traumatisés issus de la germination (cf. pl. 21, fig. 1).

- Si le tronc est cassé sur un individu ayant déjà fleuri, mais encore jeune et peu ramifié, le premier module (A'1) des complexes réitérés fleurit plus tôt, après avoir émis quelques paires de feuilles seulement (3 à 5 pour des individus dont le tronc fût cassé alors que le diamètre n'excédait pas 1 cm - pl. 21, fig. 3 a et b).

- Sur un individu très âgé, d'une dizaine de mètres de haut, et d'un diamètre à la base d'une quinzaine de centimètres, tombé au sol, j'ai pu observé la croissance de nombreux complexes réitérés sur toute la longueur de l'arbre (pl. 21, fig. 4). Les premiers axes (A'1) de tous ces complexes réitérés, quelle que soit leur position basale ou sommitale sur le tronc présentaient tous la même structure, rappelant celle des modules adultes déjà décrits :

- 1 paire de cataphylles basales (préfeuilles),
- 1 à 2 paires de feuilles assimilatrices,
- 1 paire de cataphylles terminales,
- 1 inflorescence terminale.

La ramification ultérieure était ensuite identique à celle des individus issus de graine.

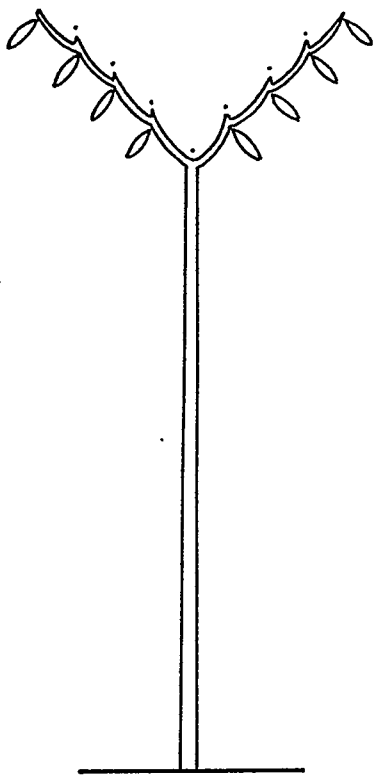


fig.1

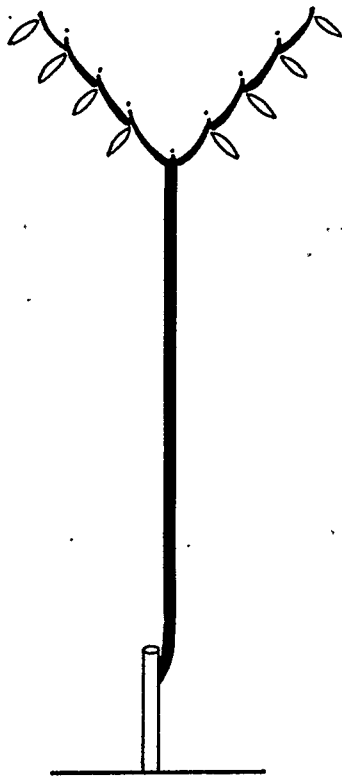
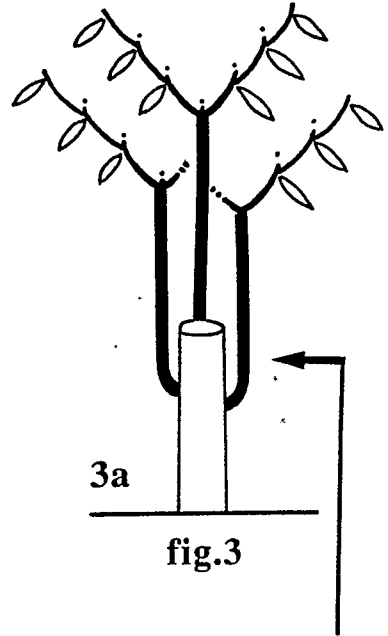
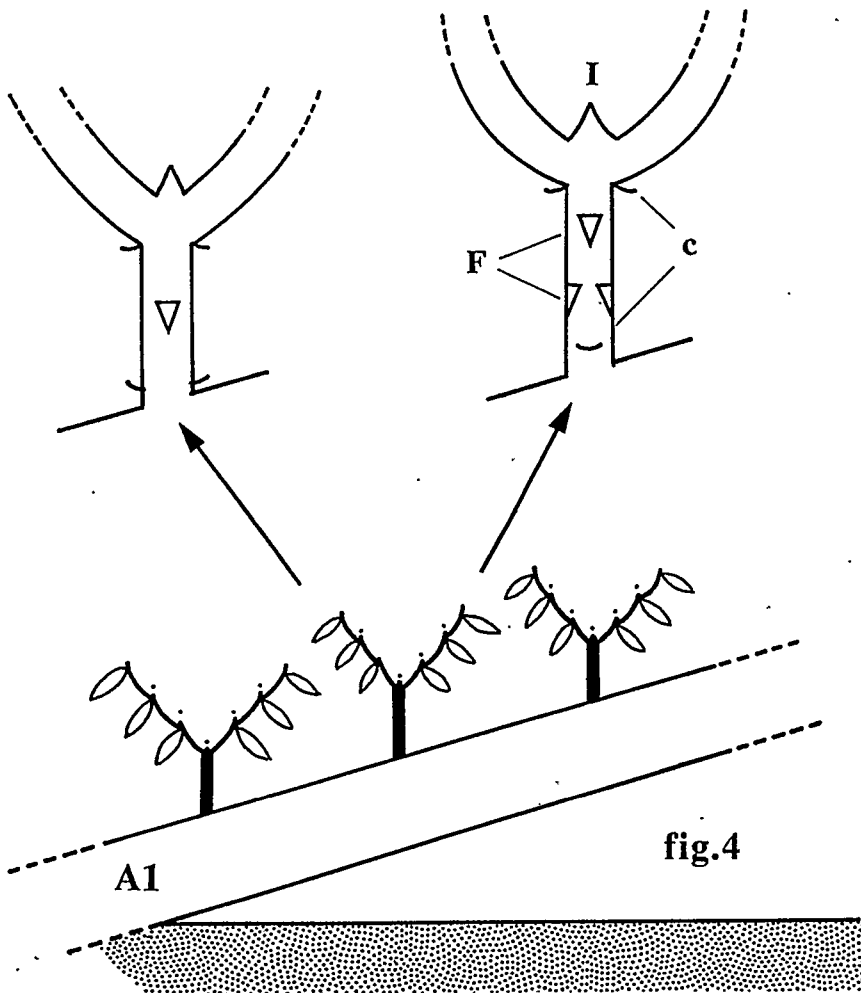


fig.2



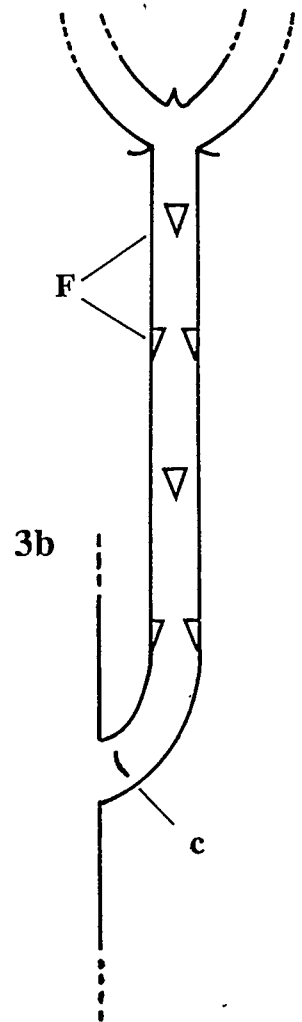
3a

fig.3



A1

fig.4



3b

*Isertia spiciformis* DC.

RUBIACEAE

(Herbier BD 195 - Guyane française)

L'aire naturelle de cette espèce regroupe la Guyane française, le Surinam et le Nord-Est de l'Amazonie brésilienne (BOOM, 1984). En Guyane française, *Isertia spiciformis* est une espèce pionnière fréquente dans les végétations secondaires, et notamment sur la Piste de St Elie où elle a été étudiée. Ce petit arbre peu longévif (15 à 20 ans) peut atteindre 10 à 15 mètres de haut (FORESTA de et al., 1984). Bien que des individus atteignant cette taille aient pu être observés dans le bloc forestier, au sein d'anciens chablis, la plupart des individus étudiés en zone dégradée (recru forestier, bord de piste,...) étaient de taille plus modeste. Dans ces conditions, la floraison est précoce et apparaît sur des individus âgés de 2 ans seulement. Elle est périodique ou irrégulière, au moins à l'état jeune (FORESTA de, 1981). Le mode de développement de cette espèce est conforme au modèle architectural de SCARRONE.

Quelques rares individus sont présents en forêt et reçoivent alors une énergie lumineuse faible. Les modifications structurales en fonction de l'intensité lumineuse reçue (floraison plus ou moins précoce, plus ou moins abondante, floraison terminale du tronc précoce, tardive ou nulle,...) étant identiques à celles que nous analyserons dans le paragraphe suivant chez *Isertia coccinea* nous nous référerons ici, exclusivement au mode de développement d'individus d'*Isertia spiciformis* poussant, dans les conditions normales à leur croissance, en milieu ouvert (bord de piste).

Pour cette espèce, l'accent a surtout été mis sur une étude quantitative des axes constituant des individus à différents stades de développement. Afin de faciliter la lecture des graphiques, ceux-ci seront regroupés, pour les différents stades architecturaux, avec des schémas représentant l'architecture des individus sur lesquels les comptages ont été effectués; le même mode de représentation sera utilisé pour l'espèce suivante (*Isertia coccinea* Vahl.).

### 1. Individus conformes à leur modèle initial (pL. 22).

L'individu issu de la germination présente un tronc (A1) monopodial orthotrope qui forme des branches (A2) également orthotropes et disposées en pseudo-verticilles plus ou moins nets. Les feuilles, entières, stipulées, sont opposées décussées sur tous les

axes. Chaque branche présente à sa base un entrenœud très court (hypoprophyllé) auquel correspond une paire de cataphylles (préfeuilles). Les entrenœuds suivants sont longs, et les feuilles qui leur sont associées montrent un limbe bien développé. Sur cet individu stérile, des branches d'ordre supérieur (A3) peuvent se développer, et présentent les mêmes caractères morphologiques que celles qui les portent (pl. 22, fig. 1).

Lorsque la floraison apparaît, elle est terminale sur les branches et les rameaux. La première floraison n'affecte cependant pas tous les axes latéraux, ceux insérés le plus haut sur le tronc pouvant rester végétatifs (pl. 22, fig. 2). Les branches les plus basales, situées le plus près du sol, souvent très grêles et non ramifiées, ont une durée de vie brève et peuvent s'élaguer sans avoir développé d'inflorescence terminale.

Quand l'individu grandit, la floraison affecte tous les axes (pl. 22, fig. 3a), le méristème terminal de l'axe principal (A1) se transformant lui-même en inflorescence. Le développement ultérieur de l'arbre, entièrement sympodial, est alors assuré par le fonctionnement des méristèmes axillaires de la dernière paire de feuilles située juste sous l'inflorescence de chaque axe.

Afin de rendre compte de la position exacte de la sexualité sur un individu entièrement sexualisé (cf. fig. 3a), le nombre de nœuds foliaires élaborés par chaque axe (module) avant de fleurir terminalement a été analysé. Une matérialisation de ces comptages est représentée par les figures 3b et 3c de la planche 22.

- La figure 3b montre que le nombre de nœuds développés sous l'inflorescence terminale par le premier module (A2) des branches latérales, est directement lié à leur position sur le tronc, et diminue progressivement, lorsqu'on passe des branches latérales les plus basses, à celles insérées le plus haut sur le tronc. En d'autres termes, la floraison des rameaux a lieu après un nombre de nœuds formés d'autant plus faible qu'ils se développent plus près du sommet.

- L'analyse des numéros d'ordre successifs d'un même individu (pl. 22, fig. 3c) révèle d'autre part une évolution globale de la floraison. En effet, si l'on considère le nombre de nœuds développés par l'apex de chaque module avant sa transformation en inflorescence, il apparaît clairement que celui-ci diminue lorsqu'on passe des faibles numéros d'ordre (tronc: A1) aux numéros d'ordre élevés (modules ultimes: A2, A3). En d'autres termes, l'inflorescence terminale d'un module se développe après un nombre de nœuds émis d'autant plus faible que ce module est plus périphérique.

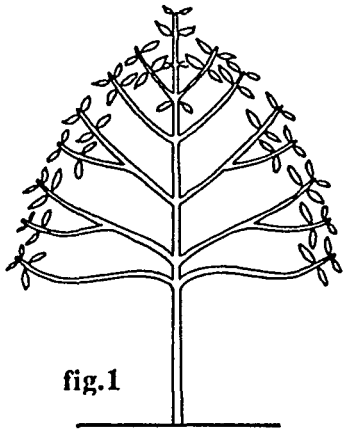


fig.1

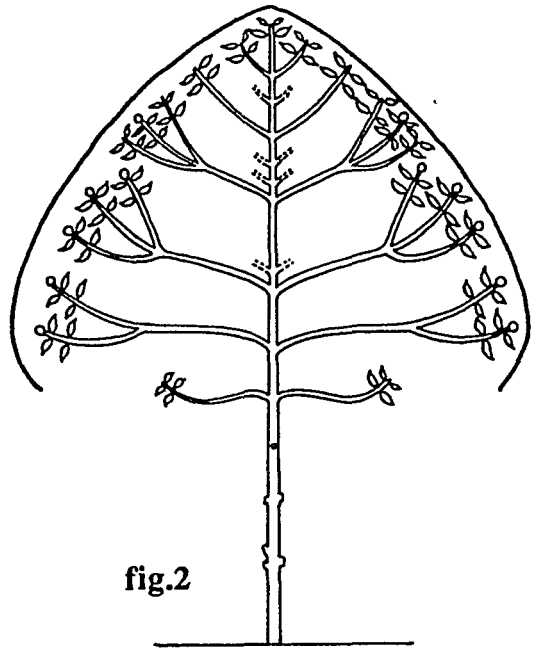


fig.2

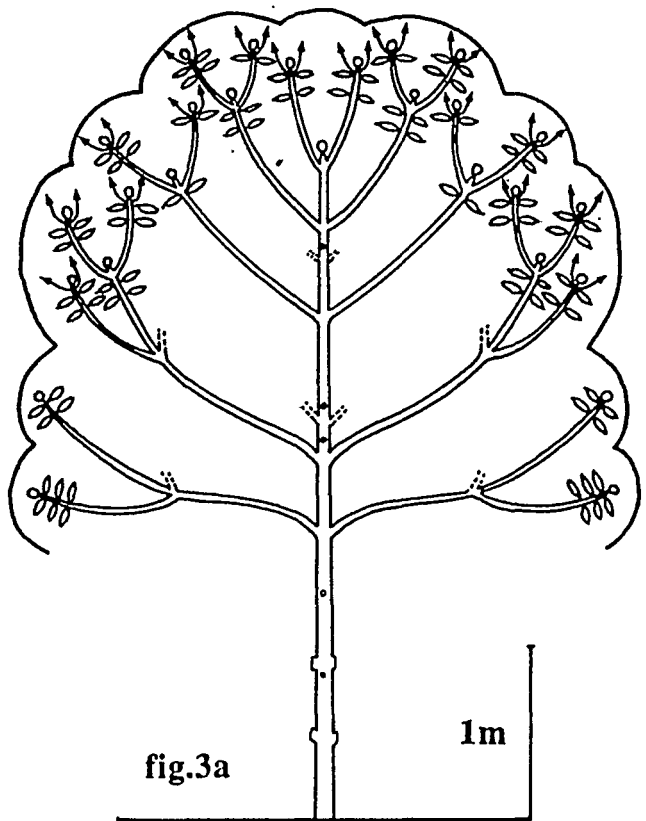
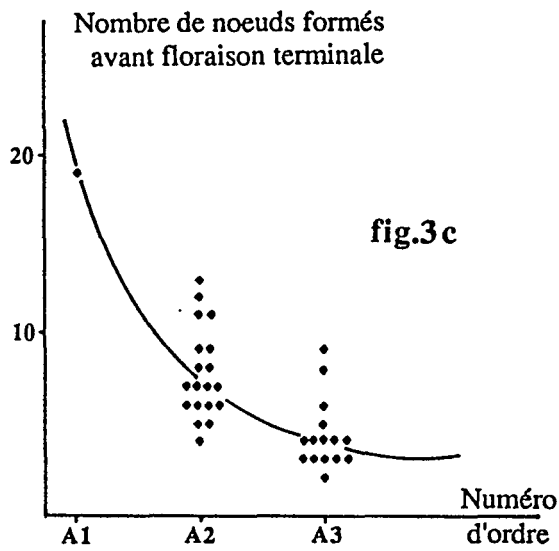


fig.3a

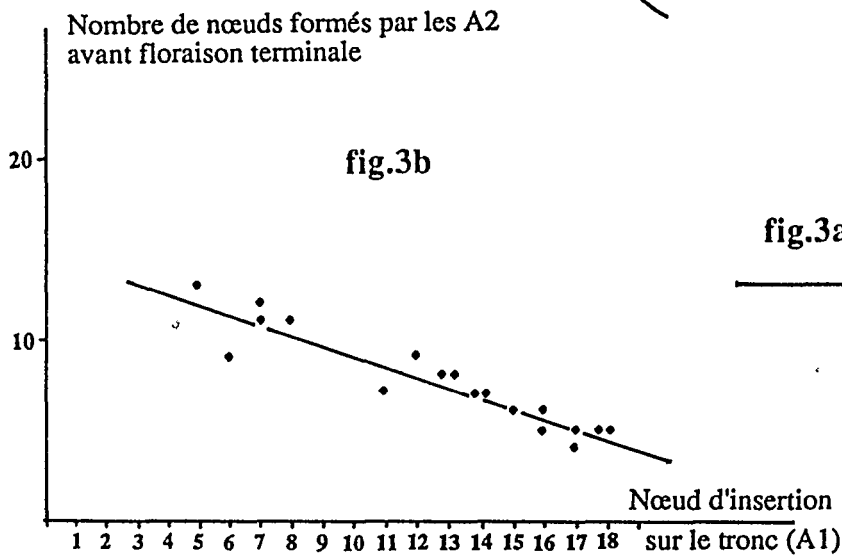


PLANCHE 22 : Développement et structure d'*Isertia spiciformis* DC. conforme à son modèle initial (pour les légendes, voir le texte).



## 2. Développement des complexes réitérés (pl. 23).

Chez *Isertia spiciformis*, peuvent apparaître de nombreux complexes réitérés, la réitération pouvant se manifester chez des individus jeunes ou âgés. Ces complexes réitérés sont proleptiques et peuvent naître à n'importe quel niveau sur l'arbre. Néanmoins, ils se développent préférentiellement le long du tronc:

- soit directement à l'aisselle de ses feuilles,
- soit à l'aisselle des cataphylles basales (préfeuilles) des premiers modules (A2) des branches latérales, séparés du tronc par un hypoprophyllé très court. Dans ce cas, malgré une origine différente, l'analyse de plusieurs individus montre qu'ils se comportent comme s'ils étaient issus directement du tronc, et ces deux modalités réitératives le long de l'axe principal peuvent être considérées ensembles.

Afin de rendre compte de l'évolution et de la place de la sexualité sur ces complexes réitérés, nous avons procédé à une analyse quantitative identique à celle effectuée sur l'individu conforme à son modèle initial. L'analyse d'un individu complètement réitéré (pl. 23, fig. 1a) est schématisée par les figures 1b et 1c de la planche 23.

Si l'on considère les premiers modules (A'1) des complexes réitérés en fonction de leur niveau d'insertion sur le tronc (fig. 1b), on note que leur apex se transforme en inflorescence terminale après un nombre de nœuds émis d'autant plus faible qu'ils sont insérés plus haut sur le tronc. Les complexes réitérés, à développement proleptique, révèlent donc un gradient le long de l'axe principal comparable à celui mis en évidence par la ramification séquentielle.

L'analyse de tous les axes d'un tel individu permet d'autre part de comparer la séquence de floraison des complexes réitérés à celle de l'individu conforme au modèle initial (fig. 1c) et nous conduit à plusieurs constatations:

- quelle que soit la position des complexes réitérés, le nombre de nœuds émis sous l'inflorescence terminale par leur premier module (A'1), est toujours inférieur à celui émis par l'axe épicotylé (A1). Autrement dit, les complexes réitérés fleurissent toujours après un nombre de nœuds plus faible que l'individu issu de la germination et conforme à son modèle initial.

- Pour chaque complexe réitéré (R1, R2, R3 de la figure 1a), le nombre de nœuds formés par un axe avant sa floraison terminale diminue d'un numéro d'ordre au suivant,

et cette évolution structurale est comparable à celle observée sur l'individu conforme au modèle initial.

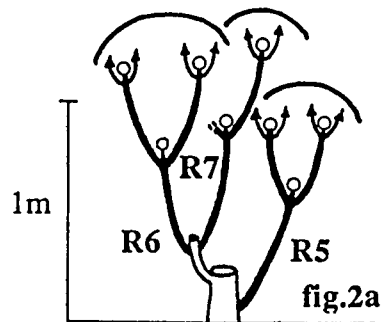
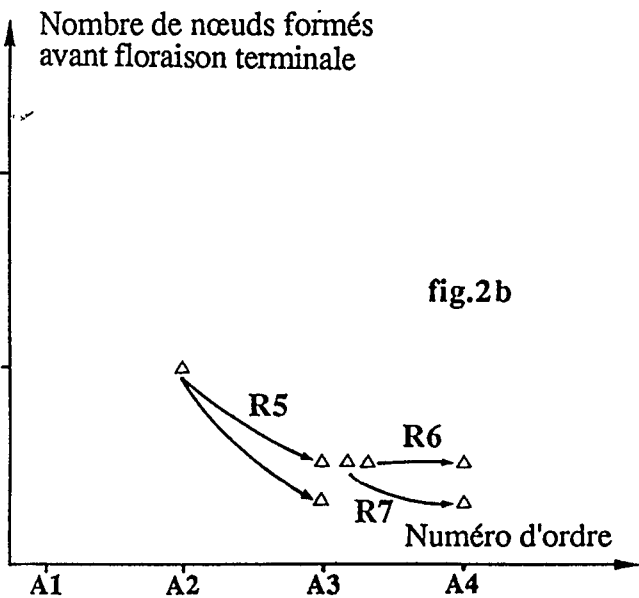
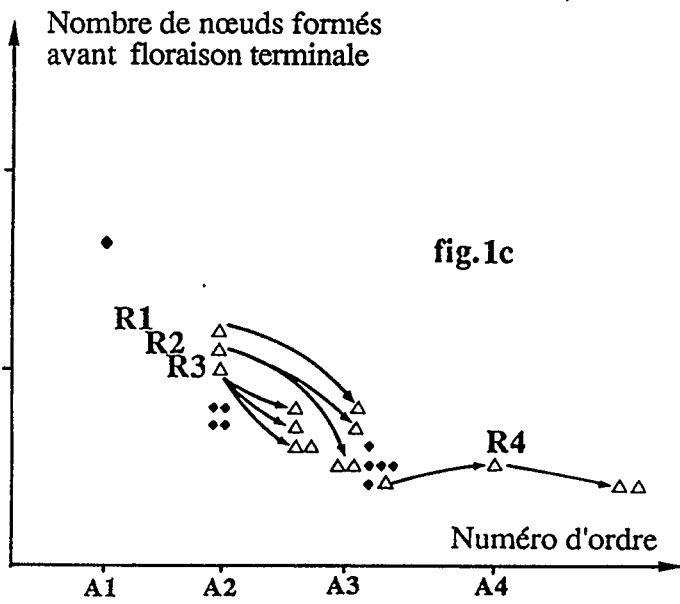
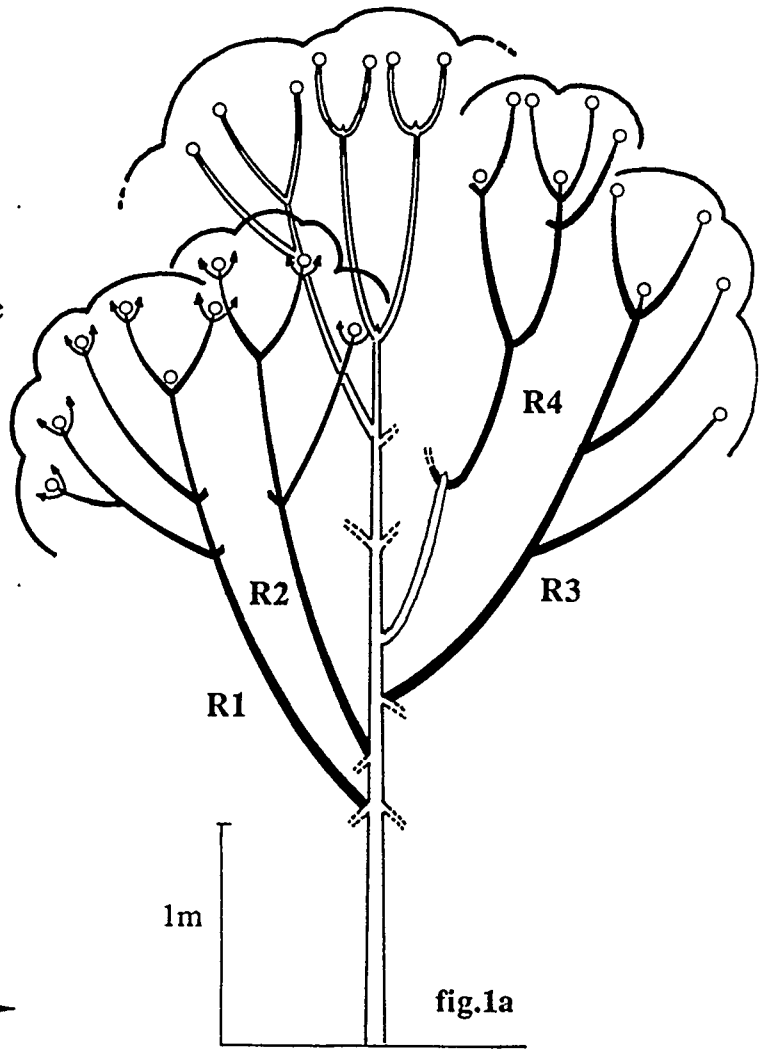
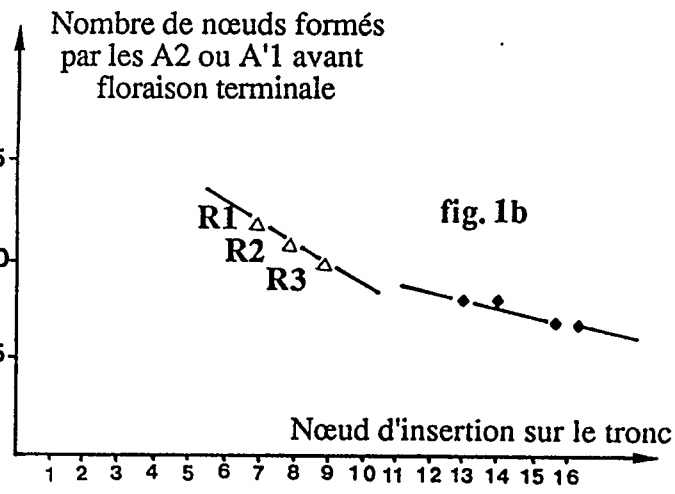
Ainsi, de manière générale, pour une entité ramifiée donnée (modèle initial ou complexe réitéré), le nombre de nœuds formés par un axe avant sa floraison terminale est d'autant plus faible que son numéro d'ordre est plus élevé. Cette diminution du nombre de nœuds d'un ordre de ramification au suivant atteint toutefois une limite, et les modules périphériques d'ordre élevé présentent toujours un nombre de nœuds compris entre 3 et 6. Leur structure est alors très simple et ils ne se ramifient qu'en position subterminale après floraison pour donner les modules relais. Cette structure modulaire stable est acquise par les complexes réitérés à partir d'un ordre de ramification plus faible que celui observé sur l'individu conforme au modèle initial.

- La comparaison des complexes réitérés R1, R2, R3 apparus au niveau du tronc et de R4 apparu sur une branche latérale, (cf. fig. 1a) montre d'autre part que cette structure modulaire stable est acquise, sur un complexe réitéré, à partir d'un ordre de ramification d'autant plus faible que ce dernier est inséré en position plus périphérique. Lorsqu'un complexe réitéré apparaît à la périphérie de l'arbre, ses modules constitutifs présentent d'emblée un nombre faible de nœuds (4 à 5 pour R4) qui se maintient d'un ordre de ramification au suivant. La structure et la séquence de floraison des complexes réitérés révèle donc, de la base de l'arbre à sa périphérie, les mêmes gradients que ceux mis en évidence par la ramification séquentielle.

Toutefois, un autre phénomène a pu être mis en évidence sur un individu âgé ayant déjà fleuri, et cassé très près du sol (pl. 23, fig. 2a).

Sur cet individu, comme précédemment, le nombre de nœuds développés par l'axe principal des complexes réitérés, avant la transformation de son apex en inflorescence terminale dépend de la position de ces derniers. Ainsi (pl. 23, fig. 2b), ce nombre est plus faible pour R6 et R7 apparus à la base d'une branche d'ordre 2, que pour R5 apparu sur le tronc. Mais, pour tous ces complexes réitérés apparus à la base d'un arbre âgé, le nombre de nœuds émis par leur axe principal avant floraison est très faible (cf. fig. 2b), et semblable à celui qui, sur la plante jeune, caractérisait les complexes réitérés situés à la périphérie de l'organisme. Ces complexes réitérés R5, R6, R7 développés à la base de l'arbre âgé présentent d'autre part une architecture identique à celle des complexes réitérés apparaissant à la périphérie de l'arbre jeune, et ne sont ramifiés qu'en position subterminale.

L'architecture et la structure de R5, R6 et R7 contraste par contre avec ce qui s'observe sur des individus plus jeunes poussant dans les mêmes conditions, et cassés au même niveau, sur lesquels, les complexes réitérés issus de la souche présentent un développement végétatif beaucoup plus important et sont capables de redonner un arbre pratiquement identique à ceux issus de graine. A l'influence d'un gradient de position acropète semble donc se superposer une influence inverse due à l'âge de la portion de végétal d'où le complexe réitéré est issu.



**PLANCHE 23 : Structure des complexes réitérés chez *Isertia spiciformis* DC.**

Les losanges représentent la ramification séquentielle.  
 Les triangles représentent les complexes réitérés : les flèches relient les numéros d'ordre successifs d'un même complexe réitéré. Le triangle situé en aval d'une flèche (ou d'une série de flèches pour R4) représente l'axe principal d'un complexe réitéré.

(Herbier BD 158 - Guyane française)

L'aire naturelle d'*Isertia coccinea* comprend la Guyane française, le Surinam et la région du Brésil située à l'embouchure de l'Amazone (BOOM, 1984). En Guyane, les individus de cette espèce, proche de la précédente, poussent dans les mêmes conditions écologiques et ont été étudiés en bordure de la Piste St Elie où ils sont communs. Leur mode de développement, très proche de celui décrit chez *Isertia spiciformis*, est conforme au modèle de SCARRONE. Il s'agit d'un arbre pionnier pouvant atteindre 15 à 20 m de haut, et qui fleurit après une phase végétative plus importante qu'*Isertia spiciformis*. Des individus en fleurs peuvent s'observer tout au long de l'année, cette floraison continue semblant toutefois s'accompagner d'une certaine saisonnalité quant à l'abondance des inflorescences développées.

### 1. Individus conformes à leur modèle initial

Jeunes, les individus d'*Isertia coccinea* présentent un tronc (A1) orthotrope, monopodial qui porte des branches (A2) également orthotropes et monopodiales, en pseudo-verticilles plus ou moins nets. Lorsque la plante atteint quelques mètres de haut, des A3, montrant les mêmes caractéristiques, commencent à se développer. Sur tous les axes, les feuilles longues de 30 à 40 cm sont opposées, décussées et stipulées.

Chez *Isertia coccinea*, il semble qu'il y ait deux rythmes superposés:

- un premier rythme est matérialisé par les pseudo-verticilles de ramification,
- un deuxième rythme, plus discret est décelable uniquement par l'observation de la croissance de chaque rameau au cours du temps et montre que celle-ci s'effectue entrenœud par entrenœud. Après l'émission d'un entrenœud et d'une paire de feuilles, le méristème apical arrête son fonctionnement. Il est alors protégé par les stipules de la dernière paire de feuilles. Après une phase de repos, l'entrenœud suivant s'allonge et les deux feuilles qui lui sont associées étalent leur limbe.

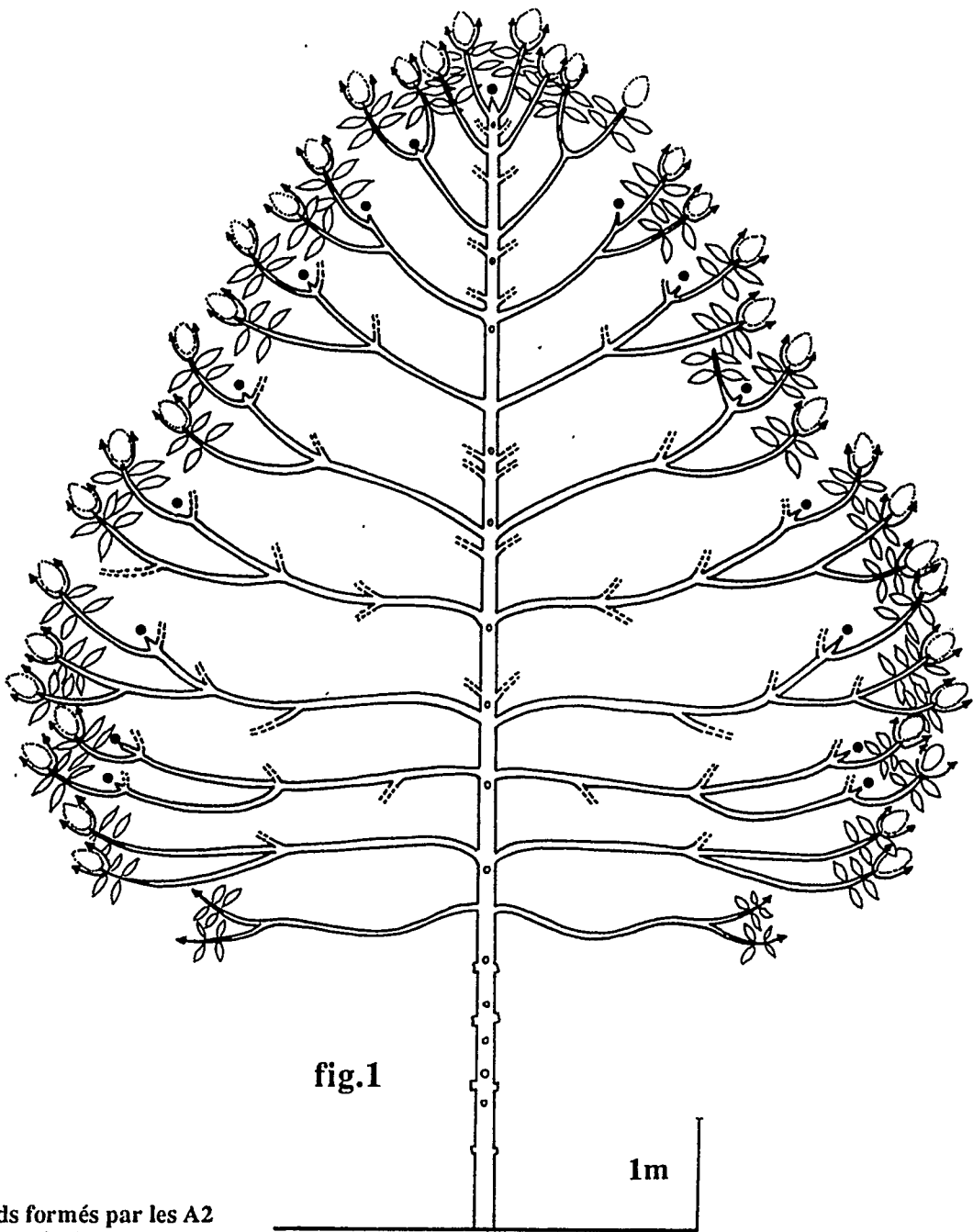
L'unité de croissance est donc formée par un unique entrenœud et la paire de feuilles correspondante. Le développement des branches et des rameaux, quand il a lieu, est différé, et tous les axes latéraux présentent à leur base un hypoprophyllé très court

auquel correspond une paire de cataphylles (préfeuilles). Les entrenœuds suivants sont longs et portent des feuilles assimilatrices.

Lorsque la floraison apparaît, elle est terminale sur les A2 les plus développés. Comme chez *Isertia spiciformis*, dès la 2ème ou 3ème vague de floraison, celle-ci affecte tous les axes d'un même individu. Lors de la floraison d'un axe, la croissance ultérieure est assurée par des relais axillaires des toute dernières paires de feuilles situées sous l'inflorescence terminale. Chez tous les individus poussant en milieu ouvert, le méristème terminal du tronc (A1) se transforme lui-même en inflorescence après avoir émis environ 65 à 80 entrenœuds (observations faites sur une quinzaine d'individus). Seuls quelques A2 grêles et peu ramifiés, situés à la base du tronc ne sont pas florifères et s'élaguent rapidement (pl. 24, fig. 1). Comme le montre la figure 2 de la planche 24, l'analyse du nombre de nœuds foliaires développés par tous les A2 sous leur inflorescence terminale, révèle un gradient le long du tronc, semblable à celui observé chez *Isertia spiciformis*, et les premiers modules (A2) des branches latérales fleurissent terminalement après un nombre de nœuds émis d'autant plus faible qu'ils sont insérés plus haut sur le tronc. Dans l'échantillon étudié, le nombre de nœuds formés par ces A2, diminue régulièrement mais n'est jamais inférieur à 6.

Parallèlement à cette séquence, on note une simplification de la structure des A2 en fonction de leur niveau d'insertion sur le tronc (cf. pl. 24, fig. 1) :

- lorsque ces A2 sont insérés à la base du tronc, ils ont un fonctionnement monopodial assez long, et peuvent être ramifiés (A3) sur toute leur longueur,
- progressivement, les A2 insérés plus haut sur le tronc portent de moins en moins d'A3, les plus apicaux n'étant plus ramifiés qu'en position subterminale.



Nombre de nœuds formés par les A2  
avant floraison terminale

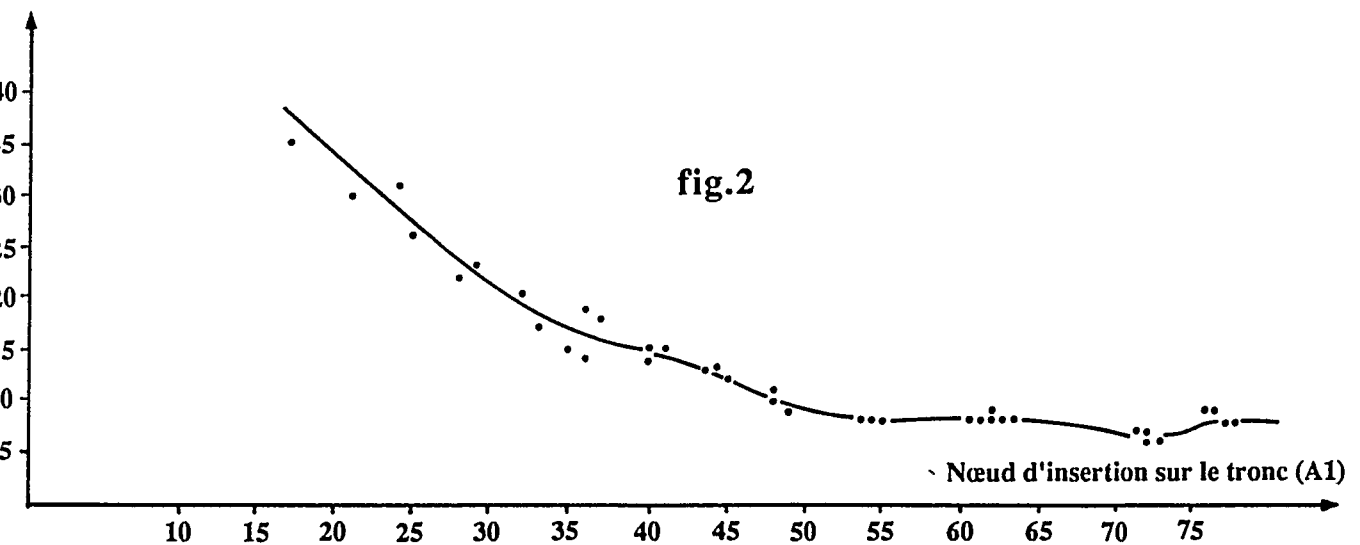


PLANCHE 24 : Individu florifère d'*Isertia coccinea* Vahl. conforme à son modèle initial.

FIGURE 1 : Représentation schématique de l'architecture.

FIGURE 2 : Evolution du nombre de nœuds des modules proximaux florifères (A2) en fonction de leur position sur le tronc représentée par leur nœud d'insertion.

La plante grandit, et son développement devient entièrement sympodial (fig. 4). Sur les A2 les plus développés, les rameaux axillaires (A3) révèlent le même gradient que celui observé le long du tronc, et fleurissent à partir d'un nombre de nœuds émis d'autant plus faible qu'ils naissent en position plus distale sur un même A2. Sur un individu âgé, présentant un grand nombre de numéros d'ordres successifs, il est possible d'analyser la structure précise des complexes latéraux, en fonction de leur position sur le tronc (fig. 5).

- Sur les branches les plus basses (fig. 5a), les premiers modules (A2, A3) présentent un grand nombre de nœuds végétatifs, ce dernier diminuant lorsqu'on va vers la périphérie de l'arbre (numéros d'ordre de ramifications de plus en plus élevés). A partir d'un certain nombre de numéros d'ordre, ce nombre se stabilise et se maintient d'un module au suivant. Le nombre de nœuds de ces modules varie de 6 à 13 (le plus fréquemment 6 à 10), et il a déjà été montré (BARTHELEMY, 1986 a et b) que ces modules périphériques sont de deux types :

- . ceux qui présentent 6, 7 ou 8 nœuds foliaires, sont assez vigoureux et semblent formés par une seule "unité de croissance"\* (tous les entrenœuds ont à peu près la même longueur, ou montrent une longueur régulièrement décroissante de la base au sommet),

- . ceux qui présentent de 9 à 13 nœuds foliaires sont en général plus grêles et semblent formés par 2 "unités de croissance" (ils montrent une zone médiane à 1, 2 ou 3 entrenœuds plus courts que les autres).

- Sur les branches latérales situées au milieu de la couronne (fig. 5b), on note une évolution semblable, mais les modules proximaux (A2, A3) présentent un nombre de nœuds inférieur à celui observé sur les modules équivalents des branches latérales basses.

- Enfin, sur les branches insérées au sommet du tronc (fig. 5c), tous les modules ont une structure identique quel que soit leur numéro d'ordre, et leur nombre de nœuds reste stable, d'un module au suivant.

Comme chez l'espèce précédente on note donc un gradient de floraison de la base de l'arbre à sa périphérie et le nombre de nœuds constitutifs formés sous l'inflorescence terminale de chaque axe diminue d'un numéro d'ordre au suivant. Sur les ramifications latérales, cette diminution est d'autant plus rapide qu'elles sont insérées plus haut sur le

---

\* Le terme d'unité de croissance se réfère ici au rythme marqué par la ramification ou la taille des entrenœuds qui semble se superposer au rythme de base de l'espèce pour lequel l' U. C. = l'entrenœud (cf p. 98).

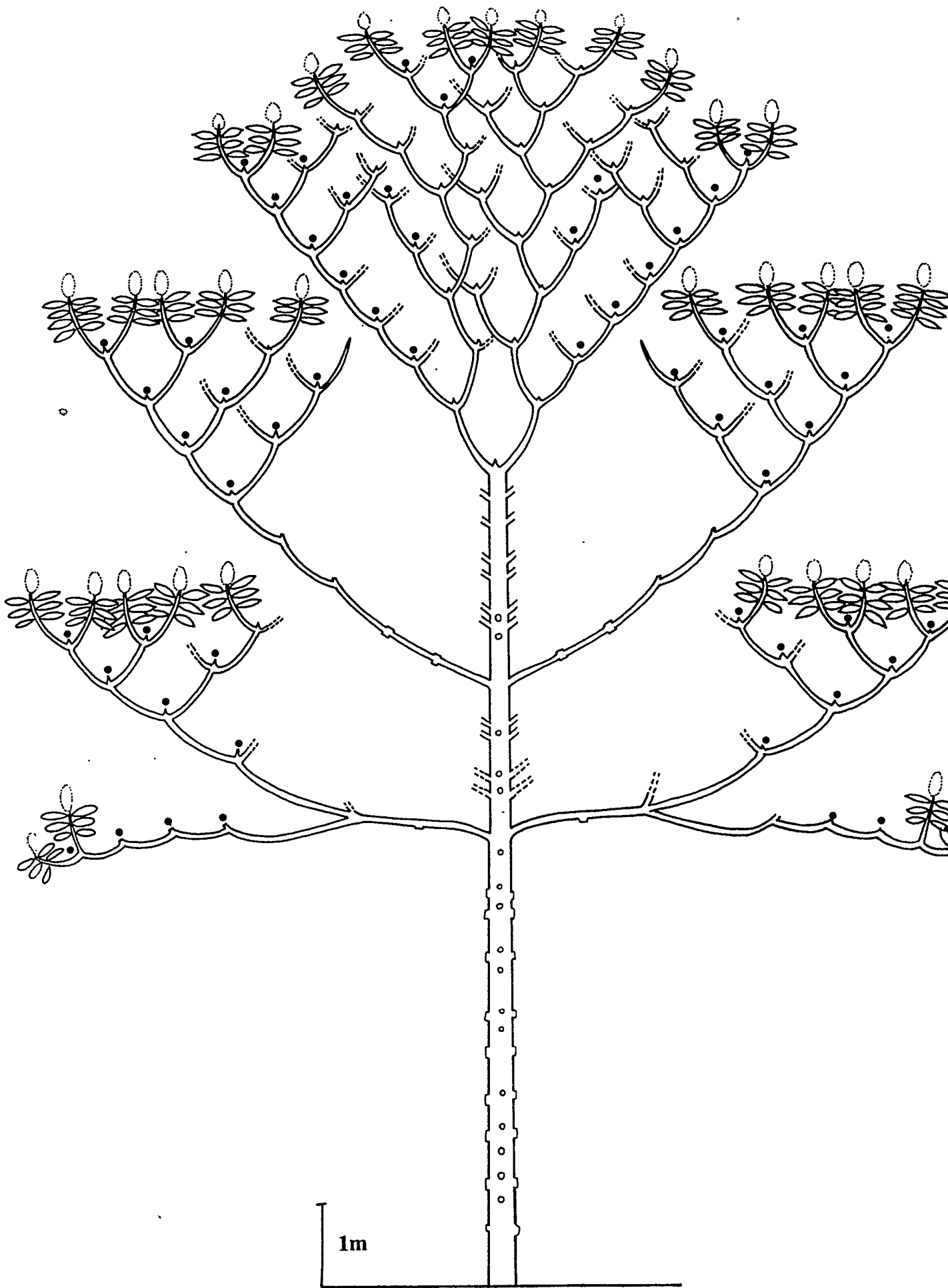


tronc et la périphérie d'un arbre âgé montre une structure homogène constituée de modules tous qualitativement et quantitativement équivalents.

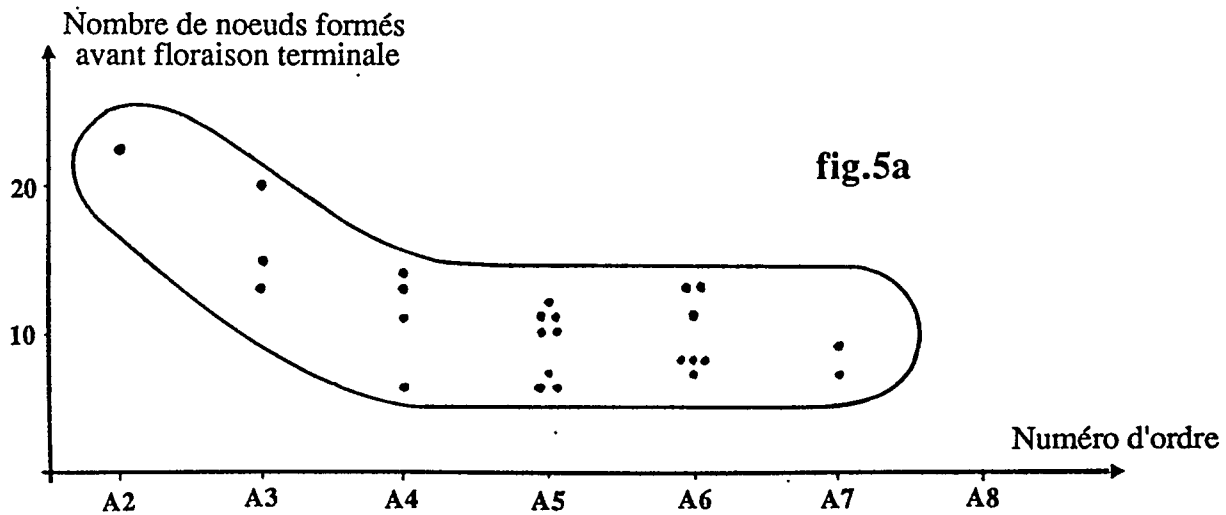
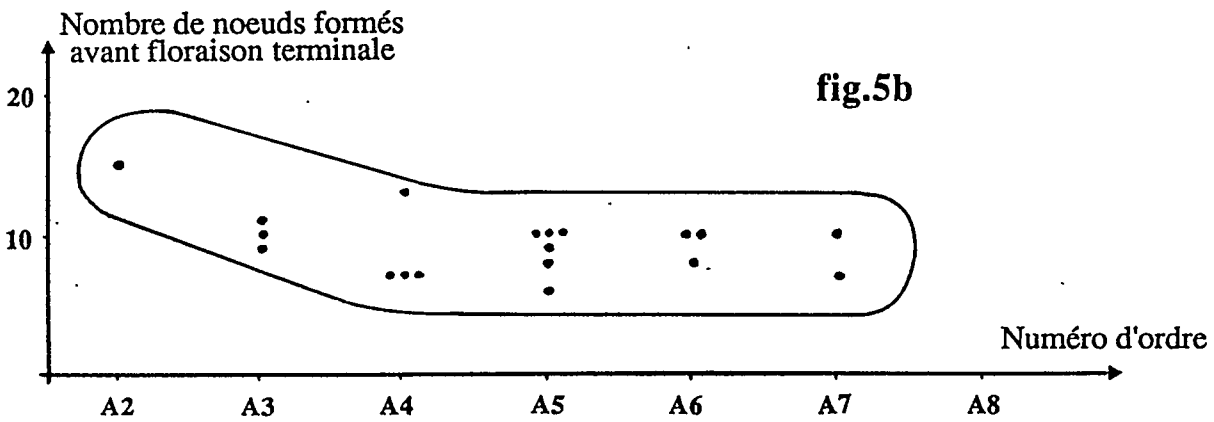
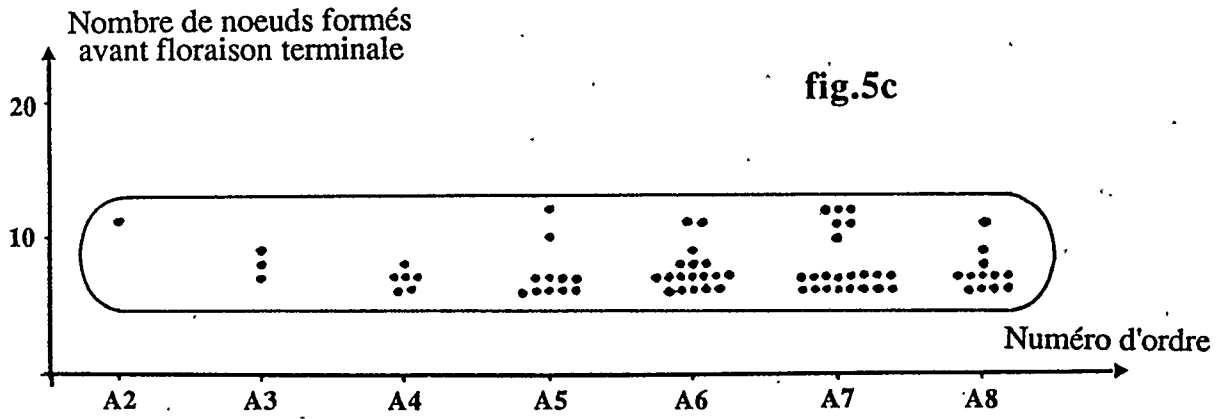
\*

Dans tous ce qui précède, nous avons analysé le mode de développement d'individus situés en bord de piste et bénéficiant d'une forte intensité lumineuse. Bien qu'il s'agisse des conditions habituelles pour les individus d'*Isertia coccinea*, on rencontre parfois quelques rares plantes en milieu ombragé, soit sous la canopée de la forêt primaire soit lorsqu'ils sont entièrement surcimés par d'autres pionniers, comme *Cecropia sp.* (MORACEAE). Dans ces conditions particulières, comme cela a déjà été décrit (BARTHELEMY, 1986a), on note un comportement différent des individus de cette espèce. Le tronc présente une croissance monopodiale très longue, son méristème apical pouvant même avoir un fonctionnement pratiquement indéfini. On note également une croissance monopodiale plus longue des branches latérales, qui sont aussi moins ramifiées et montrent une floraison bien moins abondante que celle des individus exposés en pleine lumière.

Globalement, chez les arbres ombragés, on note une floraison plus tardive, moins abondante, et dont l'évolution est beaucoup plus lente qu'en milieu ouvert.



**FIGURE 4**  
(Architecture d'un individu  
entièrement sexualisé d'*Iserfia coccinea*)



**FIGURE 5:** Nombre de nœuds formés avant la floraison terminale par les modules successifs A2, A3,... des branches séquentielles d'un individu âgé d'*Isertia coccinea* en fonction de leur niveau d'insertion sur le tronc.

5a: Branche latérale insérée sur le tronc, à la base de la couronne.

5b: Branche latérale insérée sur le tronc, au centre de la couronne.

5c: Branche latérale insérée au sommet du tronc, juste au-dessous de son inflorescence terminale.

## 2. Développement des complexes réitérés

Au sein de la couronne des individus adultes d'*Isertia coccinea*, on assiste assez souvent au développement de complexes réitérés à partir de modules d'ordre varié. Leur architecture est semblable à celle de l'arbre conforme à son modèle initial, mais l'analyse de nombreuses cimes montre que leur structure exacte est directement liée à leur position sur l'arbre. L'analyse de la structure des complexes réitérés en fonction de leur position ayant été décrite dans un travail antérieur (BARTHELEMY, 1986b), nous nous limiterons ici à une description sommaire des résultats qui seront schématisés par la figure 6.

Lorsque ces complexes réitérés apparaissent à la base du tronc, ils présentent un développement végétatif important. Leur axe principal montre un grand nombre d'étages de branches latérales, et leur structure est très semblable à celle des individus issus de la germination. Puis, en fonction de leur insertion plus distale sur le tronc ou les rameaux séquentiels, et de leur apparition sur des modules d'ordre de plus en plus élevé, la structure de ces complexes réitérés se simplifie. Leur axe principal présente un nombre d'étages de branches latérales de plus en plus faible avant que son apex ne se transforme en inflorescence, les complexes réitérés les plus périphériques n'étant plus ramifiés qu'en position subterminale.

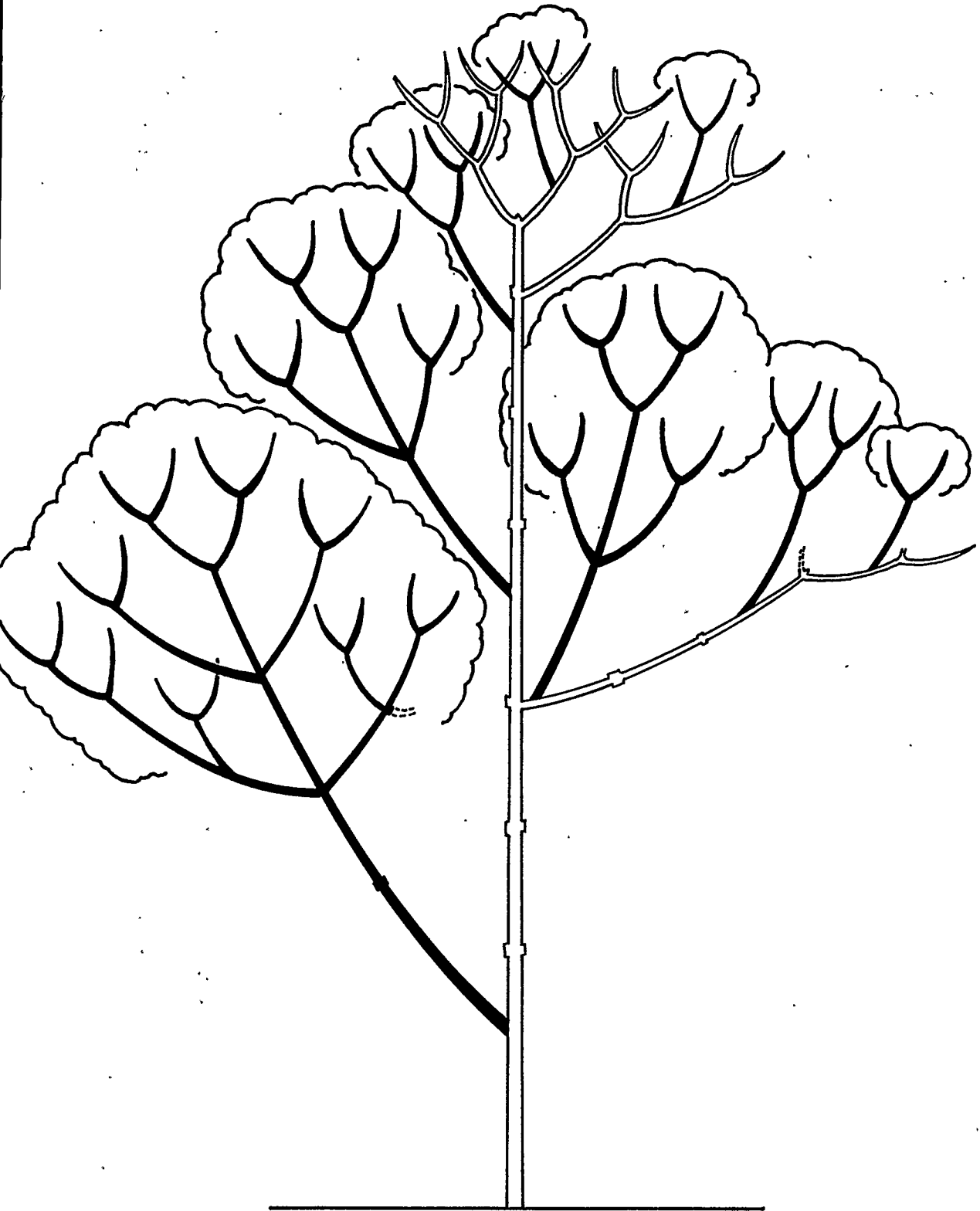
Indépendamment de son point d'insertion sur l'arbre, l'axe principal de tous les complexes réitérés fleurit à partir d'un nombre de nœuds foliaires émis toujours plus faible que l'axe issu de la germination, mais ce nombre est d'autant plus faible que le complexe réitéré considéré est inséré en position plus distale sur les axes séquentiels ou sur des modules de numéro d'ordre plus élevé.

La décroissance puis la stabilisation du nombre de nœuds foliaires émis par chaque module d'un numéro d'ordre au suivant s'effectue, sur les complexes réitérés, de manière identique à ce que nous avons décrit pour la plante conforme à son modèle initial, mais cette décroissance et cette stabilisation sont d'autant plus rapides que l'insertion sur l'arbre des complexes réitérés considérés est plus périphérique.

Comme pour *Isertia spiciformis*, la périphérie de la couronne des arbres âgés est très homogène et tous les complexes réitérés qui se développent dans cette zone montrent une structure modulaire simple et identique entre eux. Ils ne sont ramifiés

qu'en position subterminale, et tous leurs modules constitutifs présentent de 9 à 13 nœuds foliaires.

Dans quelques cas, il peut y avoir plusieurs ordres de répétition. On retrouve alors, au niveau des complexes répétés, les mêmes gradients que sur l'individu conforme à son modèle initial, et, sur une même succession de complexes répétés, la floraison est d'autant plus "précoce", et la structure des complexes répétés est d'autant plus simple que l'ordre de répétition est plus élevé.



**FIGURE 6**

Architecture des complexes réitérés (en noir) en fonction  
de leur position sur l'arbre chez *Isertia coccinea*

*Trema micrantha* (L.) Blume

ULMACEAE

(Herbier BD 181 - Guyane française)

Le genre tropical et subtropical *Trema* Lour. comporte une trentaine d'espèces (WILLIS, 1973). Plusieurs sont fortement héliophiles et caractéristiques des zones dégradées sur les trois continents (RICHARDS, 1952; WHITMORE, 1975; SCHNELL, 1970 - 77). Parmi celles-ci, *Trema guineensis* Ficahlo en Afrique a donné lieu à de nombreuses publications (ALEXANDRE, 1978; COOMBE, 1960; SCHEEPERS et al., 1978; VASQUEZ-YANES, 1977 ;...).

*Trema micrantha* est une espèce pionnière qui a été étudiée en Guyane française où elle est parfois abondante en végétation secondaire, principalement sur les lieux d'anciens abattis. Il s'agit d'un petit arbre à croissance rapide (H. O. T., 1978; EWEL, 1980) pouvant atteindre 5 à 8 mètres de haut (VAN ROOSMALEN, 1985) ou plus (EWEL, 1980; LESCURE, 1985). Les fruits sont de petites drupes monospermes (PREVOST, 1983), vivement colorées et disséminées par les oiseaux (TREJO-PEREZ, 1976; FORESTA de et al., 1984).

Le développement des individus de cette espèce est conforme au modèle architectural de ROUX, qui caractérise toutes les espèces de *Trema* à ce jour étudiées (ALEXANDRE, 1978; TOMLINSON et GILL, 1973; H.O.T, 1978).

Chez *Trema micrantha*, le mode de croissance est très régulier.

Les jeunes individus présentent un axe épicotylé (A1), orthotrope, à croissance continue. Les feuilles, en disposition alterne spiralée, montrent un limbe symétrique à peu dissymétrique et sont munies de deux stipules basales. Au début très petites, elles acquièrent progressivement de plus grandes dimensions d'un nœud au suivant. Chaque aisselle foliaire comporte trois bourgeons collatéraux. Cette disposition, rare chez les Dicotylédones semble par contre commune chez les ULMACEAE, et se retrouve dans d'autres genres de la même famille comme *Celtis* L. (GERMAIN, 1958; cité dans PINGLO, 1985).

Quand la jeune plante atteint quelques centimètres de haut (pl. 25, fig. 1), des A2 sylleptiques se développent à partir du bourgeon situé en position médiane à l'aisselle des feuilles du tronc. La ramification est par la suite continue, et des A2 se développent à toutes les aisselles (pl. 25, fig. 2).

Les branches sont plagiotropes et à phyllotaxie alterne distique. Les aisselles foliaires des branches ont la même structure que celles du tronc. Pour chaque branche, le premier organe foliaire formé (préfeuille  $\alpha$ ) est une cataphylle ; les suivants sont des feuilles assimilatrices à limbe dissymétrique, dont la surface est toujours inférieure à celle des feuilles du tronc.

- Sur les premiers A2 formés, les premières feuilles assimilatrices ont un limbe réduit, mais de taille croissante d'un nœud au suivant. A partir de quelques nœuds, ces feuilles acquièrent une dimension stable et constante.

- Sur les branches de rang supérieur, c'est-à-dire insérées plus haut sur le tronc, on note une évolution analogue, mais d'autant plus rapide qu'elles sont de rang plus élevé.

- A partir d'un certain rang (10 à 15), toutes les feuilles assimilatrices des A2 montrent, dès le 2ème nœud, une taille adulte.

Chez *Trema micrantha*, les feuilles en croissance dévient le trajet de la partie distale des axes en croissance qui forme un zig-zag, en trois dimensions sur le tronc ou dans un plan pour les branches plagiotropes.

La floraison est précoce\* et apparaît sur le jeune individu, haut de quelques décimètres seulement, de façon à peu près simultanée sur le tronc et sur tous les A2.

Les inflorescences cymeuses sont axillaires et se développent à partir des deux bourgeons les plus externes de chaque aisselle. Pour un même axe, dès qu'une feuille présente une aisselle florifère, celles qui sont formées par la suite portent également des inflorescences. Dans la zone en croissance, les inflorescences se développent en même temps que leurs feuilles axillantes et la floraison, accompagnant la croissance végétative, est donc continue sur chaque individu.

Dans les conditions naturelles, le premier A2 formé, inséré le plus bas sur le tronc, est florifère, et les premières inflorescences axillaires se développent à une certaine distance du tronc (à partir d'un certain nombre de nœuds). Sur les branches suivantes, elles naissent progressivement aux aisselles plus proximales sur les A2, et finalement les préfeuilles  $\alpha$  (cataphylles) axillent, elles aussi, des inflorescences.

---

\* En serre ombragée à Montpellier, la première floraison a lieu environ 6 mois après la germination.



Au même niveau (ou quelques nœuds au-dessus), les aisselles foliaires du tronc développent elles-mêmes des inflorescences à partir des deux bourgeons surnuméraires situés de part et d'autre des rameaux (A2).

Sur la jeune plante, les premières inflorescences formées sont en général peu ramifiées et pauciflores. Progressivement sur un même axe, d'une aisselle à la suivante, les inflorescences produisent davantage de fleurs (pl. 25, fig. 3). A partir de quelques aisselles foliaires, le nombre de fleurs produites par inflorescence se stabilise et reste à peu près constant d'un nœud au suivant.

Sur les A2 situés un peu plus haut sur le tronc, seule(s) la préfeuille  $\alpha$  et éventuellement la préfeuille  $\beta$ , développent des inflorescences peu ramifiées, les aisselles suivantes montrant des inflorescences qui portent un grand nombre de fleurs.

Sur le tronc, les inflorescences axillaires situées de part et d'autres des A2, en règle générale produisent moins de fleurs que celles des rameaux.

Ainsi, sur l'individu jeune, on note une zone centrale à aisselles stériles, puis une zone de transition à aisselles montrant des inflorescences de plus en plus ramifiées vers la périphérie, et enfin une zone périphérique où toutes les inflorescences axillaires produisent à peu près le même nombre de fleurs (pl. 25, fig. 4). Chez les individus poussant dans les conditions naturelles, et soumis à une forte intensité lumineuse, la zone centrale stérile, puis à inflorescences pauciflores est très petite. Des individus de *Trema micrantha* cultivés dans la serre du laboratoire sous un léger ombrage montrent par contre une floraison moins abondante dans les stades jeunes: la zone périphérique apparaît lorsque la plante a acquis un plus grand développement, les tout premiers A2 pouvant même s'élaguer sans avoir fleuri.

Sur l'individu plus âgé, les A2 successifs sont tous identiques et montrent une structure stable et régulière. Pour chaque branche, à partir du 2ème nœud, les entrenœuds, les feuilles et les inflorescences présentent une dimension stable et constante d'un nœud au suivant. Dans la zone en croissance et feuillée, les inflorescences épanouissent leurs fleurs et portent de jeunes fruits tandis que dans la zone défeuillée proximale des branches s'observent des infrutescences puis les restes des inflorescences les plus âgées lorsqu'on se rapproche du point d'insertion sur le tronc.

fig.3

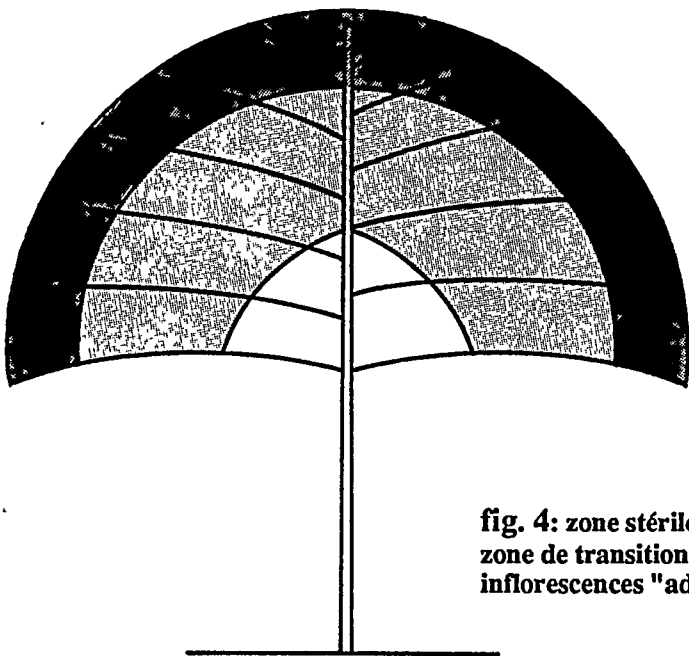
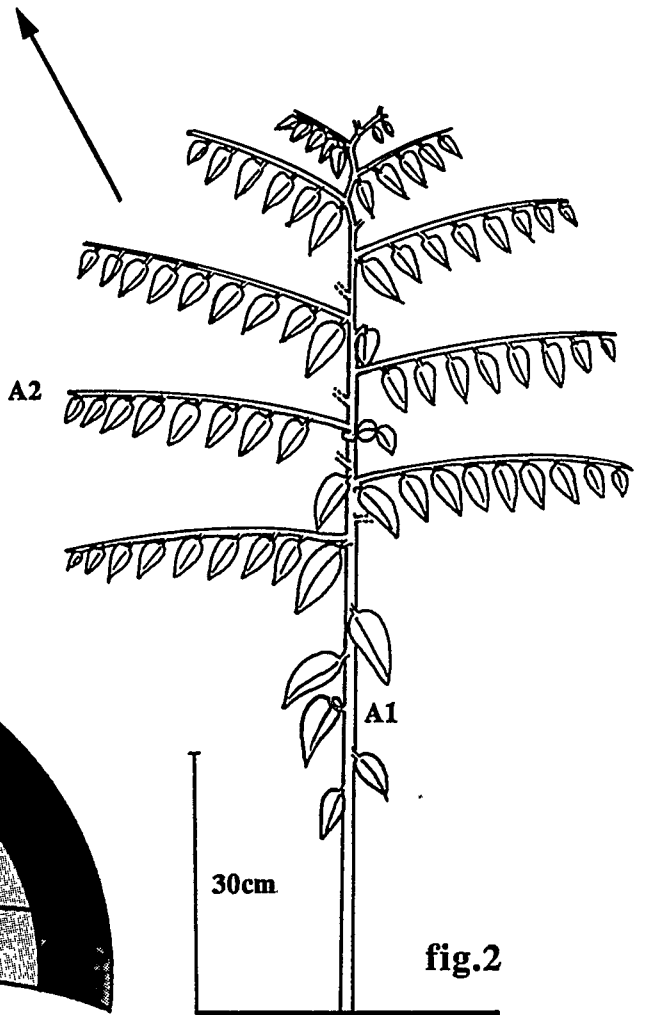
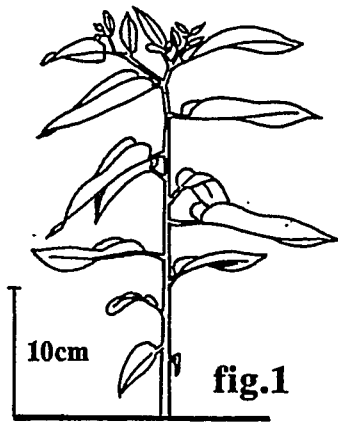
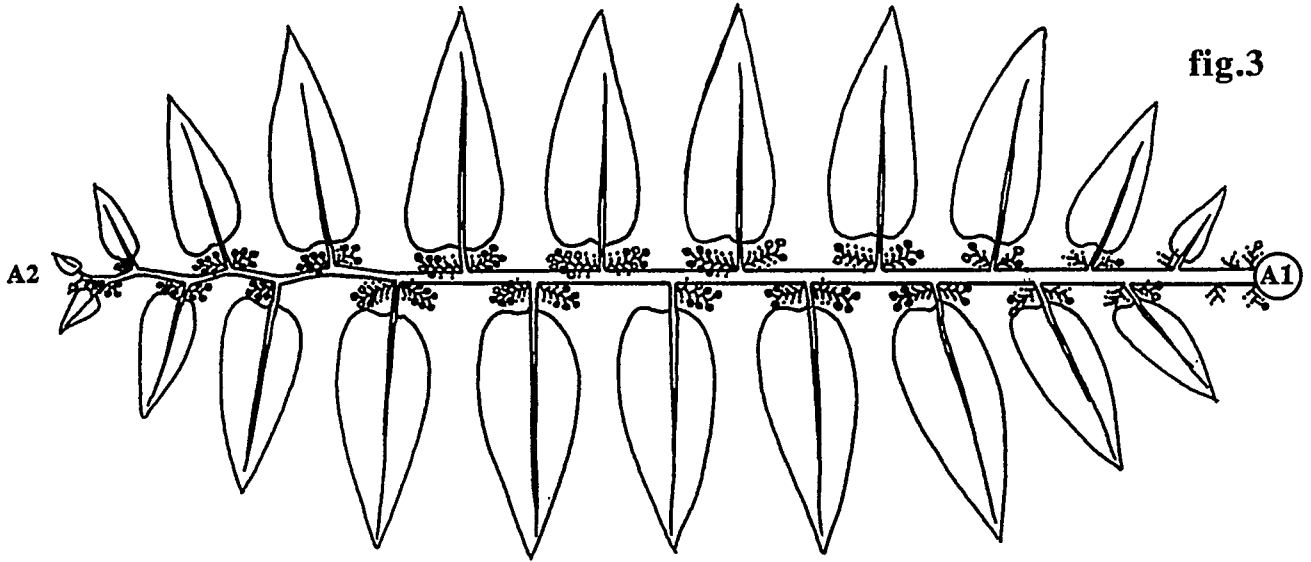


fig. 4: zone stérile en blanc  
 zone de transition en gris clair  
 inflorescences "adultes" en gris foncé

Lorsque la plante atteint environ 1,5 mètre de haut, les premiers A2 formés se sont élagués. Les branches ont un plus grand développement et peuvent elles-mêmes se ramifier (pl. 26, fig. 1). Les A3 ont un développement immédiat et se forment à partir du bourgeon axillaire médian, entre les inflorescences. Ils sont florifères dès leur première aisselle et ont une structure identique à celle des A2 qui les portent. Les feuilles portées par ces A3 sont toutefois toujours plus petites que celles des A2.

Peu abondants lors de leur apparition, ces A3 sont progressivement de plus en plus nombreux sur les branches successivement formées par le tronc et, lorsque la plante atteint 2 à 3 mètres de haut, ils occupent toute la partie distale des branches latérales (pl. 26, fig. 2). Leur disposition est très précise et, dans la partie ramifiée d'une même branche latérale d'ordre 2, on note une ramification rythmique, et une alternance régulière de deux aisselles uniquement florifères, deux aisselles florifères et productrices d'A3,...

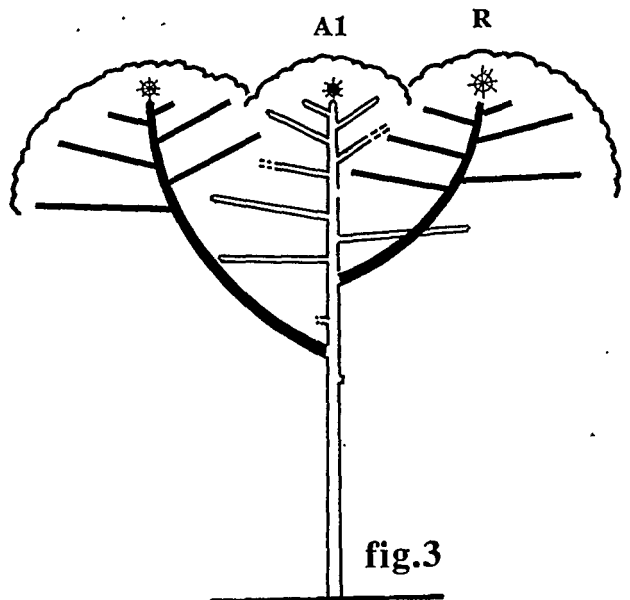
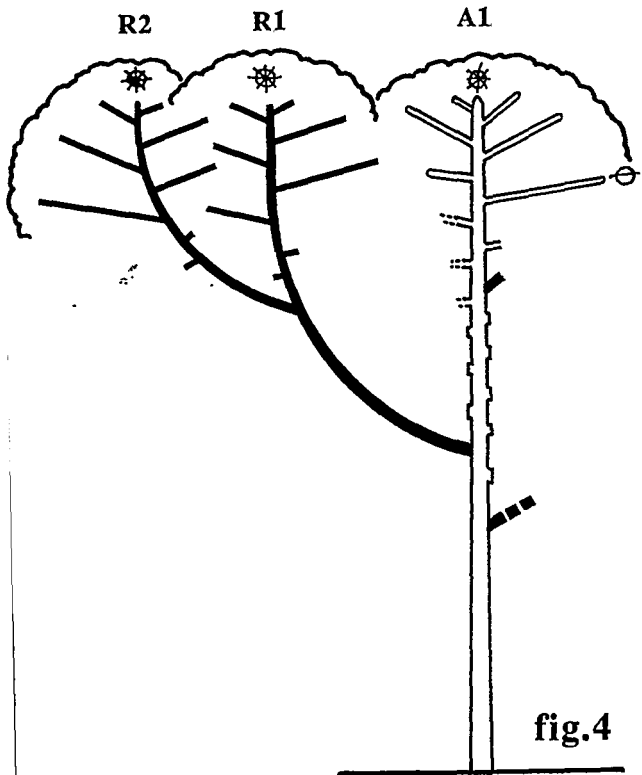
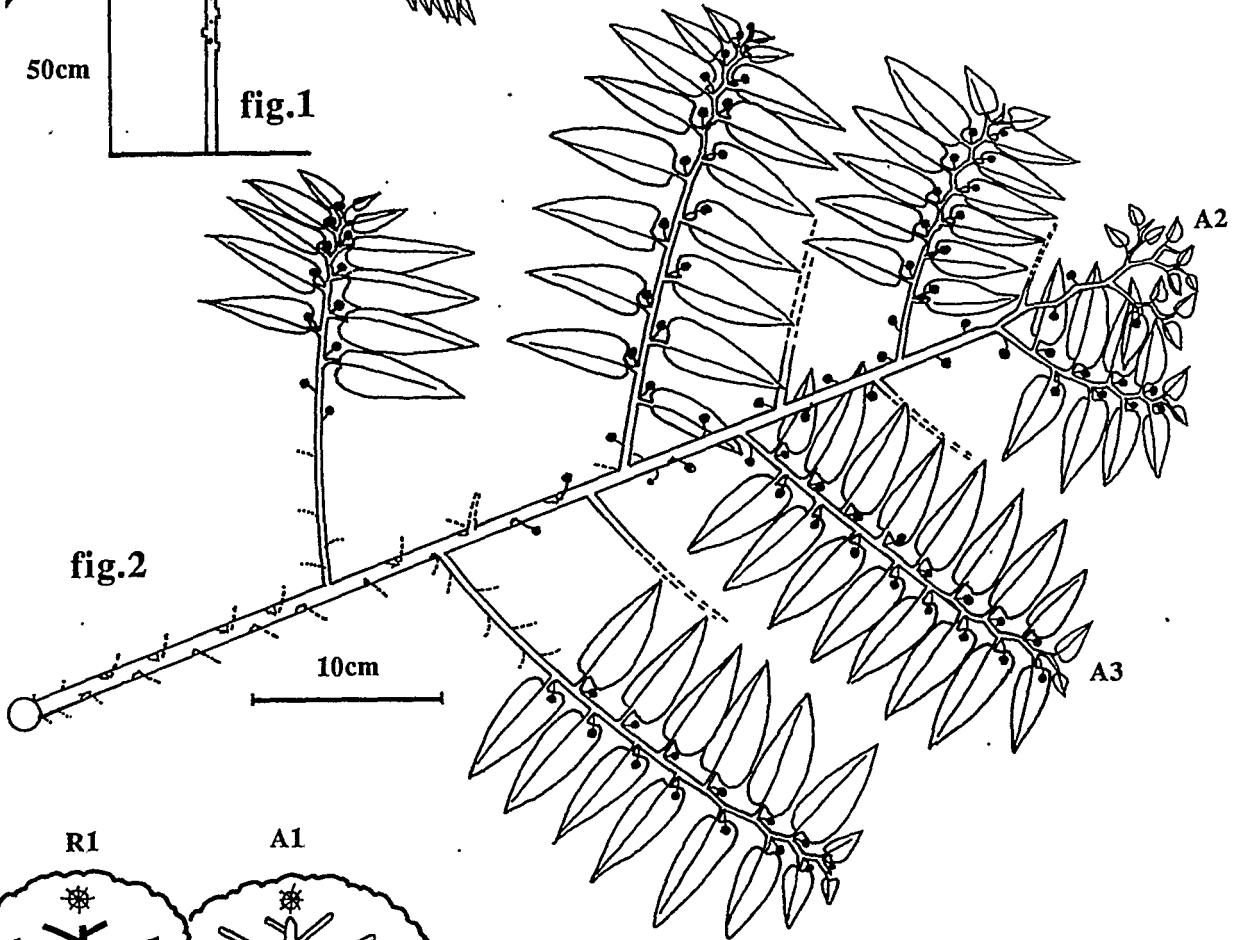
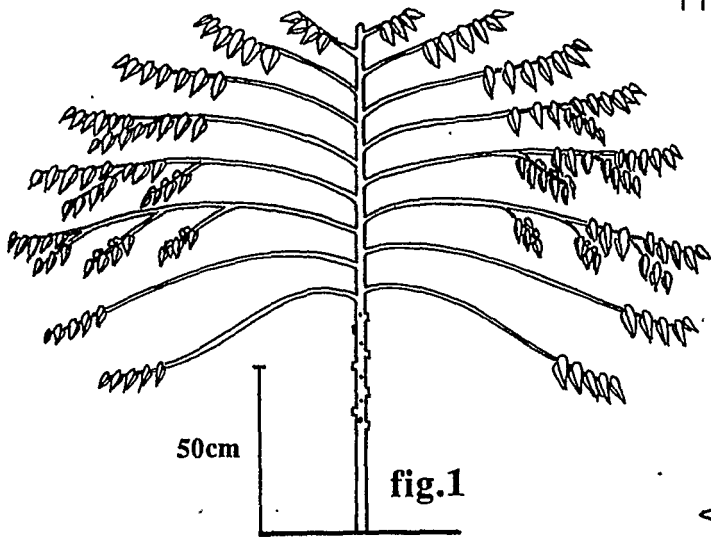
La plante poursuit sa croissance sans grande modification du port général, en développant des inflorescences à toutes les aisselles foliaires du tronc et des branches nouvellement formées.

Chez les individus les plus âgés, toutefois, on observe que, tandis que les branches latérales basses s'élaguent, certains A2 acquièrent un plus grand développement. Leur extrémité se redresse et tend à devenir orthotrope. Parallèlement, la ramification de ces extrémités redressées devient plus abondante et leur phyllotaxie devient spiralée. Si le redressement de ces branches s'accroît, la ramification devient continue, et ces A2 montrent alors une architecture tout à fait semblable à celle du tronc qui les porte (pl. 26, fig. 3).

Le développement de ces complexes réitérés totaux sylleptiques (R) ne modifie en rien la production des inflorescences qui sont toujours formées à toutes les aisselles de tous les axes.

Sur les individus les plus développés, d'autres branches latérales peuvent subir une transformation identique, et, chez les individus plus âgés, il est même possible de voir le processus se répéter sur les complexes réitérés (pl. 26, fig. 4) en formant plusieurs ordres de réitération successifs (R1, R2 ).

Dans tous les cas, le développement ultérieur de la plante s'effectue conformément à ce qui a été décrit ci-dessus, et la floraison continue à apparaître à toutes les aisselles foliaires jusqu'à sa mort.



*Symphonia globulifera* L. f.

CLUSIACEAE

(Herbier BD 200 - Guyane française)

L'aire naturelle de *Symphonia globulifera* regroupe les régions tropicales d'Afrique de l'Ouest et d'Amérique. En Guyane française, cette espèce, forestière et de savane, est commune et affectionne particulièrement les terrains très humides. Sur ce territoire, notre étude a principalement porté sur des individus poussant dans les régions de Cayenne, de Sinnamary, et de la Piste de St Elie.

L'arbre adulte peut atteindre plusieurs dizaines de mètres de haut, pour un diamètre moyen de 50 à 80 cm (THIEL, 1984). A sa base, le tronc est fréquemment muni de racines échasses et, en conditions pédologiques asphyxiantes, on observe généralement la présence de pneumatophores (OLDEMAN, 1971). Sur ces racines spécialisées, peuvent se développer des complexes réitérés. En savane inondable, un drageonnement abondant a pu être observé et, bien que ceci n'ait pu être étudié précisément, ce mode de multiplication végétative particulier semble jouer un rôle important dans la formation de peuplements monospécifiques dans ce type de milieu.

Les individus de *Symphonia globulifera*, contrairement à ce qui fût décrit dans de précédents travaux (H. O., 1970; OLDEMAN, 1974; H.O.T., 1978), ont un mode de développement conforme au modèle de MASSART.

Cette espèce est très polymorphe et, chez l'arbre adulte, l'absence, la présence ou la plus ou moins grande abondance de la réitération déterminent des ports et des silhouettes de cimes très divers. Afin de simplifier les descriptions qui suivent, nous analyserons dans un premier temps le mode de développement d'individus qui restent conformes à leur modèle initial jusqu'à leur mort avant d'examiner les différentes modalités réitératives de cette espèce. Des modifications quantitatives importantes s'observant suivant que la plante se développe en savane ou en forêt, ces dernières seront notées pour chaque stade de développement.

## 1. Individus conformes à leur modèle initial

La jeune plante de *Symphonia globulifera* se développe à l'ombre du sous-bois.

Elle possède un axe épicotylé (A1) orthotrope monopodial à phyllotaxie opposée décussée et à croissance rythmique. Chaque unité de croissance présente à sa base quelques paires de cataphylles séparées par des entrenœuds courts et, dans sa partie apicale, quelques paires de feuilles assimilatrices simples, entières, séparées par des entrenœuds longs. Lors d'une phase de repos, dont la durée n'a pu être déterminée, l'apex est protégé par les cataphylles.

Le tronc se ramifie dès qu'il atteint 30 à 40 cm de haut.

La ramification est rythmique, et les branches (A2) sont plagiotropes. Elles naissent aux aisselles des 2 ou 4 premières feuilles assimilatrices d'une unité de croissance du tronc et forment des étages superposés. Leurs feuilles sont opposées décussées mais ramenées dans un même plan horizontal par torsion des pétioles et des entrenœuds.

Ces branches ont un développement immédiat. Leur première unité de croissance est constituée d'un unique entrenœud long auquel correspond une paire de feuilles assimilatrices, tandis que les suivantes ont la même structure que celles du tronc.

Sur une plante atteignant 3 à 4 mètres de haut (pl. 27, fig. 1), les branches forment des étages irrégulièrement espacés. Dans la partie basale de l'arbre, les tout premiers étages (2 à 10 suivant les individus) sont constitués par des A2 non ramifiés (pl. 27, fig. 2) qui ont une durée de vie limitée, tandis qu'en position médiane et apicale, les branches sont ramifiées et portent des A3 qui ont les mêmes caractères morphologiques que les A2 (pl. 27, fig. 3).

Le tronc poursuit sa croissance et les branches qu'il porte sont de plus en plus volumineuses. Parallèlement, un ordre de ramification supplémentaire (A4) apparaît. Ces A4 montrent une structure et un mode de développement identiques à ceux décrits pour les deux numéros d'ordre directement inférieurs mais sont plus courts.

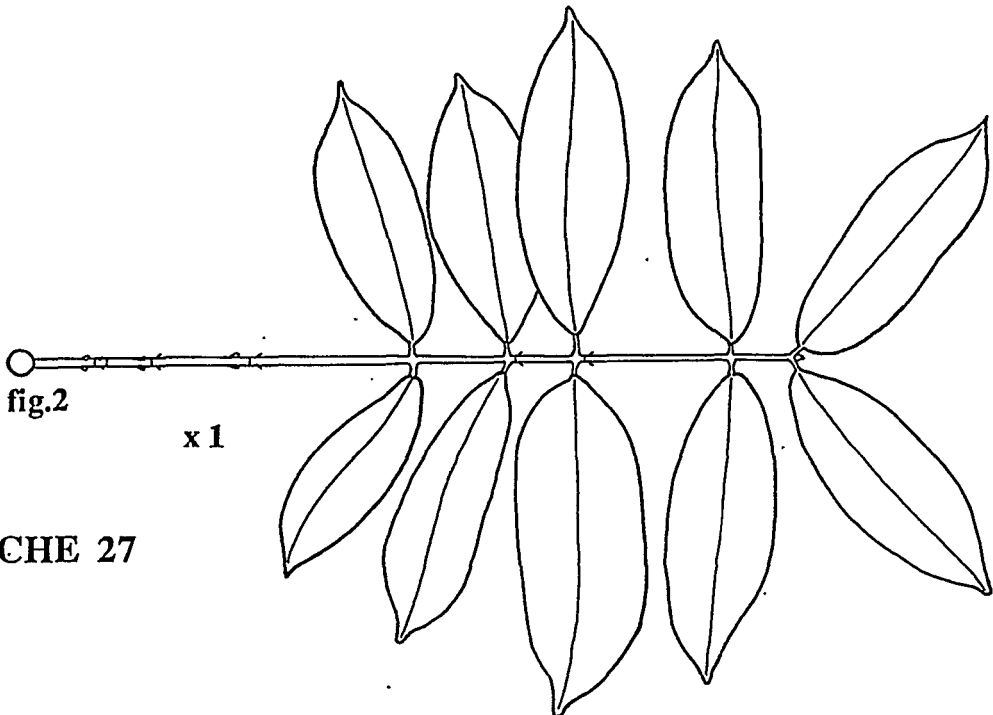
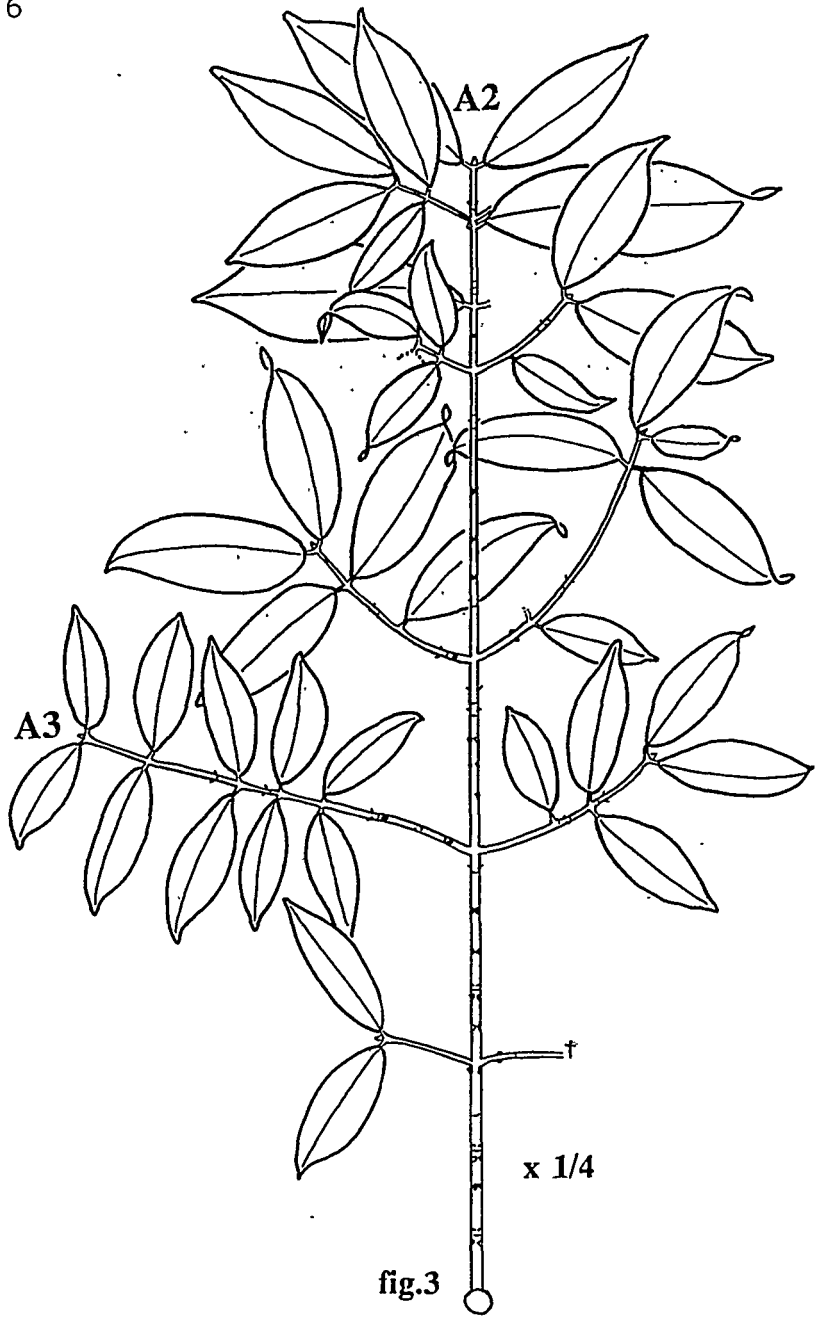
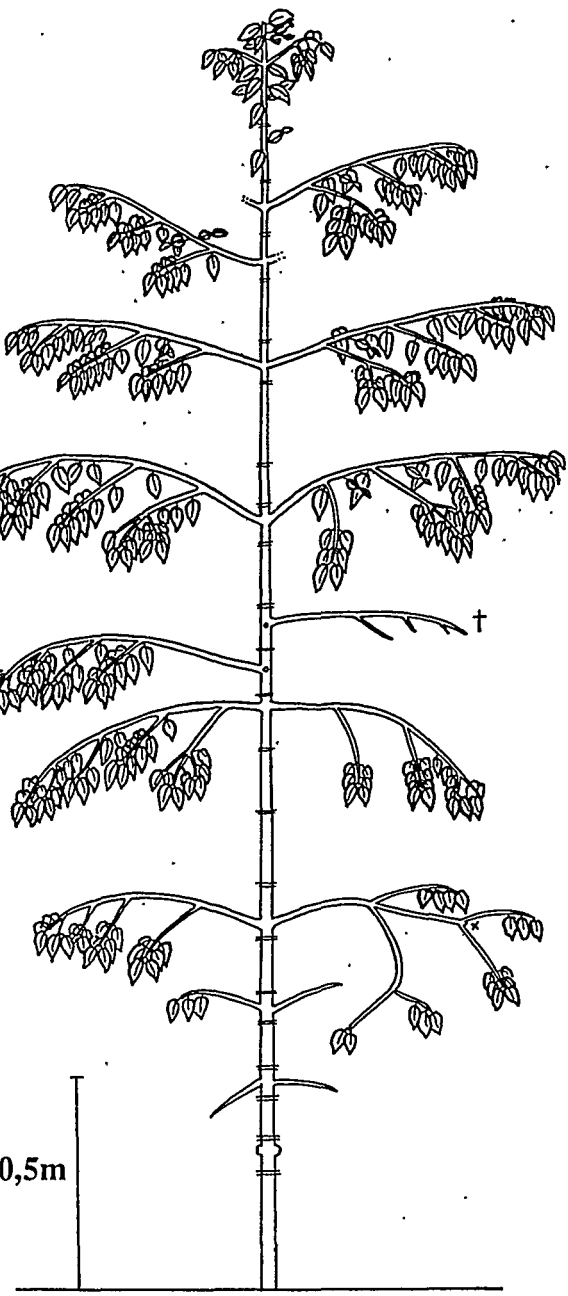


PLANCHE 27

Sur le jeune arbre mesurant 7 à 8 mètres de haut (pl. 28, fig. 1), plusieurs racines échasses sont visibles à la base du tronc qui, dans sa partie apicale, montre une ramification régulière. Les branches latérales quant à elles, montrent une ramification régulière sur les A2 tandis que de nombreuses unités de croissance sont dépourvues de rameaux sur les A3 (pl. 28, fig. 2).

Enfin, sur les axes les plus vigoureux, on note l'apparition d'un ordre de ramification supplémentaire (A5). Ces derniers, rares à ce stade, ont eux aussi un développement immédiat mais restent très courts. Leur première unité de croissance est constituée d'un entrenœud faiblement développé et d'une paire de feuilles assimilatrices. Les unités de croissances suivantes, plus courtes que celles des numéros d'ordre précédemment décrits, portent quelques paires de cataphylles très rapprochées les unes des autres et une ou deux paires de feuilles assimilatrices faiblement espacées.

La croissance de l'arbre se poursuit, sans grandes modifications du port général de la plante. Le tronc forme des branches de plus en plus volumineuses et ramifiées et, d'un étage au suivant, on note une ramification de plus en plus régulière sur tous les numéros d'ordre.

Progressivement, le jeune arbre surcime les arbustes du sous-bois et atteint une strate forestière plus lumineuse. Les axes deviennent plus épais et les feuilles qu'ils portent sont plus coriaces. Les branches latérales, qui sur le très jeune individu semblaient grêles et dont la ramification était éparse, ont un aspect plus robuste et présentent un feuillage plus dense. Les ordres de ramification A2, A3, A4 ont des tailles respectivement décroissantes sur une même branche latérale, à laquelle ils donnent un contour général de forme elliptique. Certains A4, situés sur les premières unités de croissance des A3, donc dans la partie centrale des branches latérales, sont plus courts que les autres et font penser à des rameaux courts. Les A5, quelle que soit leur position, sont de véritables rameaux courts dont les nœuds foliaires sont très rapprochés.

En forêt, c'est à ce stade, alors que les individus de *Symphonia globulifera* mesurent une quinzaine de mètres de haut (fig. 7) qu'apparaissent les premières inflorescences sur les branches latérales basses (fig. 8).

Les inflorescences sont terminales sur les ordres ultimes de ramification (A5 et quelques A4 particuliers situés au centre des branches) qui ont une structure de rameau court. Ces rameaux courts florifères ont une croissance définie à très court terme et leur méristème terminal se transforme en inflorescence dès qu'il a émis 3 à 4 unités de croissance végétative. Par la suite, 1 ou 2 relais présentant une structure identique à celle



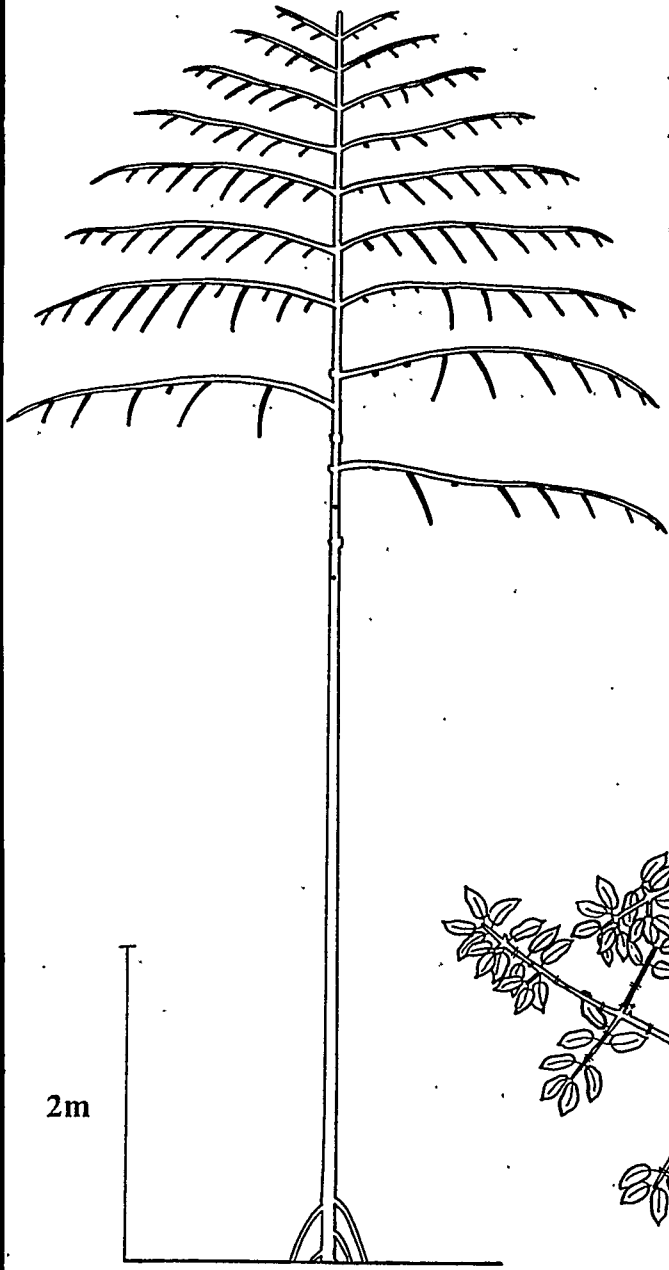


fig.1

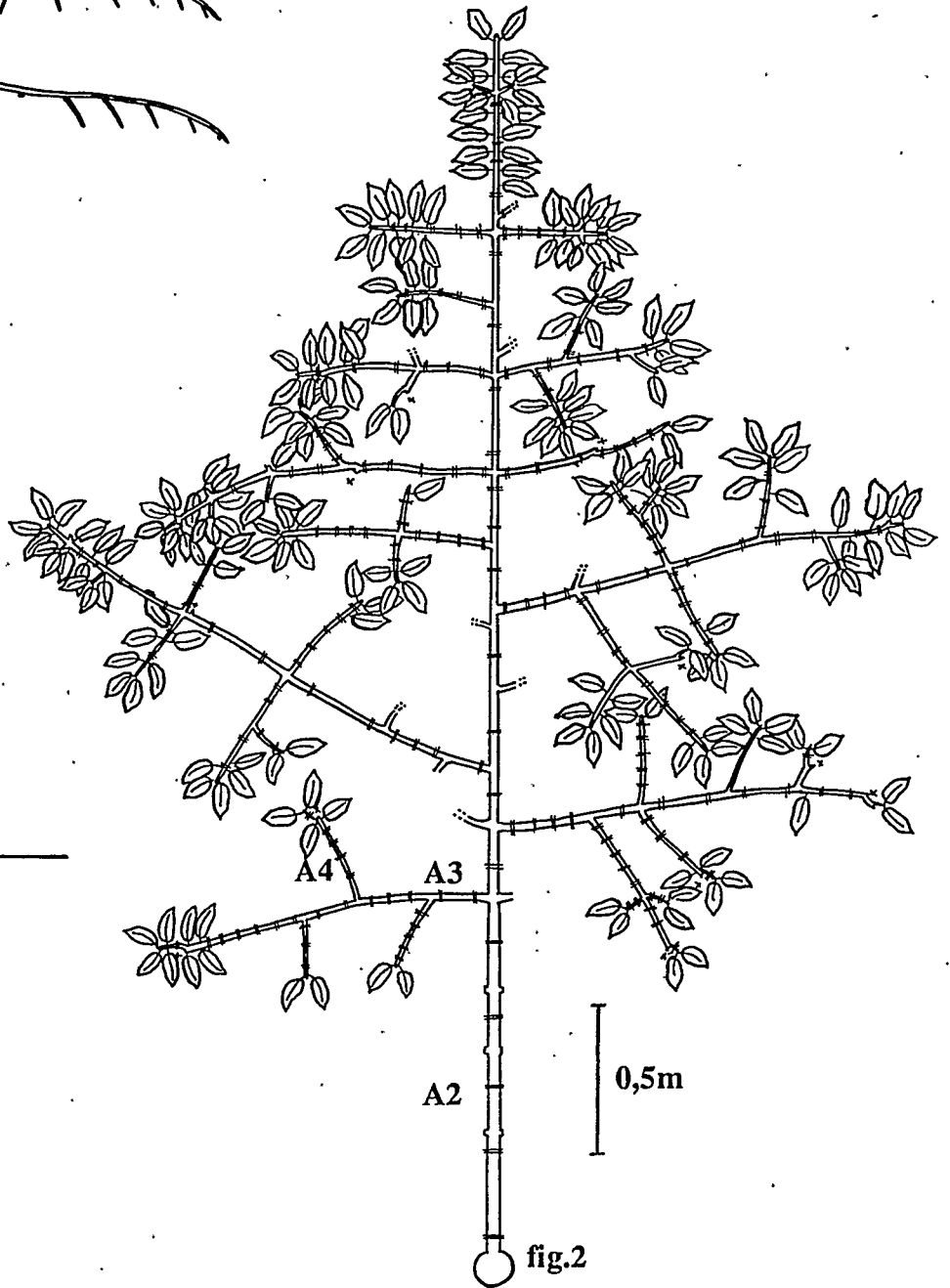


PLANCHE 28

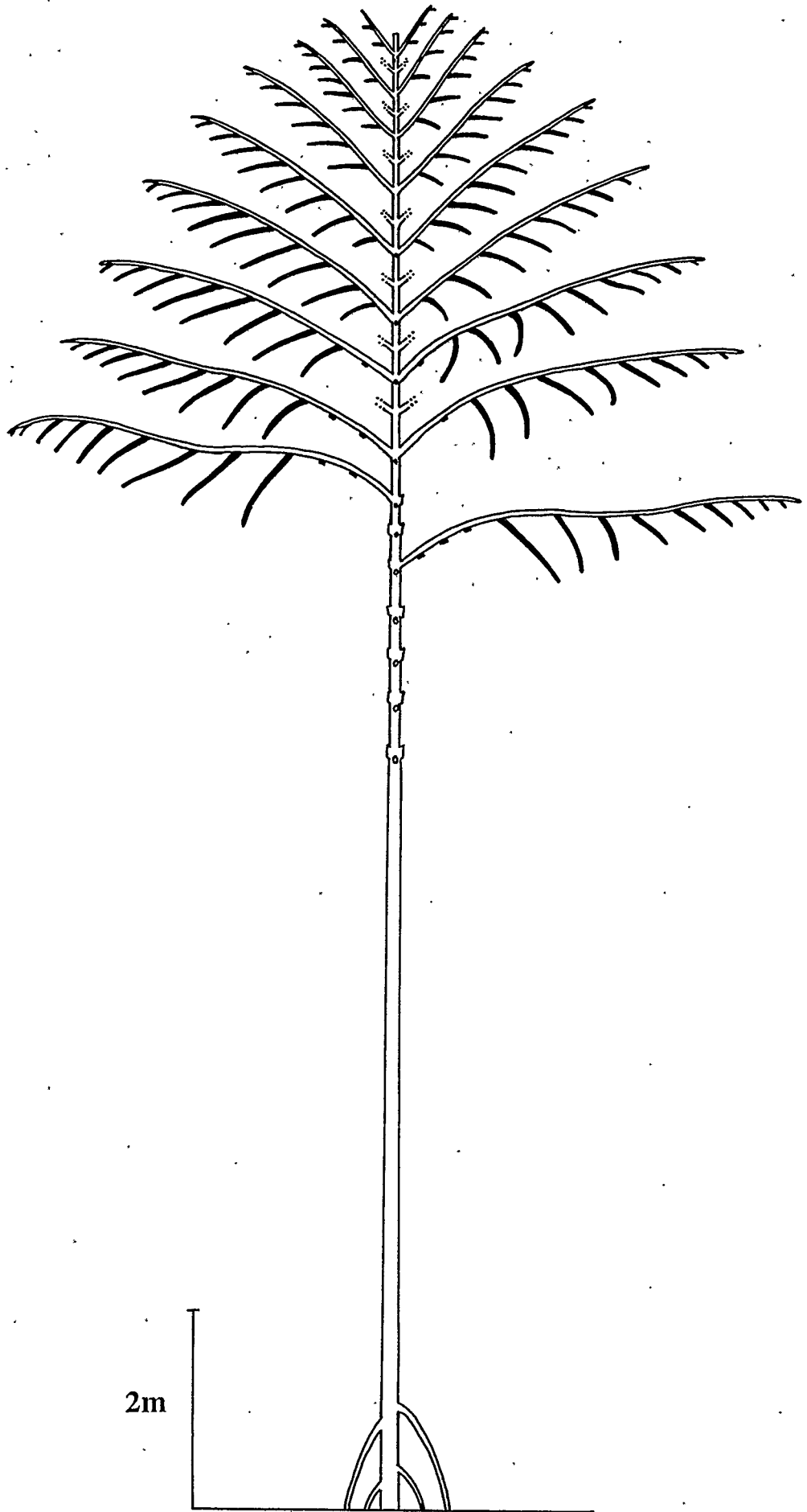


FIGURE 7 : les ordres ultimes A4 et A5 ne sont pas figurés

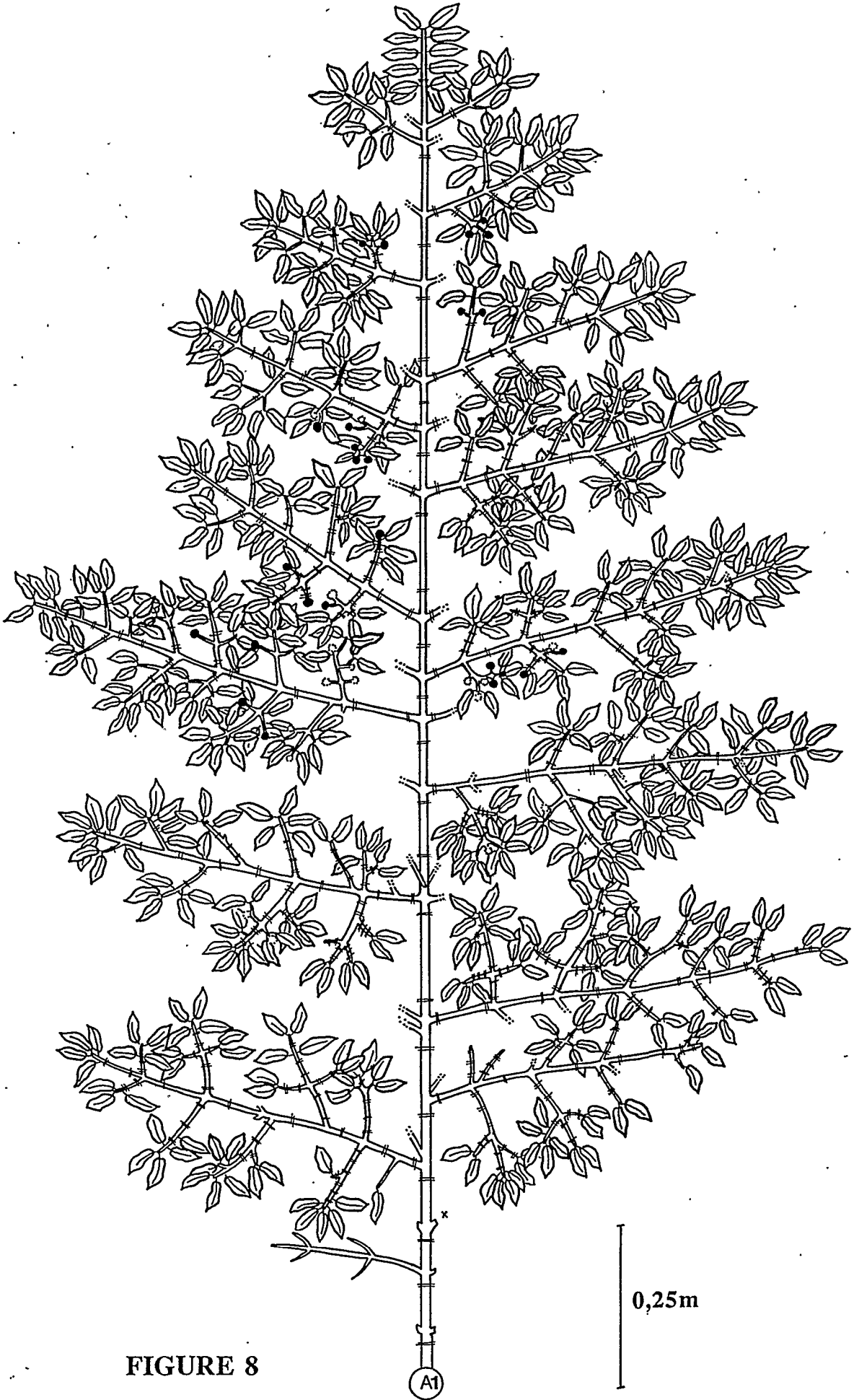


FIGURE 8

des axes qui les portent peuvent se former juste sous l'inflorescence et fleurir à leur tour. Le processus peut se répéter 3 à 4 fois avant que ce sympode ne cesse définitivement de croître.

Lors de l'apparition de la sexualité, la floraison est localisée dans la partie médiane et centrale des branches latérales basses (cf. fig. 8). Elle est peu abondante et n'affecte que quelques rameaux courts portés par les axes les plus vigoureux. Ces rameaux peuvent reflorir, mais généralement, les premières branches florifères s'élaguent alors qu'elles sont essentiellement végétatives. Progressivement, d'un étage au suivant, la floraison se rapproche du tronc. Elle est également plus abondante et, à partir d'un certain rang, les premières inflorescences de chaque branche latérale affectent tous les rameaux courts situés à leur base. A ce stade, les branches latérales, abondamment et régulièrement ramifiées, peuvent atteindre plusieurs mètres de long. Lors d'une vague de floraison, elles développent un grand nombre d'inflorescences terminales qui sont des glomérules de plusieurs fleurs rouge vif assidûment visitées par les colibris. Chaque rameau court, après la transformation de son apex en inflorescence pourra donner 3 à 4 ordres de relais florifères successifs.

L'évolution globale de la zone florifère par rapport à la zone végétative au cours du développement d'une telle branche est schématisée par les figures 1a à 1e de la planche 29:

- lorsque la branche est petite (pl. 29, fig. 1a), les inflorescences sont localisées sur les A5 situés dans sa partie médiane et basale, à une grande distance de la périphérie en croissance,

- progressivement, cette zone florifère devient plus importante et se rapproche de la périphérie (pl. 29, fig. 1b à 1e).

Ce phénomène affecte tous les numéros d'ordre d'autant plus rapidement que leur durée de vie est plus limitée. Sur la branche encore jeune, les A3 les plus anciens ne présentent plus qu'une étroite frange apicale végétative avant de s'élaguer. Le même processus s'étend progressivement à tous les numéros d'ordre et, sur la branche âgée en fin de croissance (cf. pl. 29, fig. 1e), seule une étroite frange périphérique ne produit pas d'inflorescence.

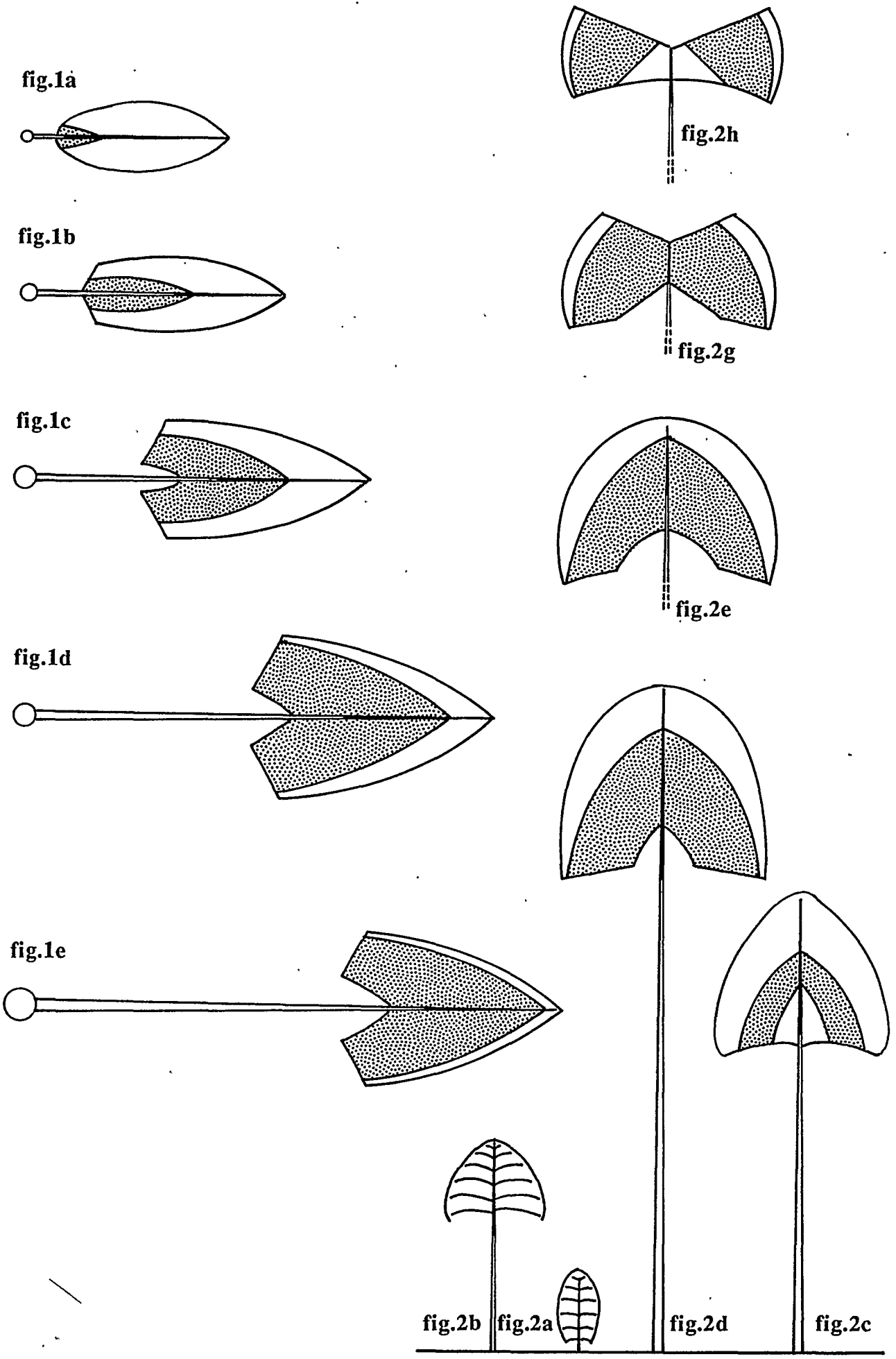
Cette même séquence se répète par la suite d'un étage au suivant et caractérise toutes les branches latérales de l'arbre adulte. Ces dernières peuvent atteindre 7 à 8 mètres de longueur avant de s'élaguer.

Sur l'arbre âgé, le tronc semble moins vigoureux et son diamètre diminue fortement au-dessus de chaque verticille de branches formé. Les branches latérales

croissent plus vite que le tronc et l'arbre perd son port élancé. L'émission des branches étant plus lente et l'élagage se poursuivant, le houppier comporte de moins en moins de branches latérales. Ces dernières, horizontales à obliques forment un houppier tabulaire au sommet d'un long tronc effilé. L'amincissement du tronc s'accroît, et son apex finit par mourir. Les dernières branches formées sont petites mais conservent une structure ramifiée jusqu'à l'ordre 5. Leur séquence de floraison est identique à celle décrite ci-dessus, mais la zone florifère est d'emblée plus proche de la zone périphérique végétative en croissance qu'elle atteint après un nombre très faible de vagues de floraison successives. Suite à la mort de l'apex du tronc, les branches latérales les plus hautes peuvent se redresser quelque peu. L'élagage des branches latérales basses se poursuit, et l'arbre meurt à ce stade. Si l'on considère la séquence de développement à l'échelle de l'individu entier, on note une évolution globale de la zone florifère par rapport à la zone végétative tout à fait comparable à celle analysée pour les branches latérales (pl. 29, fig. 2a à 2g).

\*

L'analyse du mode de croissance à jusqu'ici porté sur des individus de *Symphonia globulifera* situés à l'ombre de la voûte forestière. En savane, sur des individus isolés, on observe une séquence de développement identique, mais la sexualité apparaît sur des plantes plus petites et il n'est pas rare d'observer des arbres de 7 à 8 mètres de haut portant leurs premières inflorescences sur les branches latérales basses. Il est toutefois intéressant de noter ici, que ces dernières montrent le même aspect robuste que les premières branches florifères des arbres de forêt. Leurs axes sont épais, régulièrement ramifiés et portent des feuilles coriaces. L'observation de nombreux individus situés dans des environnements différents, montre que le développement ultérieur de l'arbre dépend aussi amplement des conditions écologiques dans lesquelles il pousse. Néanmoins, les facteurs externes influencent essentiellement les dimensions de l'organisme. Quelles que soient les conditions environnementales (milieu forestier ou savane) tous les individus montrent en effet une séquence d'événements morphogénétiques identique et, en fonction des conditions écologiques plus ou moins contraignantes, seules varient: les dimensions atteintes par les individus aux différents stades de développement, et les dimensions finales de l'arbre adulte. De manière générale, pour un même stade de développement, les arbres de savane, par rapport aux individus de forêt, atteignent des stades architecturaux identiques pour des dimensions plus faibles. La taille définitive de la plante est également plus petite en milieu ouvert (20 à 30 m) qu'en milieu forestier (30 à 45 m).



**PLANCHE 29**

Répartition de la sexualité (en pointillé) au cours de la croissance d'une branche (fig. 1), et de l'arbre (fig. 2)

## 2. Individus réitérés

Dans quelques cas, le mode de développement est en tout point identique à celui que nous venons de décrire, et l'arbre adulte reste conforme à son modèle initial jusqu'à sa mort mais, le plus souvent, si les conditions sont favorables à la croissance, la cime des individus adultes est beaucoup plus complexe et s'édifie par une réitération profuse.

A tous les stades de développement peuvent intervenir des traumatismes. Chez les individus que nous venons d'étudier, cela aboutit à la formation de complexes réitérés totaux (sur le tronc) ou partiels (sur les branches), qui régénèrent de façon parfaite la partie blessée, végétative ou florifère. Sur des individus plus vigoureux, poussant dans de meilleures conditions, la réitération est beaucoup plus complexe et s'effectue selon diverses modalités qui révèlent de très grandes potentialités.

### a. Réitération partielle

Sur les branches latérales, on note fréquemment, suite à un traumatisme, le développement de complexes réitérés proleptiques. Ceux-ci se forment généralement à partir de bourgeons latents situés immédiatement sous le traumatisme. Dans quelques cas, s'il y a cassure de la partie distale d'une branche latérale juste au-dessus d'une zone de ramification, les complexes réitérés peuvent alors provenir de la dédifférenciation de l'apex d'un des rameaux situé juste sous la cassure. Ce dernier acquiert progressivement les caractéristiques du numéro d'ordre qui lui a donné naissance, et régénère la partie manquante.

\*

La mort naturelle de l'apex d'un axe en fin de croissance, que nous avons citée pour le tronc, peut également intervenir sur les branches latérales. Dans ce cas, si l'arbre est suffisamment vigoureux, un complexe réitéré partiel, provenant de la dédifférenciation d'un axe, ou d'un bourgeon latent, peut se mettre en place et prolonge le rameau séquentiel. En général, ce phénomène se signale par un petit décrochement au niveau de l'insertion du complexe réitéré.

Ce mode de réitération est fréquent sur les A2 et les A3. Il peut se répéter et former des branches latérales très volumineuses, longues d'une dizaine de mètres, qui plient sous leur propre poids et aboutissent à un port "pleureur" (pl. 30, fig. 1a).

Tous ces complexes réitérés partiels apparaissant en bout de branche se ramifient jusqu'à l'ordre 5. Lorsque le phénomène se répète, les complexes réitérés successifs sont de plus en plus petits. Ils présentent une séquence de floraison identique à celle du rameau séquentiel mais on note, d'un ordre de réitération au suivant, une zone florifère d'emblée plus proche de sa périphérie en croissance (pl. 30, fig. 1b).

Sur les branches latérales montrant plusieurs ordres de réitération, les derniers complexes réitérés émis, dès la 1ère vague de floraison ne montrent plus qu'une mince frange périphérique végétative.

\*

Dans d'autres cas, au cours du développement des branches séquentielles, on observe une dédifférenciation de certains axes (principalement A3 et A4) appartenant au modèle initial.

Ces axes acquièrent progressivement les caractéristiques des numéros d'ordre qui leurs sont directement inférieurs et forment des complexes réitérés partiels.

Cette réitération adaptative sylleptique par dédifférenciation peut être le fait de quelques rameaux isolés. Chez beaucoup d'arbres toutefois elle se généralise à un grand nombre d'axes d'une même branche latérale, se répète et aboutit alors à une super structure abondamment ramifiée (pl. 30, fig. 2).

La séquence de floraison de ces complexes réitérés est, là aussi, identique à celle des branches séquentielles. Sur une branche latérale très réitérée, on note malgré tout que leur zone florifère est d'emblée d'autant plus proche de leur périphérie, qu'ils se différencient plus loin du tronc, ou à partir de numéros d'ordre de ramification ou de réitération plus élevés.



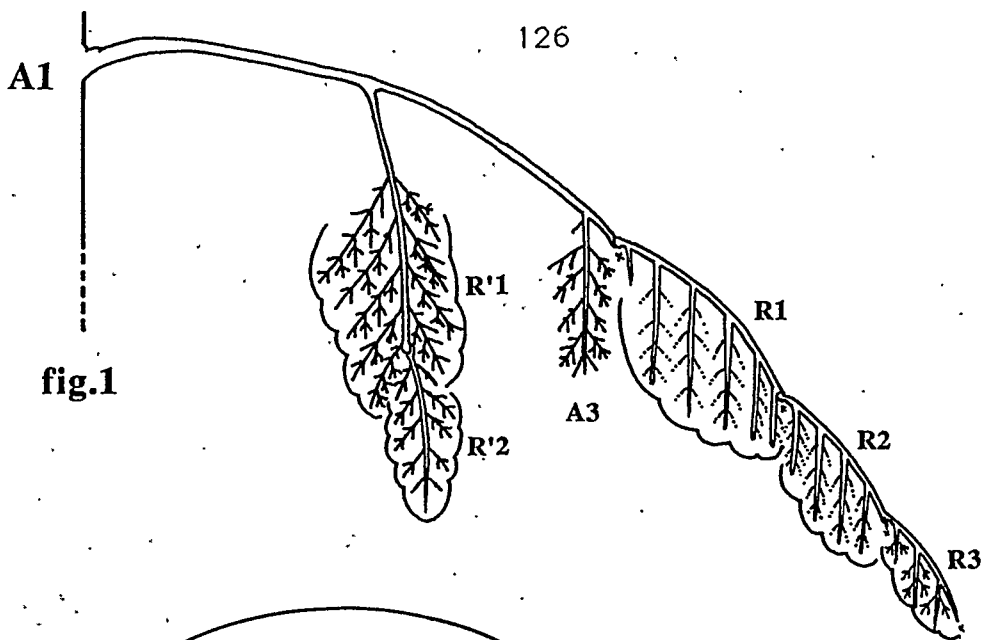


fig.1

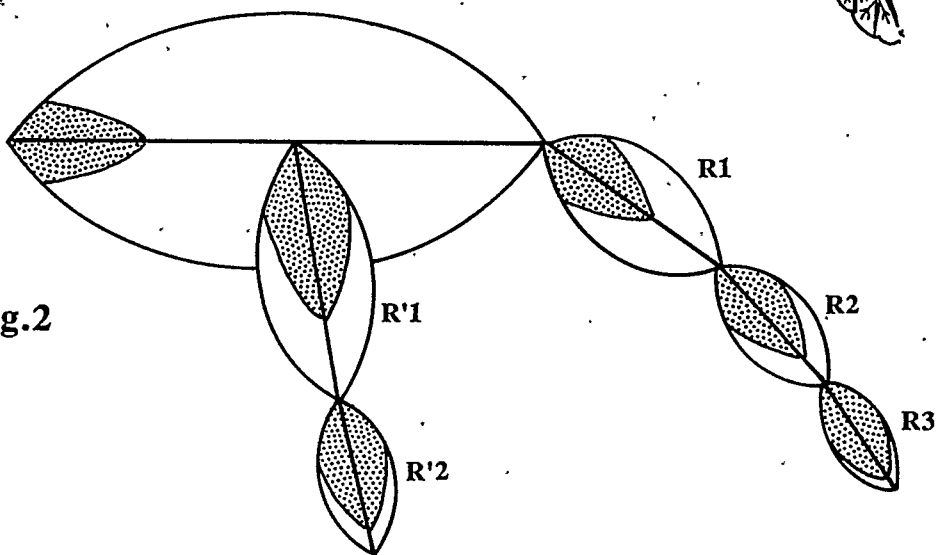


fig.2

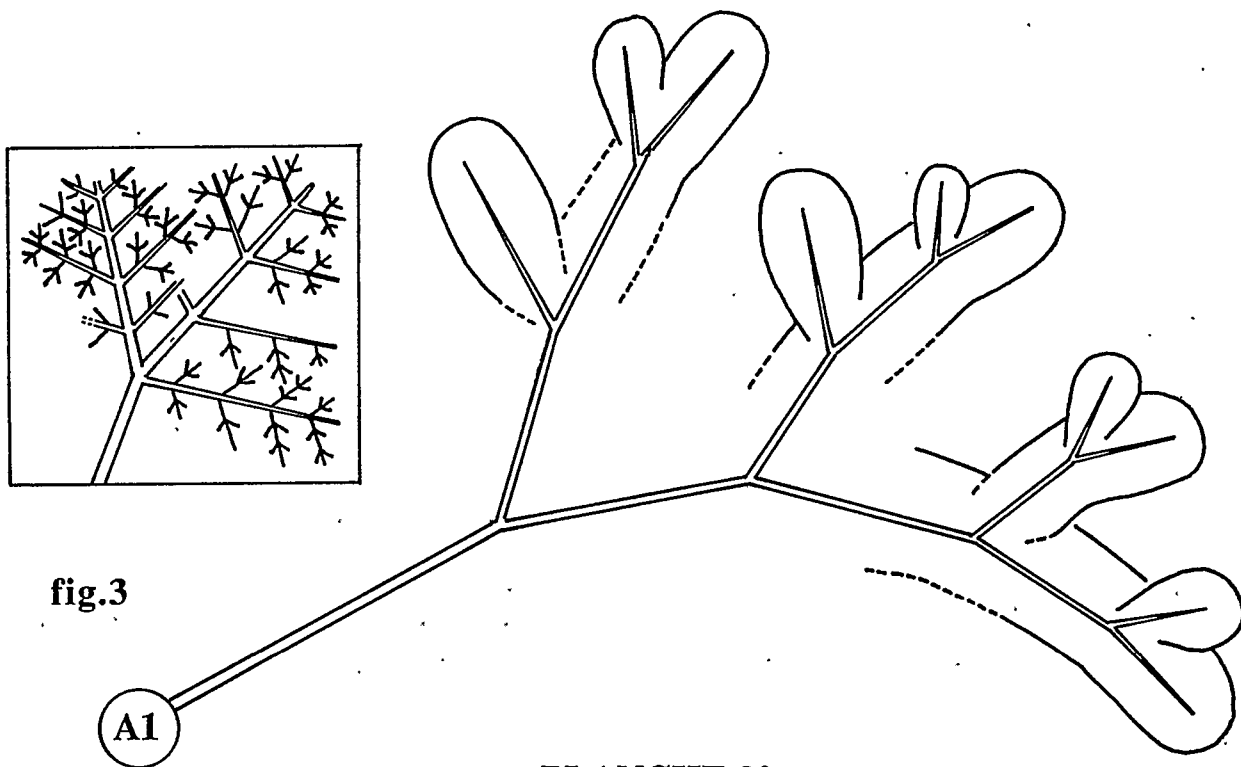


fig.3

### PLANCHE 30

Représentation schématique de la réitération partielle, traumatique (fig. 1 et 2) et adaptative (fig. 3) chez *Symphonia globulifera*. La figure 2 représente la répartition des premières inflorescences (en pointillé) par rapport à la partie périphérique végétative (en blanc) sur une branche réitérée.

## b. Réitération totale

Jusqu'ici, seule la réitération partielle a été analysée, mais l'arbre adulte très souvent montre une cime complexe, édiflée par une réitération totale plus ou moins profuse, qui occupe une localisation précise au sein de la couronne (pl. 31).

- Sur le tronc, quelles que soient les conditions externes et le stade de développement de l'arbre, la réitération aboutit toujours à la duplication totale du modèle architectural.

- Lorsque l'arbre est jeune, (pl. 31, fig. 1) ou s'il est peu vigoureux (pl. 31, fig.2), les branches latérales produisent uniquement des réitérations partielles.

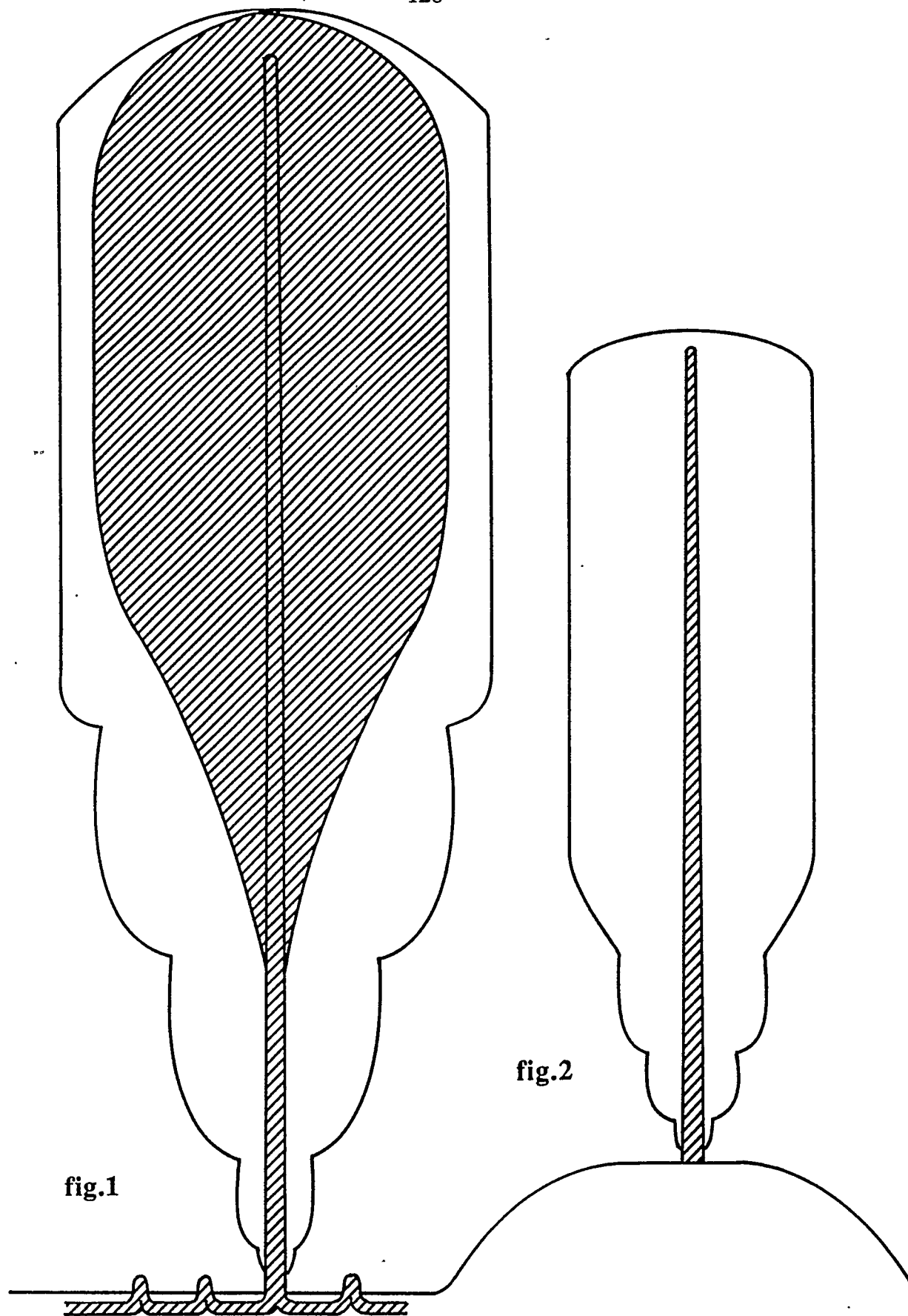
Toutefois, sur les individus vigoureux poussant en conditions favorables, les potentialités réitératives des branches peuvent évoluer au cours de la croissance de l'arbre.

Sur de tels individus on observe en effet, qu'à partir d'un certain stade de développement, des réitérations totales adaptatives ou traumatiques peuvent naître sur les branches à partir de bourgeons latents des A2. Lorsque cette potentialité apparaît, elle est localisée à la base des branches, puis d'un verticille au suivant, des réitérations totales peuvent se développer en position plus distale sur les branches. Enfin, sur les très vieux individus on note à nouveau que seule la partie basale des dernières branches émises peut réitérer totalement.

L'analyse de nombreuses cimes montre ainsi que seule une zone centrale de l'arbre peut produire des complexes réitérés totaux (pl. 31, fig. 1). Tout à la base, cette zone est réduite au tronc. Plus haut sur l'arbre, elle englobe la base des branches latérales et progressivement s'élargit vers leur extrémité avant de se réduire à nouveau vers le sommet de l'arbre. Notons également que cette zone peut être étendue au système racinaire, si l'on englobe les pneumatophores à partir desquels se développent les drageons.

Dans la cime de l'arbre, à l'extérieur de cette zone, les branches latérales produisent uniquement des complexes réitérés partiels.

La taille de la zone centrale où s'observe les potentialités de réitération totale, est directement proportionnelle au développement définitif de l'arbre adulte. Elle est d'autant plus grande que l'arbre atteint un plus grand développement. A l'inverse, sur les arbres qui restent conformes à leur modèle initial toute leur vie et poussent en condition trop sèche pour développer des pneumatophores, seul le tronc conserve la potentialité de produire des complexes réitérés totaux (pl. 31, fig. 2).



### PLANCHE 31

Expression des potentialités réitératives chez *Symphonia globulifera*  
 en conditions favorables (fig. 1), ou défavorables (fig. 2) à la croissance  
 en hachuré: zone de réitération totale - en blanc: zone de réitération partielle

L'analyse de nombreuses cimes montre également, que la structure des complexes réitérés dépend directement de leur position sur l'arbre et traduit un gradient très net le long du tronc et des branches latérales. L'ensemble de nos observations sur l'évolution de l'architecture des complexes réitérés totaux en fonction de leur position, est résumée par la **figure 9**.

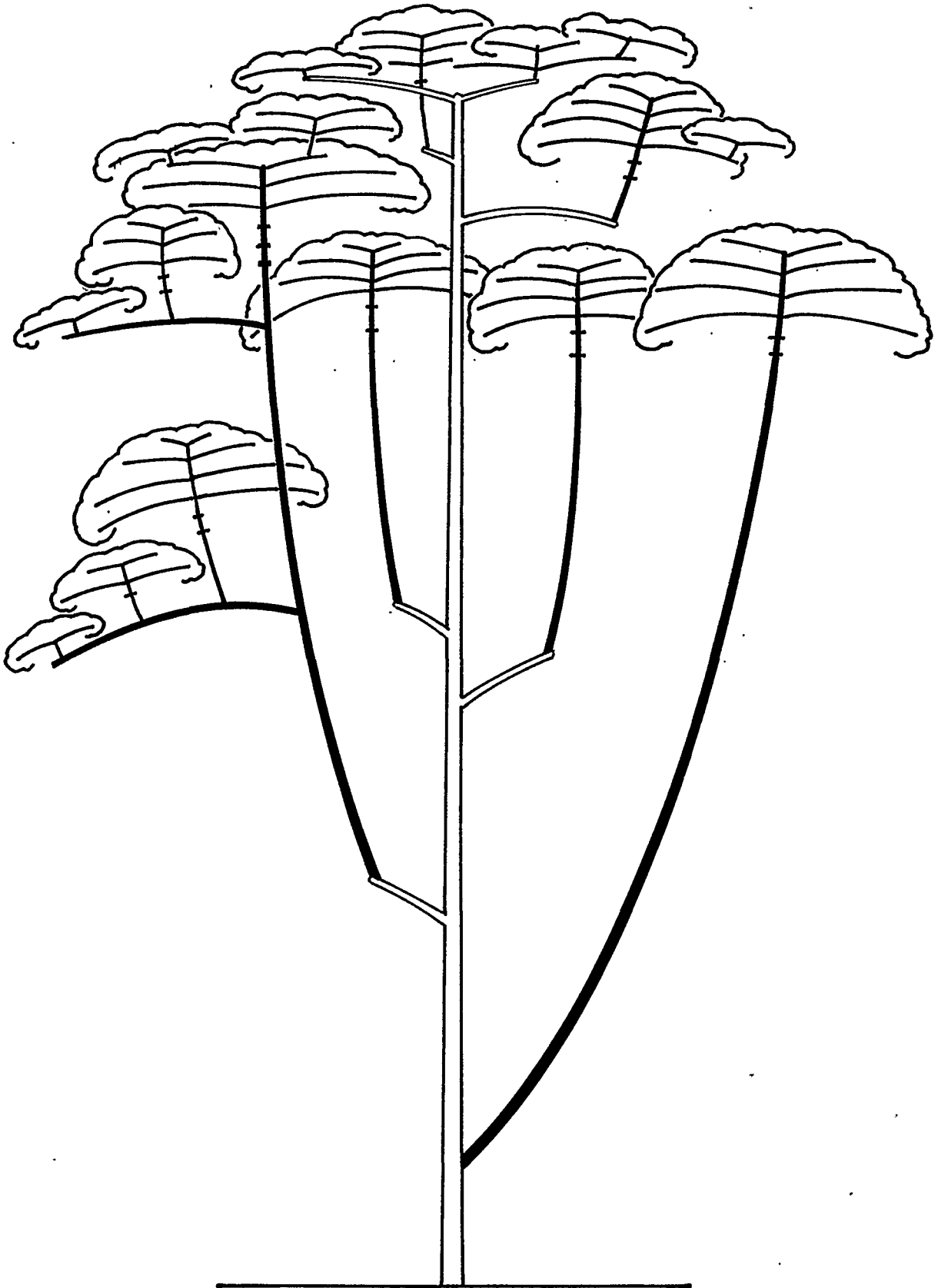
- Lorsque les complexes réitérés totaux naissent à partir des pneumatophores ou tout à la base du tronc, leur développement, leur structure et leur séquence de floraison sont à peu près identiques à ceux déjà décrits pour les individus issus de la germination.

- Lorsque ces complexes réitérés se développent plus haut sur le tronc, ou en position distale sur les branches latérales, c'est-à-dire lorsqu'on passe de la partie basale à la partie apicale et périphérique de la zone regroupant les potentialités de réitération totale, on note une simplification de leur structure qui se traduit par les modifications suivantes :

- . l'apex de leur axe principal meurt de plus en plus tôt, après l'émission d'un nombre d'étages de plus en plus réduit,
- . leur taille définitive est de plus en plus petite,
- . la sexualité apparaît sur des étages de branches insérées de plus en plus bas sur l'axe principal,
- . le nombre de rameaux courts florifères lors de la première floraison d'un complexe réitéré est de plus en plus grand et la zone florifère d'une branche latérale est d'emblée plus proche de la zone périphérique en croissance.

Dans la partie haute et périphérique des arbres âgés en fin de croissance, la réduction de taille ainsi que la précocité et l'abondance de la floraison sont extrêmes et les complexes réitérés totaux les plus périphériques ont une structure très simple: ils sont constitués d'un tronc très court ne dépassant pas quelques centimètres de haut et dont l'apex meurt dès l'émission du premier étage de branches latérales. Ces dernières sont ramifiées jusqu'à l'ordre 5 et montrent, dès leur première floraison, une très forte proportion de rameaux courts florifères. Dans quelques cas, ces petits complexes réitérés périphériques peuvent atteindre un assez grand développement par la formation de complexes réitérés partiels sur les branches latérales de l'unique verticille.

Sur certains arbres, peuvent se former plusieurs ordres de réitération totale. On note alors, au niveau d'un complexe réitéré les mêmes gradients que ceux observés sur l'individu conforme à son modèle initial et la floraison est de plus en plus "précoce" d'un ordre de réitération au suivant.



**FIGURE 9**

Architecture des complexes réitérés (en noir) en fonction de leur position sur l'arbre chez *Symphonia globulifera*

*Amphirrhox surinamensis* Eichl.

VIOLACEAE

(Herbier BD 183 - Guyane française)

*Amphirrhox surinamensis* est un arbuste du sous-bois forestier qui peut atteindre 6 à 7 mètres de haut. Les individus de cette espèce sont fréquents sur les pentes et les crêtes, mais semblent éviter les sols hydromorphes des bas-fonds inondables, au moins sur le site d'étude (piste de St Elie).

Au sein d'un même peuplement, cette espèce montre une grande variabilité et, suivant les individus, les différentes étapes architecturales peuvent apparaître plus ou moins tôt. La séquence d'apparition des inflorescences, traduite par des modifications structurales précises, peut être plus ou moins étalée, et certaines manifestations de la sexualité peuvent être plus ou moins tardives suivant les individus. Néanmoins, l'étude de plusieurs dizaines de plantes, à des stades de développement variés, permet de dégager une séquence d'événements commune à tous les individus et, la variabilité observée paraît davantage liée à des vitesses d'expression différentes d'un même processus de croissance et de floraison. Bien qu'une étude précise de la phénologie de cette espèce reste à faire, des observations personnelles au cours de deux missions couvrant tous les mois de l'année à l'exception de juin, juillet, août, semblent indiquer une absence de saisonnalité dans la floraison d'*Amphirrhox surinamensis* et, tout au long de l'année, il est toujours possible d'observer au moins quelques individus en fleurs (PREVOST, comm. pers.).

Le mode de développement des individus de cette espèce est conforme au modèle de MASSART.

La jeune plante issue de la germination possède une tige (A1), orthotrope, monopodiale à croissance rythmique. A son sommet, on observe un bouquet de feuilles simples, alternes, disposées en spirale suivant un indice phyllotaxique de 2/5. Chaque unité de croissance présente à sa base un grand nombre de cataphylles séparées par des entrenœuds très courts ou des feuilles assimilatrices fugaces à limbe réduit. Plus rarement, la base de ces unités forme des entrenœuds courts séparant des feuilles assimilatrices fugaces à limbe réduit. La partie apicale de toutes les unités de croissance présente quant à elle, dans tous les cas, des feuilles assimilatrices persistantes à limbe bien développé. Le système racinaire est formé d'un pivot épais muni de quelques racines latérales.

La ramification est rythmique, et, sur la plante un peu plus âgée (pl. 32, fig. 1), les branches (A2) se développent dans une zone proche d'un arrêt de croissance du tronc; le plus souvent juste au-dessus, mais parfois légèrement au-dessous. Ces A2, obliques à horizontaux, ont toujours un développement retardé et présentent à leur base une zone de cataphylles très rapprochées les unes des autres. Leur croissance est rythmique et la structure des unités de croissance est identique à celle décrite pour le tronc. Comme sur l'axe épicotylé, la phyllotaxie est spiralée, mais sur ces branches plagiotropes, les limbes des feuilles assimilatrices sont secondairement ramenés dans un même plan par torsion des pétioles. Ces branches forment des étages plus ou moins nets, et n'apparaissent pas sur toutes les unités de croissance du tronc. A ce stade, le pivot forme très souvent un coude juste sous la surface du sol. Il porte des racines latérales grêles et ramifiées.

La plante grandit et, progressivement, les branches latérales les plus basses, grêles et peu ou pas ramifiées, tendent à s'élaguer. Dans la couronne du jeune arbuste (pl. 32, fig. 2), des A3 se développent à la base de certaines unités de croissance des A2. Ils montrent les mêmes caractères morphologiques que les axes qui les portent mais sont plus courts. Leur développement peut être très retardé et synchrone ou non avec celui des A2 ou du tronc. De manière générale, si l'on considère tous les numéros d'ordres d'un même individu, quel que soit son âge, la croissance n'affecte jamais tous les axes en même temps, mais quelques uns seulement, des A2 et des A3 nouveaux pouvant se former à chaque reprise de croissance, que celle-ci affecte le tronc ou non.

C'est à ce stade, et pour des individus de taille variable qu'apparaissent les premières inflorescences terminales sur les ordre ultimes de ramification (A3) (pl. 32, fig. 3).

A la base de ces inflorescences, des entrenœuds très courts séparent un grand nombre de cataphylles dont chacune axille un bourgeon latent puis, dans la partie distale chaque unité de croissance inflorescentielle se termine par une grappe courte de plusieurs fleurs blanches tubulaires.

Lors de la reprise de croissance végétative, peuvent se former, à partir de ces A3 florifères 1 ou plus rarement 2 relais plagiotropes sous l'inflorescence terminale. Ces relais peuvent alors se développer à l'aisselle, soit des dernières feuilles assimilatrices du rameau, soit des cataphylles situées à la base des inflorescences. Sur ces relais plagiotropes, le méristème terminal se transforme à son tour en inflorescence après avoir émis une ou deux unités de croissance feuillées.

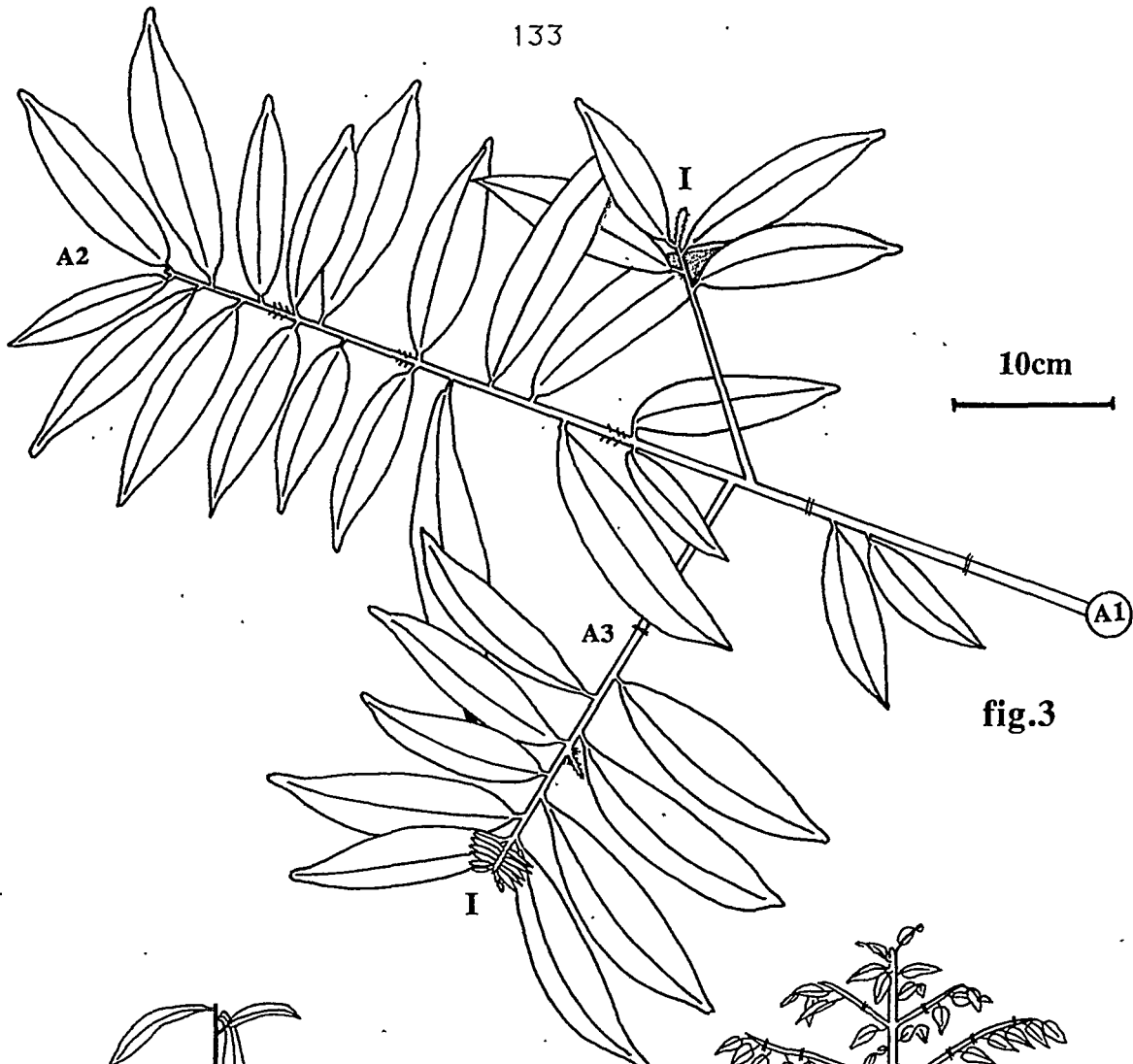


fig.3

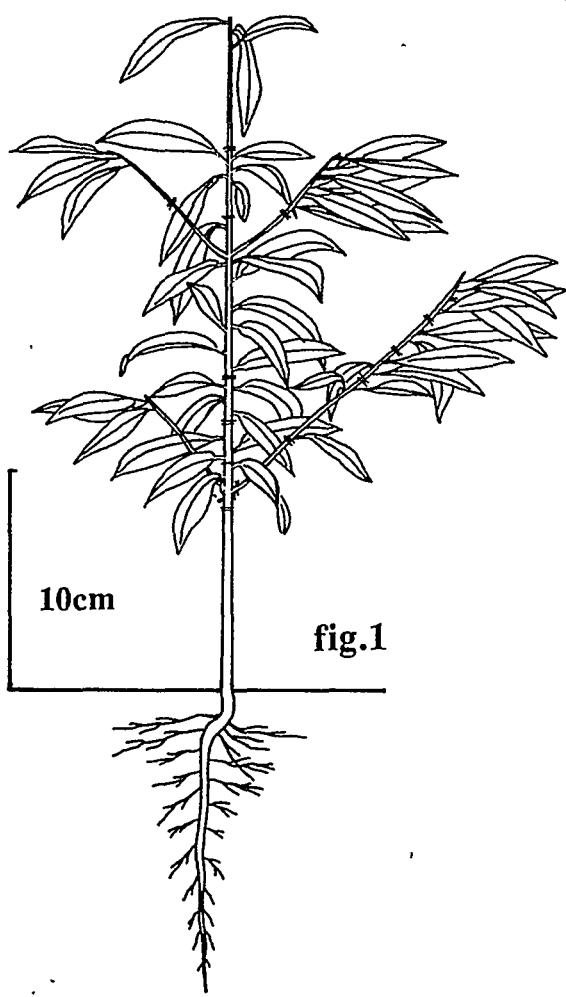


fig.1

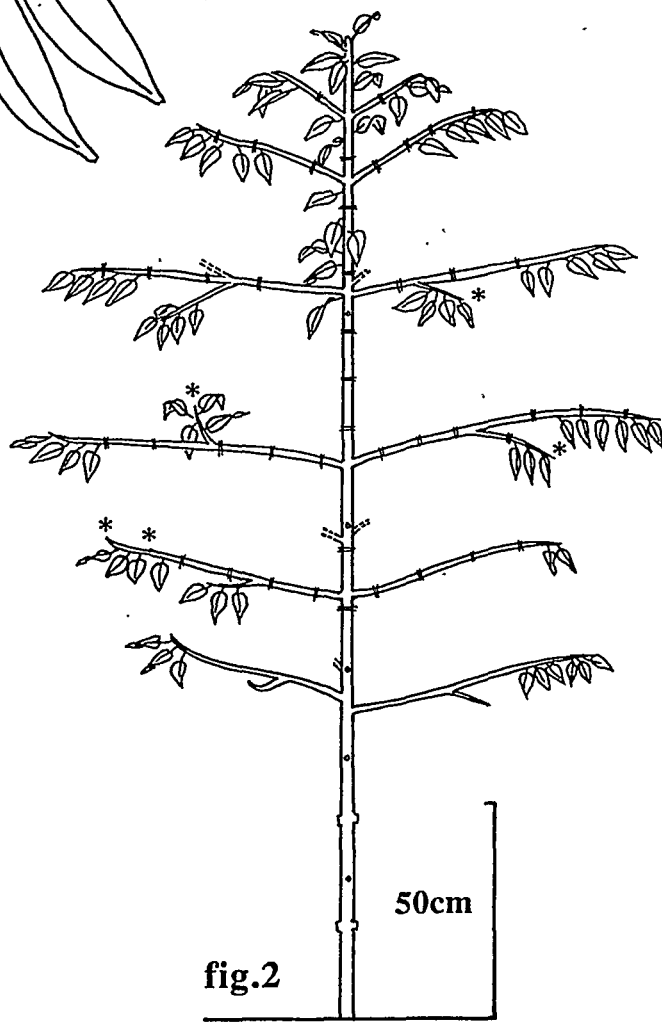


fig.2

**PLANCHE 32**  
(Les\*représentent la position de la sexualité)



Dans certains cas, lors d'une floraison ultérieure, des inflorescences de renfort peuvent se former à l'aisselle des cataphylles situées à la base des inflorescences terminales ayant déjà fleuries. On a alors une succession sympodiale de rameaux courts florifères à l'extrémité des axes feuillés. Bien que le déterminisme du devenir, inflorescentiel ou végétatif, des aisselles de ces cataphylles situées à la base des inflorescences n'ait pu être entièrement élucidé, il semble que les successions de rameaux courts inflorescentiels en bout de branche apparaissent préférentiellement lorsque les axes porteurs sont grêles, peu vigoureux ou en fin de croissance.

Progressivement, sur une branche latérale donnée, et globalement au niveau de l'individu, la floraison qui jusque-là était l'unique fait des A3 affecte également les A2.

Sur une branche latérale ramifiée, la floraison des A2 peut être très retardée, ou pratiquement simultanée de celle des A3. Là aussi, le décalage entre la floraison des deux numéros d'ordre d'une même branche semble lié à la vigueur des axes:

- lorsque les A2 sont très vigoureux, ils se ramifient abondamment et restent végétatifs très longtemps, alors que les A3 ont déjà fleuris et se sont eux-mêmes ramifiés,

- si un A2 est plus grêle, il se ramifie très peu et fleurit après avoir émis un nombre restreint d'unités de croissance feuillées. Dans certains cas, rares chez l'individu jeune, on observe même certains A2 dont l'apex peut se transformer en inflorescence avant de s'être ramifié.

Les inflorescences terminales des A2 ont la même structure que celle décrite précédemment, mais se développent après l'émission par ces A2 d'un nombre d'unités de croissance feuillées plus important que celui qui s'observe sur les A3. Comme précédemment, des relais de croissance florifères peuvent se développer dans la partie distale de ces A2, sous leur inflorescence terminale. Plus fréquemment, sur les A2, qu'ils aient ou non fleuris, de petits axes feuillés à développement très retardé peuvent se former à tout moment. Ils sont en général assez courts, et leur apex se transforme en inflorescence dès qu'il a formé une unité de croissance feuillée. Sur certains individus, ces rameaux proleptiques peuvent être abondants et participer de façon non négligeable à l'assimilation chlorophyllienne de la plante en apparaissant dans les zones défeuillées du végétal.

Pour chaque individu, la floraison n'affecte que quelques axes à la fois et, comme pour la croissance végétative, ne concerne jamais de façon simultanée tous les rameaux de la plante. Chez le jeune arbuste, peu d'axes fleurissent en même temps et la plante globalement produit peu d'inflorescences à chaque floraison.

Le tronc s'élève et porte des branches latérales de plus en plus développées. A sa base, les ramifications les plus anciennes s'élaguent. A un certain stade de développement, on note tout à la base du tronc, à quelques centimètres au-dessus du sol, la formation de petits axes feuillés plagiotropes (pl. 33, fig. 1a). Ces rameaux proleptiques peuvent apparaître sur des individus d'âge, de taille et de port très différents. Dans de rares cas, la formation de ces axes feuillés à la base du tronc est très précoce et se manifeste sur de jeunes individus, peu ramifiés, peu élevés et n'ayant produit qu'un nombre faible de ramifications séquentielles. Mais, en règle générale, ils apparaissent lorsque la plante forme un petit arbuste haut de 2,5 à 3,5 mètres, largement ramifié, et dont la couronne a déjà épanoui plusieurs fleurs sur ses rameaux latéraux (A3 puis A2). Ces petits rameaux plagiotropes présentent, lors de leur émission, la même structure que les A2 séquentiels de la couronne (pl. 33, fig. 1b). Ils restent cependant plus courts et leurs méristèmes édificateurs se transforment en inflorescence dès qu'ils ont formé 2 à 3 unités de croissance végétatives feuillées.

Dans les stades qui suivent, les individus d'*Amphirrhox surinamensis* montrent une très grande variabilité et des événements identiques peuvent apparaître sur des plantes montrant des tailles, des degrés de ramification, et des ports très différents. Toutefois, l'analyse de plusieurs dizaines d'individus et l'étude comparée de leur séquence de floraison au niveau de la couronne par rapport à la base du tronc, révèle un enchaînement global des phases successives commun à l'espèce.

Le développement de la plante se poursuit, et, à la base du tronc, les axes proleptiques feuillés et florifères apparaissent en plus grand nombre et, bien que restant groupés près du sol, tendent à occuper une plus grande hauteur (pl. 33, fig. 2). Quand ils ont fleuri, ils peuvent se ramifier et forment alors des relais acrotones qui fleurissent eux-mêmes terminalement dès qu'ils ont émis une unité de croissance feuillée.

Progressivement, les nouveaux rameaux qui apparaissent sur le tronc ont tendance à fleurir plus tôt et à être plus courts. Leur apex se transforme en inflorescence après avoir émis seulement 2 puis 1 unité de croissance feuillée. En quelques points, des inflorescences peuvent même se développer directement sur le tronc.

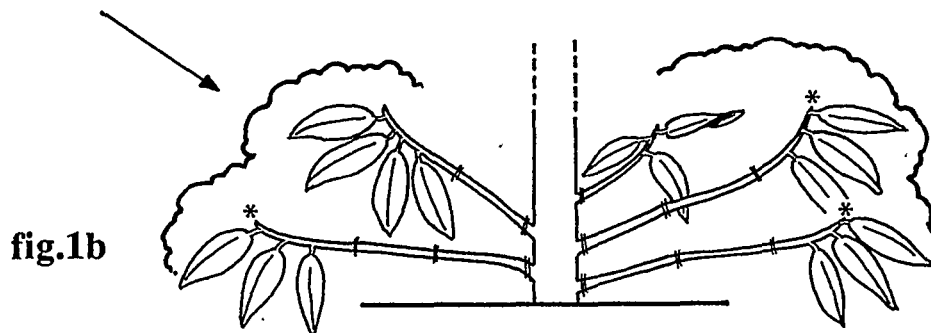
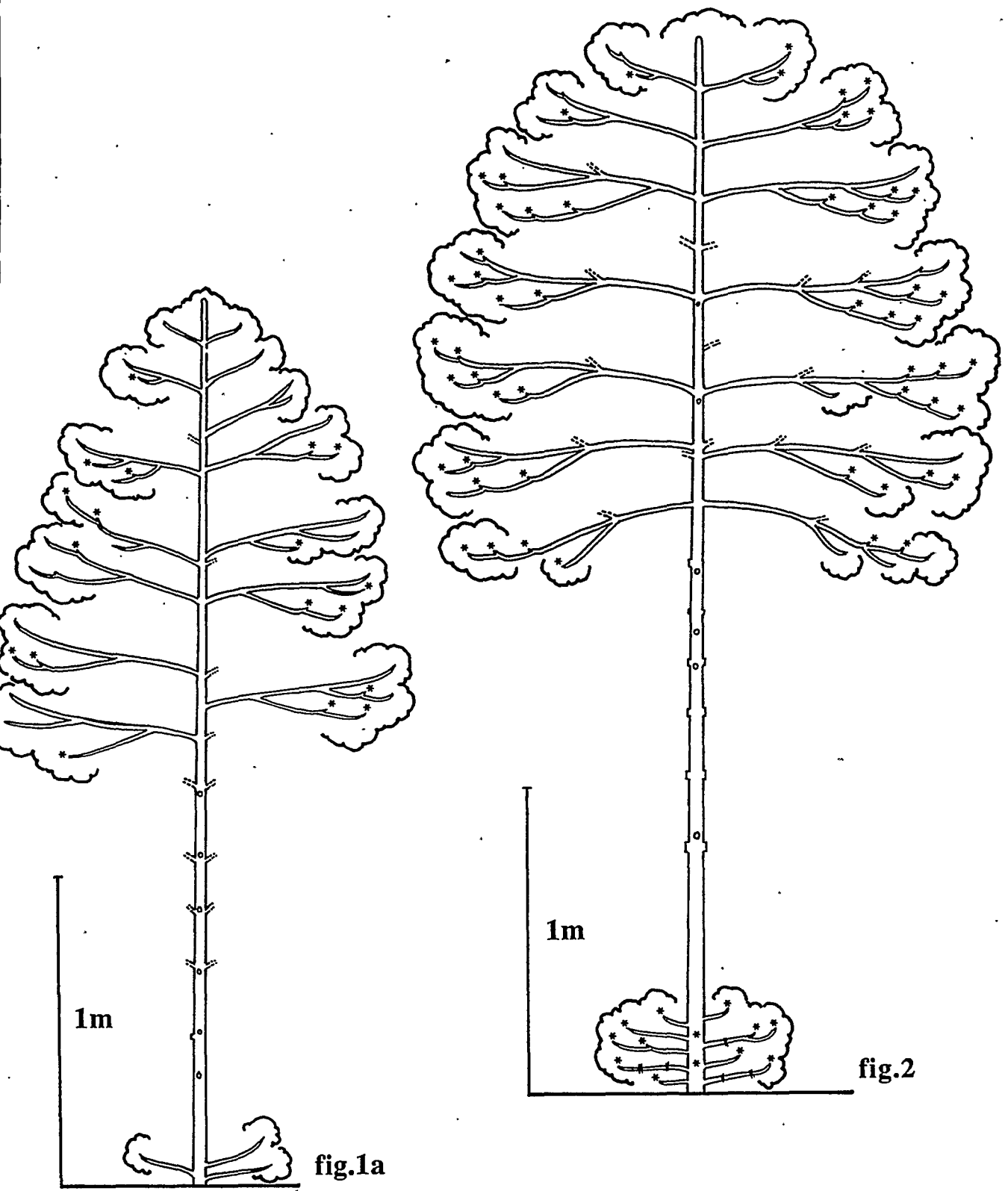


PLANCHE 33

(Les\*représentent la position de la sexualité)

Sur les individus plus âgés, la floraison est de plus en plus abondante, et affecte de plus en plus d'axes en même temps. Sur le tronc, la progression basifuge des rameaux courts florifères s'accroît (pl. 34, fig. 1). Dans sa partie basale et médiane on observe un mélange de rameaux proleptiques sympodiaux florifères, et d'inflorescences naissant directement sur le tronc. A ce stade, les rameaux feuillés, pour la plupart, ne présentent plus qu'une unité de croissance feuillée sous l'inflorescence et, progressivement, les cas de cauliflorie sont plus nombreux.

Parallèlement, la couronne apicale de l'arbre continue à se ramifier, à croître et à fleurir. La floraison affecte de plus en plus d'axes et a tendance à apparaître de plus en plus tôt (après un nombre d'unités de croissance feuillées de plus en plus faible). La structure de ces branches latérales devient entièrement sympodiale. Sur les plus vigoureuses (pl. 34, fig. 2) certains A3 se développent considérablement et forment des complexes réitérés partiels en acquérant une structure d'A2 (A'2). Ces branches ont un grand développement. Elles montrent une grande surface assimilatrice et une floraison abondante.

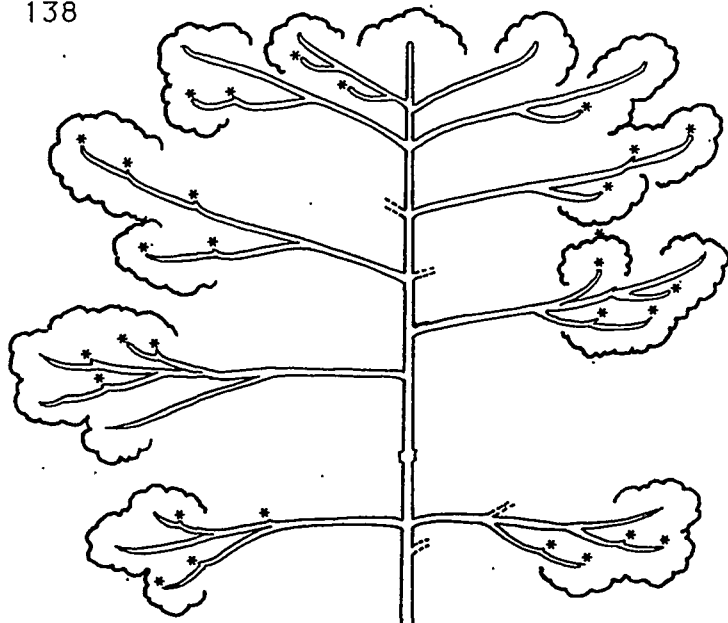


fig.1

(Les \* représentent la position de la sexualité)

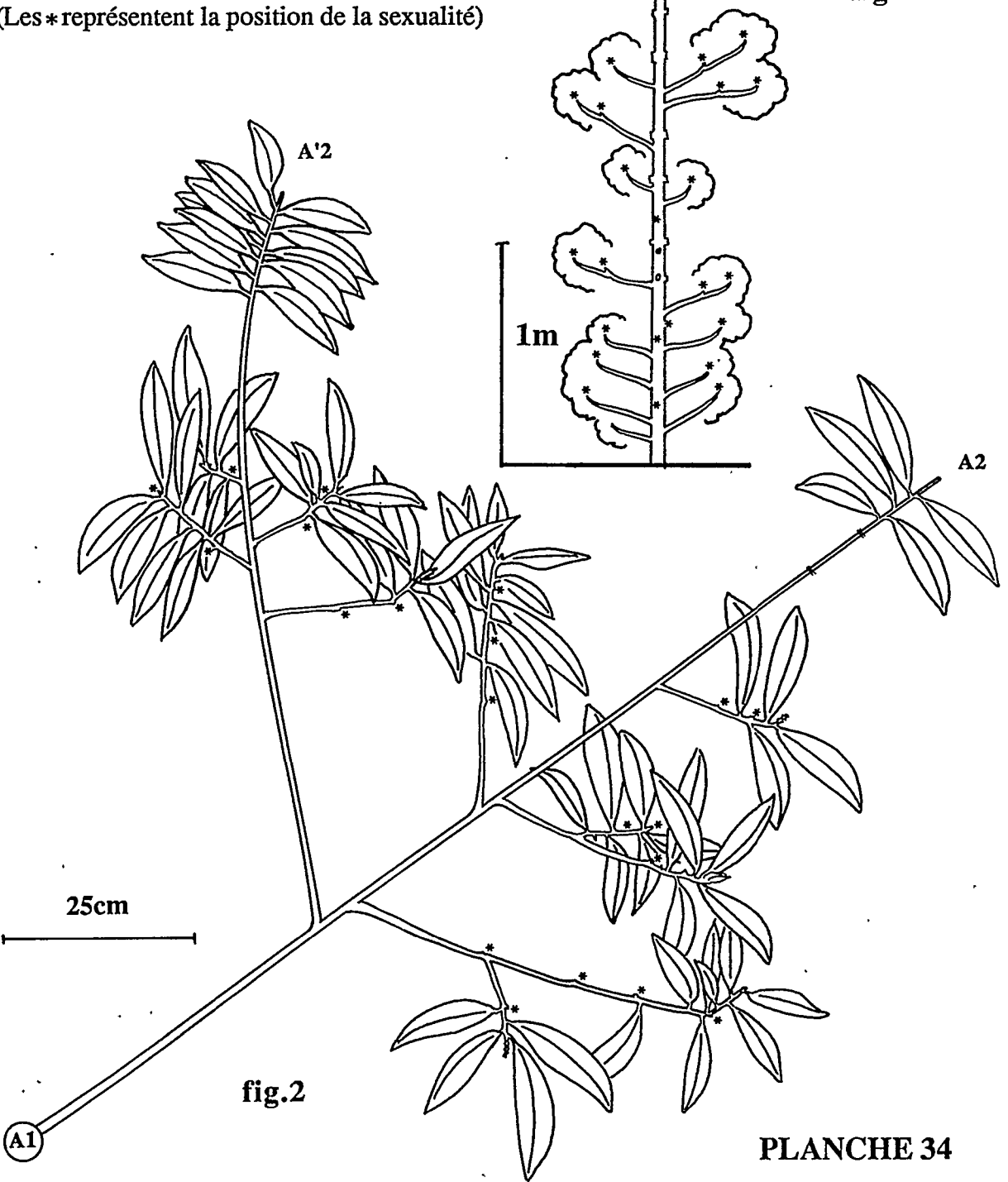


fig.2

Sur les plus vieux arbustes la floraison affecte la totalité de l'individu (pl. 35, fig. 1).

A la base de l'axe principal, par succession sympodiale d'inflorescences à partir des cataphylles basales des rameaux courts, des coussinets de cauliflorie se forment et deviennent assez volumineux. En outre, la cauliflorie devient dominante et envahit le tronc sur la quasi-totalité de sa hauteur.

Au niveau de la couronne, les branches latérales fleurissent de plus en plus tôt et acquièrent une structure entièrement modulaire, les A2 fleurissant terminalement avant de s'être ramifiés. La transformation de leur apex en unité de croissance courte florifère est rapide, et s'effectue dès qu'ils ont formés au maximum 2 ou 3 unités de croissance feuillées. La croissance ultérieure du rameau (pl. 35, fig. 2) est assurée par des relais acrotones formés juste sous l'inflorescence le plus souvent à partir des dernières feuilles assimilatrices de l'unité de croissance feuillée la plus distale.

En général, un seul relais se développe. Il se place dans le prolongement du module précédent et la branche a une physionomie monopodiale. Ce relais fleurit et se ramifie terminalement à son tour. Chaque branche est ainsi constituée d'une succession rectiligne d'axes feuillés à floraison terminale. La floraison est de plus en plus précoce. Dès la 2ème ou 3ème ramification, les modules ont tous une structure identique et ne forment qu'une unité de croissance feuillée avant de fleurir terminalement. Sur ce rameau sympodial principal, de petits axes feuillés proleptiques (A'2) peuvent se développer à l'aisselle des feuilles assimilatrices présentes ou tombées. Ils fleurissent eux-aussi dès la 1ère ou 2ème unité de croissance feuillée. S'ils se ramifient, les relais formés fleurissent alors dès la première unité de croissance feuillée.

Ainsi, la périphérie de la couronne, sur les individus les plus âgés montre une succession de modules courts, identiques, formés d'une seule unité de croissance feuillée à floraison terminale.

A la base des unités de croissance florifères terminales, très fréquemment d'autres inflorescences s'épanouissent à l'aisselle des cataphylles. Ces inflorescences successives qui étaient peu fréquentes chez le jeune arbuste tendent à se généraliser sur tous les axes feuillés en fin de croissance.

De la même façon, sur la plante âgée, des rameaux courts florifères proleptiques apparaissent très fréquemment aux aisselles foliaires des modules. Ces inflorescences peuvent naître à l'aisselle de feuilles assimilatrices encore présentes, mais plus fréquemment se forment aux aisselles d'anciennes feuilles tombées, dans la partie défeuillée, et la ramiflorie affecte toute la couronne.

fig.1

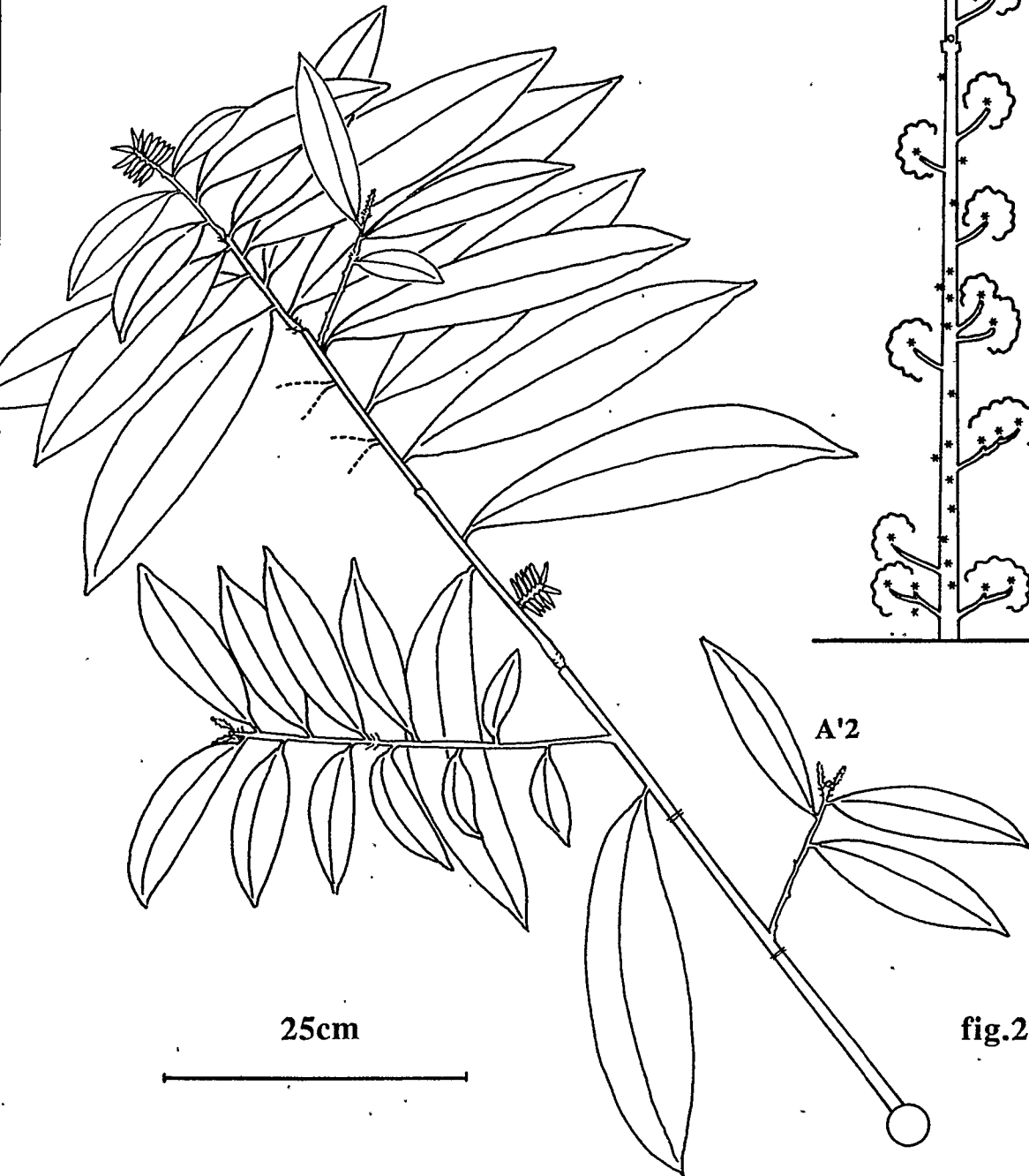
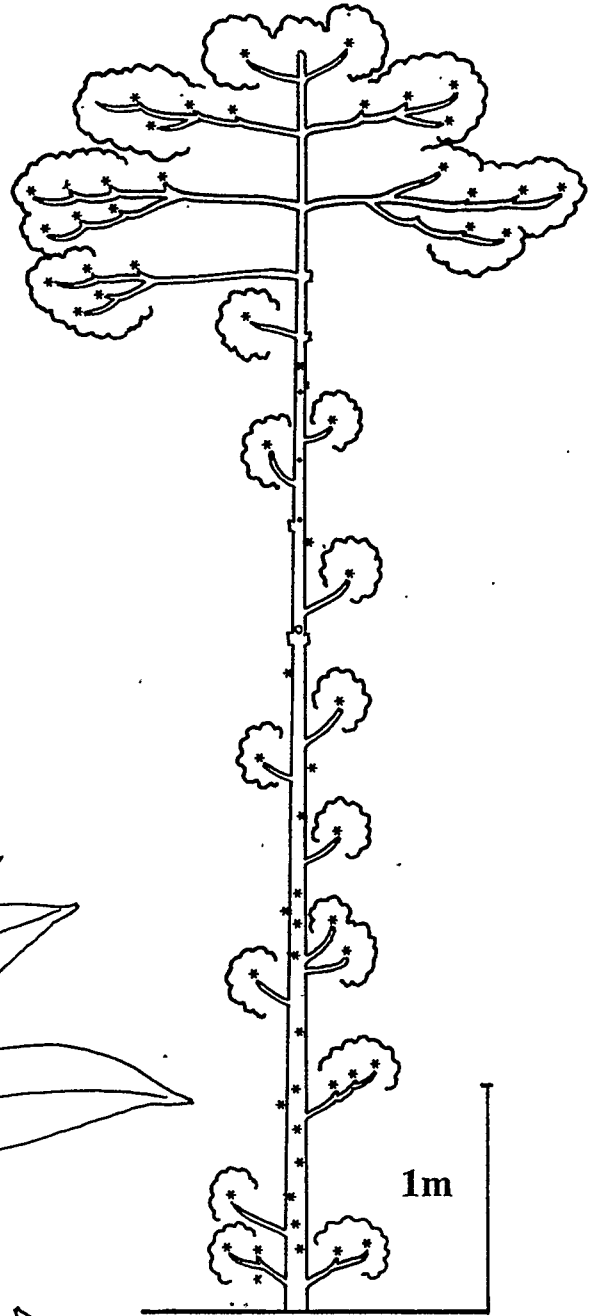


fig.2

PLANCHE 35

(Les \* représentent la position de la sexualité)

(Herbier BD 196 - Guyane française)

La famille des ANNONACEAE regroupe plus de 2000 espèces réparties dans environ 120 genres (CRONQUIST, 1981; HEYWOOD, 1978; WILLIS, 1973). Presqu'entièrement tropicale, elle est constituée d'espèces ligneuses, arbustives, arborescentes ou lianescentes. Une étude architecturale récente de la famille (SANSONNENS, 1986) révèle la présence de cinq modèles architecturaux (COOK, MANGENOT, PETIT, ROUX, TROLL). Les modèles de ROUX et de TROLL étant de loin les plus représentés, cette famille présente un grand intérêt pour l'étude de la plagiotropie. Une autre particularité des ANNONACEAE, est l'existence fréquente chez de nombreuses espèces des phénomènes de ramiflorie et de cauliflorie, pour l'étude desquels elle constitue également un excellent matériel.

*Anaxagorea dolichocarpa*, est un petit arbre pouvant atteindre 9 à 10 mètres de haut. Très fréquent en sous-bois forestier, on le rencontre aussi bien sur les crêtes que dans les bas-fonds humides inondables. Sur le site d'étude (piste de St Elie), *Anaxagorea dolichocarpa* pousse en mélange avec une autre espèce, *Anaxagorea acuminata* (Dun.) St. Hil., dont elle se distingue presque uniquement par la structure morphologique, la couleur, et les dimensions du fruit. L'identification de ces deux espèces cauliflores très semblables est néanmoins facilitée, par une floraison et une fructification qui s'étalent tout au long de l'année.

Les jeunes individus d'*Anaxagorea dolichocarpa* (pl. 36, fig. 1) présentent un axe épicotylé monopodial, plagiotrope, à croissance rythmique. Les feuilles simples, entières, acuminées sont alternes et en disposition distique ou spiro-distique. A ce stade, les unités de croissance ne sont souvent repérables que par la présence d'un premier entrenœud plus court que les autres auquel correspond une feuille rapidement caduque à limbe plus petit que celui des feuilles suivantes. Dans quelques cas, le passage d'une unité de croissance à la suivante n'est indiqué par aucune structure morphologique particulière. On repère néanmoins l'arrêt de croissance par un changement brusque de coloration de l'axe. La coloration des tiges devenant rapidement uniforme, ceci n'est visible qu'au niveau des parties jeunes (quatre dernières unités de croissance émises dans le meilleur des cas).



Lors d'un arrêt de croissance, le méristème apical est protégé par le pétiole d'une très jeune feuille différenciée mais ne mesurant que quelques millimètres de long. Une protection supplémentaire est assurée par la base de la dernière feuille émise sur l'ancienne unité de croissance, qui recouvre l'apex.

Notons enfin, que sur les individus plus âgés et les axes les moins vigoureux, la croissance rythmique est davantage marquée, et la base d'une unité de croissance peut alors présenter 1 ou plusieurs cataphylles auxquelles sont associés des entrenœuds courts. Ces mêmes unités de croissance portent dans leur partie distale 1 ou plusieurs feuilles assimilatrices.

Sur la jeune plante non encore ramifiée, le système racinaire montre un pivot bien développé qui forme près de la surface du sol un réseau de racines latérales très ramifiées qui exploitent largement la litière.

L'axe épicotylé, au fur et à mesure de sa croissance, se redresse dans sa partie défeuillée et forme un petit tronc vertical. Assez rapidement, des branches latérales (A2) apparaissent rythmiquement. Comme l'axe d'ordre 1, ces branches sont monopodiales, plagiotropes, à croissance rythmique, et leur phyllotaxie est distique ou spiro-distique.

En général, surtout sur les individus jeunes et vigoureux, les rameaux apparaissent à l'aisselle des organes foliaires situés tout à la base d'une unité de croissance. Le plus souvent un seul rameau se développe à l'aisselle de l'organe foliaire le plus basal. Son développement est simultané avec celui de l'unité de croissance dont il est issu, et la ramification est sylleptique. Dans d'autres cas, le rameau se développe à partir du bourgeon axillaire de la dernière feuille émise sur l'unité de croissance précédente, et la ramification est alors proleptique. Syllepsie et prolepsie, se manifestent sur un même individu, mais il semble néanmoins que la ramification sylleptique soit plus fréquente sur les rameaux vigoureux et lorsque les unités de croissance présentent des entrenœuds et des feuilles assimilatrices de tailles à peu près identiques. Sur les rameaux plus grêles, et lorsque les unités de croissance montrent des organes foliaires proximaux modifiés, la ramification proleptique semble être plus fréquente.

L'axe issu de la germination poursuit sa croissance en se redressant dans sa partie proximale. Dès qu'il atteint quelques décimètres de haut, des rameaux d'ordre supérieur (A3) apparaissent et montrent des caractéristiques morphologiques identiques aux A2 dont ils sont issus. Lorsque l'arbre mesure 2 à 3 mètres de haut, il montre un port pyramidal et une ramification assez abondante. Contrairement au tronc, les branches latérales restent horizontales à obliques sur toute leur longueur. Suivant les individus, elles sont réparties dans un plan ou dans l'espace.

Chaque aisselle foliaire comporte plusieurs bourgeons en série verticale. Lorsqu'aucune production axillaire n'est développée, un seul bourgeon axillaire est nettement visible, un deuxième bourgeon n'apparaissant qu'à l'aide d'une loupe. Par contre, lors de la croissance d'un rameau, le deuxième bourgeon axillaire, situé entre cet axe et le pétiole foliaire, devient nettement visible. Lorsque le premier axe croît, il est légèrement déplacé par rapport à sa position d'origine, et se positionne à 45° par rapport au plan passant par l'axe porteur et le pétiole de la feuille axillante. Le deuxième bourgeon, latent, reste par contre en position parfaitement axillaire. S'il se développe à son tour, il donne souvent l'impression fautive d'être axillaire du premier.

Lorsque les individus d'*Anaxagorea dolichocarpa* atteignent 4 mètres de haut environ (pl. 36, fig. 2), ils ont toujours un port élancé pyramidal. Les plus basses branches se sont élaguées, et la floraison se manifeste dans la partie supérieure de l'arbuste.

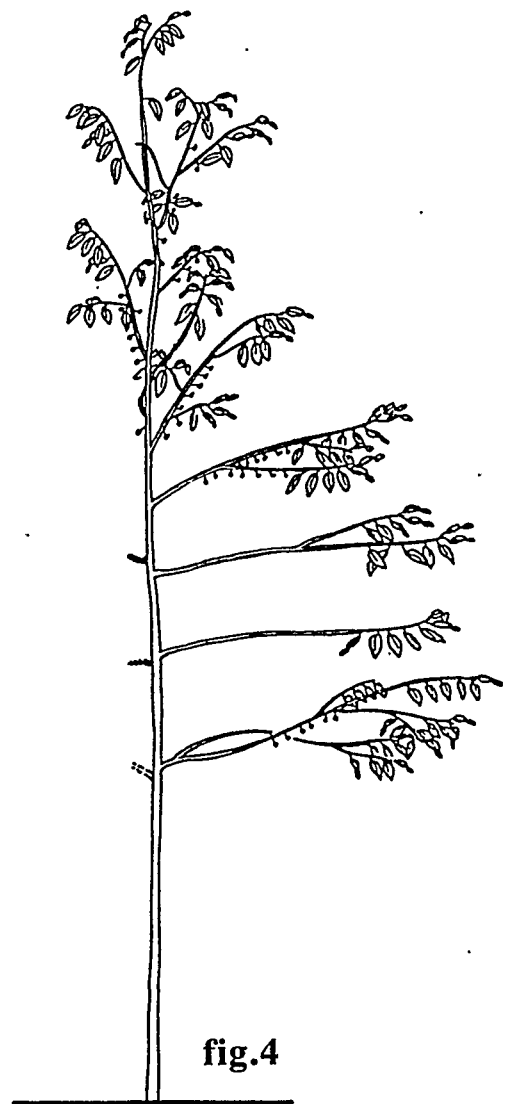
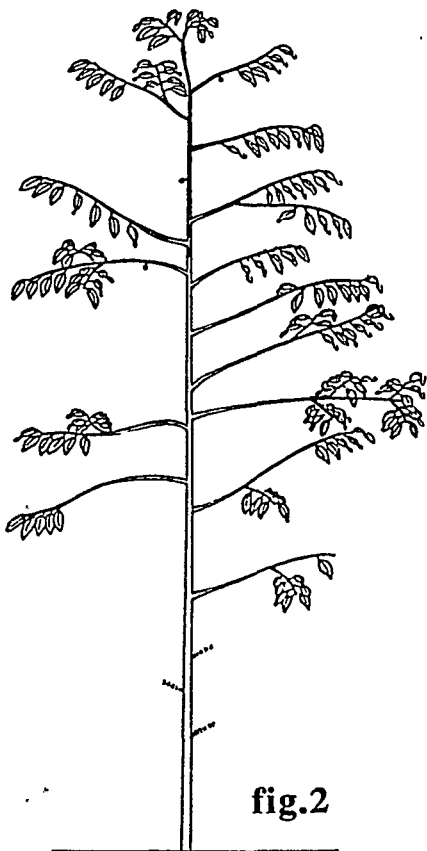
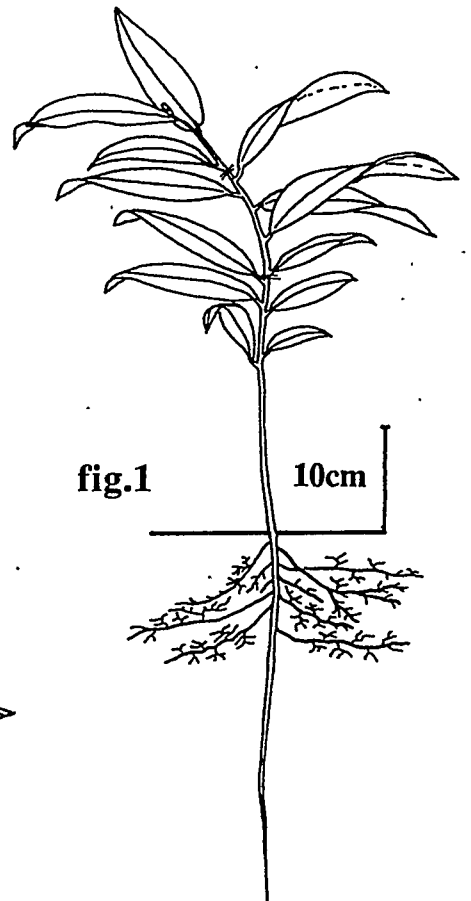
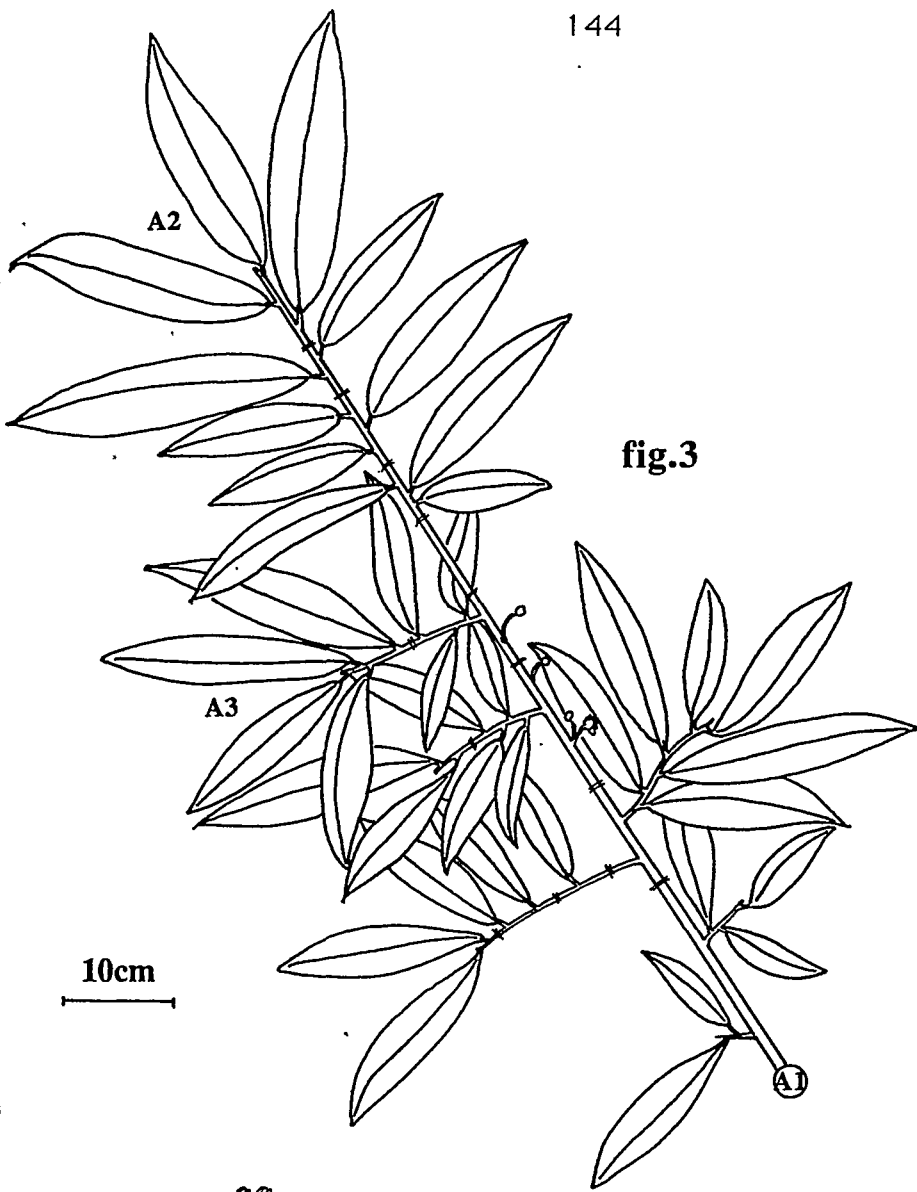
Les premières inflorescences se développent généralement de façon synchrone sur le tronc (A1) et les branches latérales (A2) mais, dans quelques cas, il peut y avoir un très léger décalage et, la première inflorescence peut alors naître indifféremment sur le tronc ou les branches.

Lorsque la sexualité se met en place, le nombre d'aisselles florifères est toujours très faible, et les inflorescences se forment toujours dans les parties défeuillées, à l'aisselle d'anciennes feuilles assimilatrices tombées. Sur les A2, elles apparaissent à peu près à mi-distance entre leur point d'insertion sur le tronc et leur apex (pl. 36, fig. 3).

Les axes inflorescentiels latéraux sont de petits rameaux courts qui portent à leur base plusieurs cataphylles séparées par des entrenœuds très courts, et se terminent par une fleur. A l'aisselle de ces cataphylles, bien que les dimensions du rameau court soient extrêmement petites, des bourgeons sont toujours visibles.

La plante grandit en conservant son port pyramidal, et la floraison affecte un nombre d'axes croissant sur l'individu (pl. 36, fig. 4).

Au sein d'un même axe, le nombre d'unités de croissance florifères augmente rapidement tant vers sa base que vers son sommet. Sur chaque unité de croissance, les inflorescences restent cependant localisées aux aisselles d'anciennes feuilles assimilatrices tombées, situées en fin d'unité de croissance.



**PLANCHE 36**

(Les ronds noirs représentent la position de la sexualité)

Sur chaque axe, parallèlement à la sexualisation centrifuge et centripète d'unités de croissance de plus en plus nombreuses, d'anciennes aisselles florifères peuvent reflleurir. Les nouveaux axes inflorescentiels sont issus de l'aisselle des cataphylles du rameau court florifère précédent, et présentent une structure identique à ce dernier. Ils pourront eux-même se ramifier et donner de nouveaux rameaux courts florifères lors des floraisons ultérieures. Ainsi, à une même aisselle, les floraisons successives, par enchaînement sympodial d'axes inflorescentiels, forment très tôt de petits coussinets de ramiflorie et de cauliflorie, ce phénomène affectant aussi bien le tronc que les rameaux latéraux.

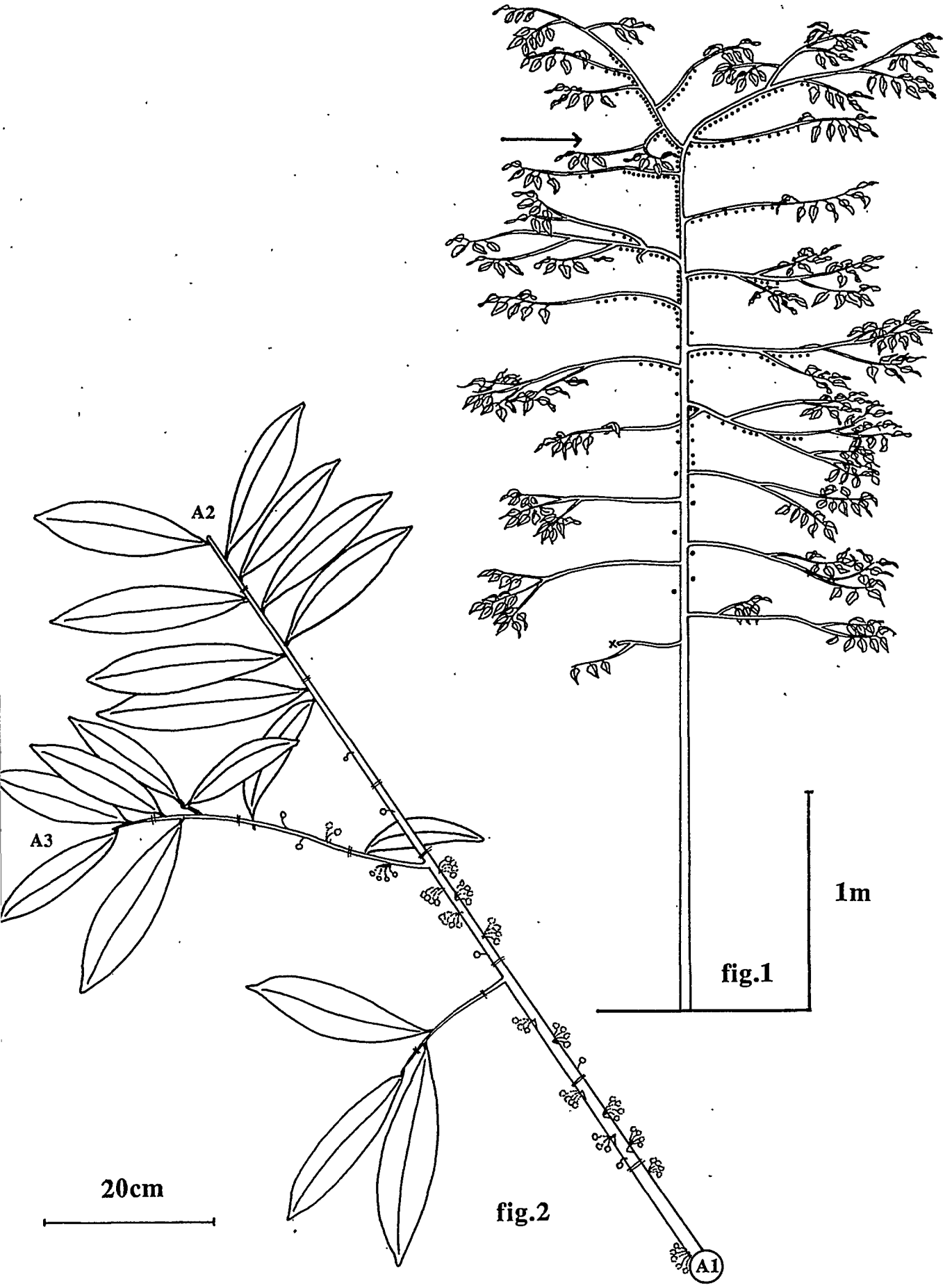
Lorsque la plante atteint 5 à 6 mètres de haut (pl. 37, fig. 1), l'axe issu de la germination perd la faculté de se redresser dans sa partie défeuillée, et garde une direction horizontale à oblique. Dans la zone de courbure, une branche latérale (A2) se redresse alors à son tour dans sa partie défeuillée (Flèche), et a tendance à se placer dans le prolongement du tronc qu'elle va progressivement remplacer. L'arbuste forme alors une fourche dans sa partie supérieure.

A ce stade, bien que les axes constitutifs de la plante gardent une allure monopodiale, on note des morts d'apex de plus en plus fréquentes, et une croissance sympodiale qui affecte tous les numéros d'ordre.

Le nombre d'aisselles florifères augmente considérablement. Seuls les quelques rameaux situés le plus bas sur le tronc et qui tendent à s'élaguer peuvent rester principalement végétatifs jusqu'à leur mort.

Sur les axes latéraux, toutes les unités de croissance défeuillées présentent des axes inflorescentiels. Sur le tronc, seule la partie la plus basale est dépourvue de rameaux courts florifères, qui ont néanmoins tendance à apparaître de plus en plus bas.

Sur tous les axes (pl. 37, fig. 2), les rameaux courts florifères, restent principalement axillaires des cicatrices d'anciennes feuilles à limbe bien développé. Les aisselles des anciennes cataphylles ou feuilles à limbe réduit (repérables par la petitesse de la cicatrice) ne présentent pour leur très grande majorité que des bourgeons latents. Dans la zone où les premières inflorescences sont apparues, de gros coussinets de cauliflorie commencent à être visibles.



**PLANCHE 37**

(Les ronds noirs représentent la position de la sexualité)

Au cours du vieillissement de l'arbuste, la sexualité affecte davantage d'aisselles dans les zones défeuillées. Sur les rameaux, pour une unité de croissance donnée, certaines aisselles situées à la base de cette unité, commencent à présenter de jeunes inflorescences. Ainsi, sur une même unité de croissance on trouve:

- à l'aisselle d'anciennes feuilles assimilatrices à limbe bien développé, de gros coussinets de cauliflorie,
- à l'aisselle d'anciennes cataphylles ou feuilles à limbe réduit des rameaux courts qui fleurissent pour la première fois.

Sur le tronc (fig. 10) on note une progression basipète de la floraison qui se manifeste sur des unités de croissance situées de plus en plus près du sol. Progressivement la silhouette de la plante s'est modifiée. Les A2 qui avaient tendance à se redresser lors de la formation d'une fourche, ont acquis une structure semblable à celle qu'avait l'axe épicotylé. Ce phénomène de fourchage et de relais se répète, et la cime des plus vieux individus est formée d'un empilement de complexes réitérés ramifiés, qui sont de plus en plus courts et florifères de plus en plus tôt. A partir d'un certain nombre de réitérations apicales successives, les A2 ne se redressent plus, et la cime de l'arbre s'aplatit.

Chez les individus très âgés, la floraison affecte tous les axes abondamment. Les quelques aisselles d'anciennes cataphylles qui n'avaient pas encore fleuri présentent, à leur tour, des rameaux courts florifères, et les parties défeuillées des axes, fleurissent à toutes leurs aisselles.

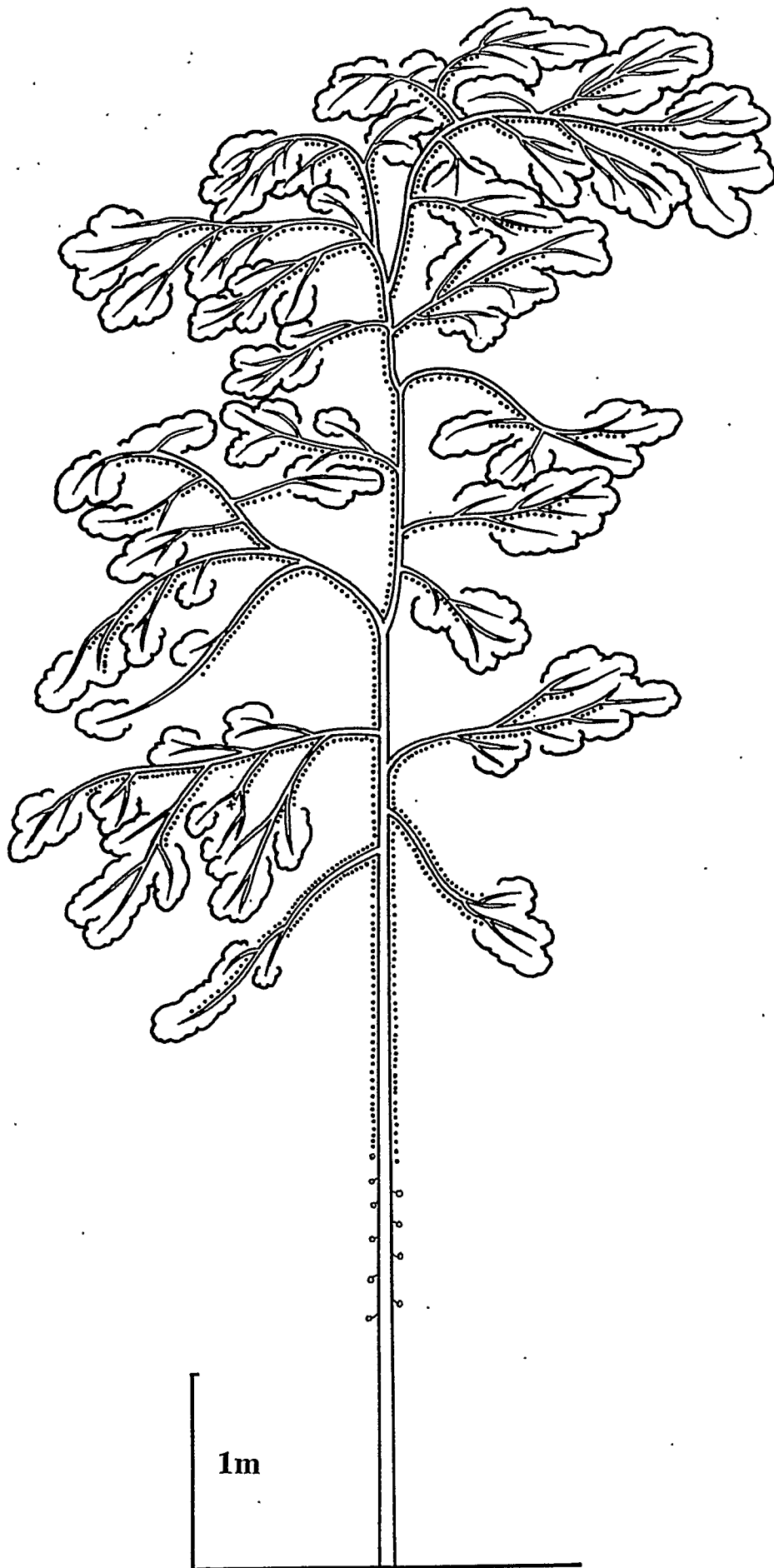
Sur le tronc la progression basipète de la floraison se poursuit et finit par atteindre une zone proche du sol.

A ce stade les morts d'apex sont extrêmement fréquentes, et la croissance des axes entièrement sympodiale. Sur les vieilles branches latérales, les ordres ultimes de ramification s'élaguent, et à leur base naissent de petits complexes réitérés partiels qui assurent toute la fonction assimilatrice.

Ces derniers fleurissent très tôt, et peuvent présenter des inflorescences d'emblée sur leur unité de croissance la plus proximale.

Sur chaque unité de croissance, si lors de leur première floraison, seules quelques aisselles sont florifères, on note cependant très rapidement une apparition de rameaux courts florifères à toutes les aisselles.

La floraison demeure par la suite toujours abondante, et l'envahissement par la sexualité se poursuit jusqu'à la mort de l'arbre en formant des coussinets de cauliflorie de plus en plus volumineux sur tous les axes.



**FIGURE 10**  
(Les ronds noirs représentent la position de la sexualité)

Dans certains cas cependant, des retours vers un fonctionnement végétatif peuvent se produire à la suite d'un traumatisme.

Sur un individu très âgé, haut de neuf mètres environ, entièrement sexualisé pratiquement jusqu'à sa base, et qui fût cassé à quatre mètres du sol par la chute d'un très grand arbre, il a pu être observé le développement de plusieurs petits complexes réitérés (pl. 38, fig. 1a). A partir des coussinets de cauliflorie, qui sans traumatisme ne donnent que des rameaux courts inflorescentiels toute leur vie, il a pu être observé le développement de plusieurs axes feuillés plagiotropes à l'aisselle de cataphylles les plus basales de certains rameaux courts inflorescentiels (pl. 38, fig. 1b).

L'observation d'autres individus ayant subit le même traitement montre qu'en règle générale par la suite, un seul complexe réitéré poursuit son développement, juste sous le traumatisme. Son axe principal se redresse, et tend à former un nouveau tronc qui régénère la cime détruite (pl. 38, fig. 2). Ce complexe réitéré apparaissant sur un individu âgé, se sexualise très tôt. Bien que reprenant un développement semblable à celui de l'épicotyle, il présente rapidement un grand nombre d'aisselles florifères.

Comme chez un individu issu de la germination, on note une progression centrifuge et centripète de la floraison à partir du lieu de sa première manifestation qui est proche du point d'insertion de ce complexe réitéré et la sexualité envahit la totalité des portions défeuillées de tous les axes après un nombre faible de floraisons successives.

Sur une même unité de croissance, l'envahissement par la floraison est également précoce. Très peu de temps après la première floraison d'une unité de croissance dans sa partie distale, toutes les aisselles deviennent florifères. En ce qui concerne le mode de croissance, un développement sympodial caractérise très tôt tous les numéros d'ordre.



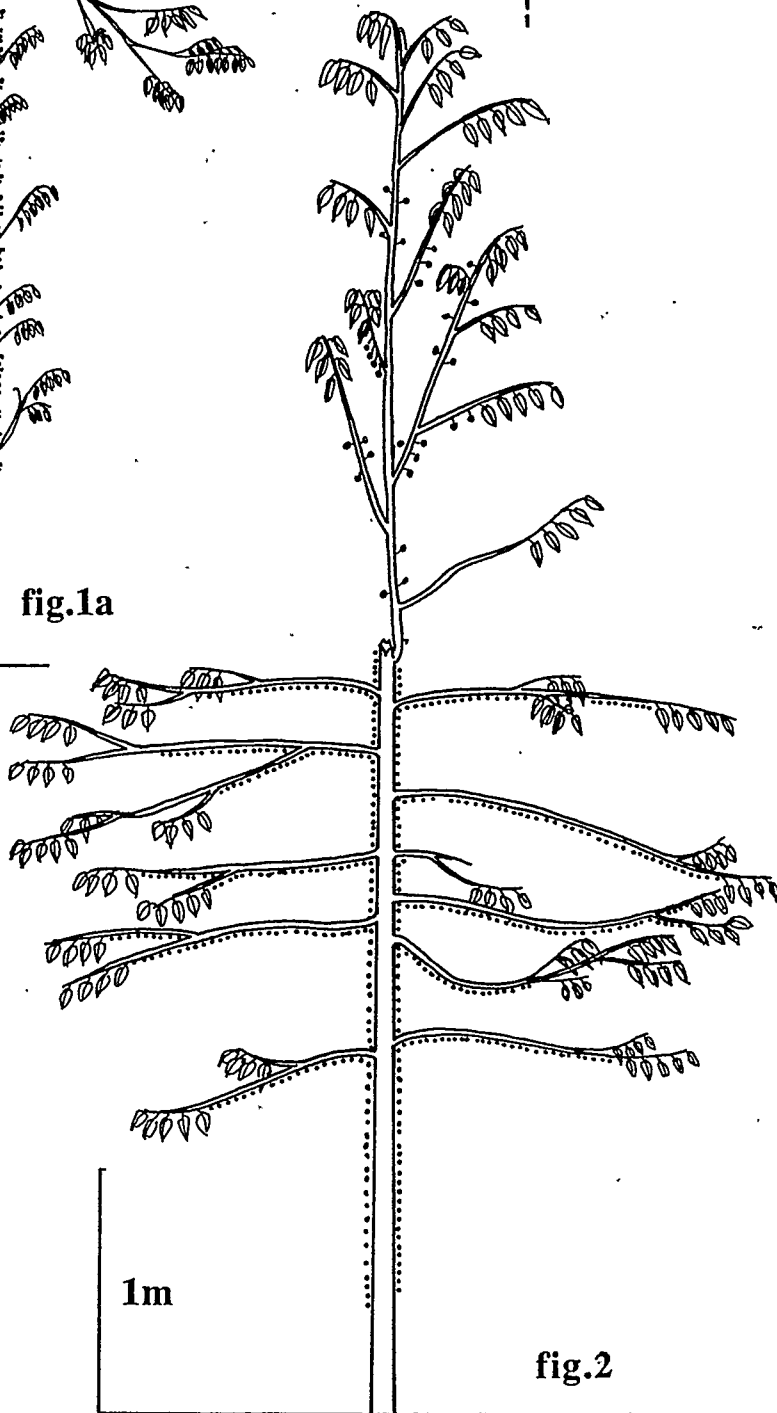
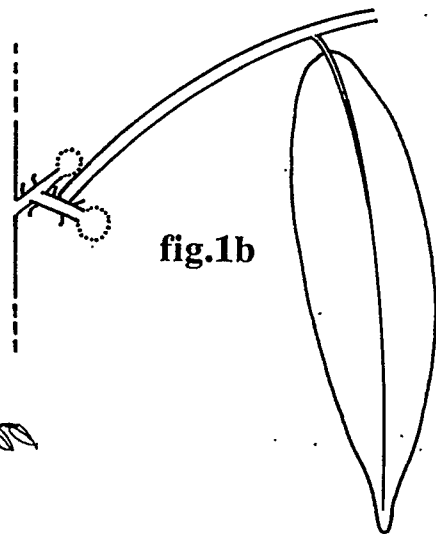
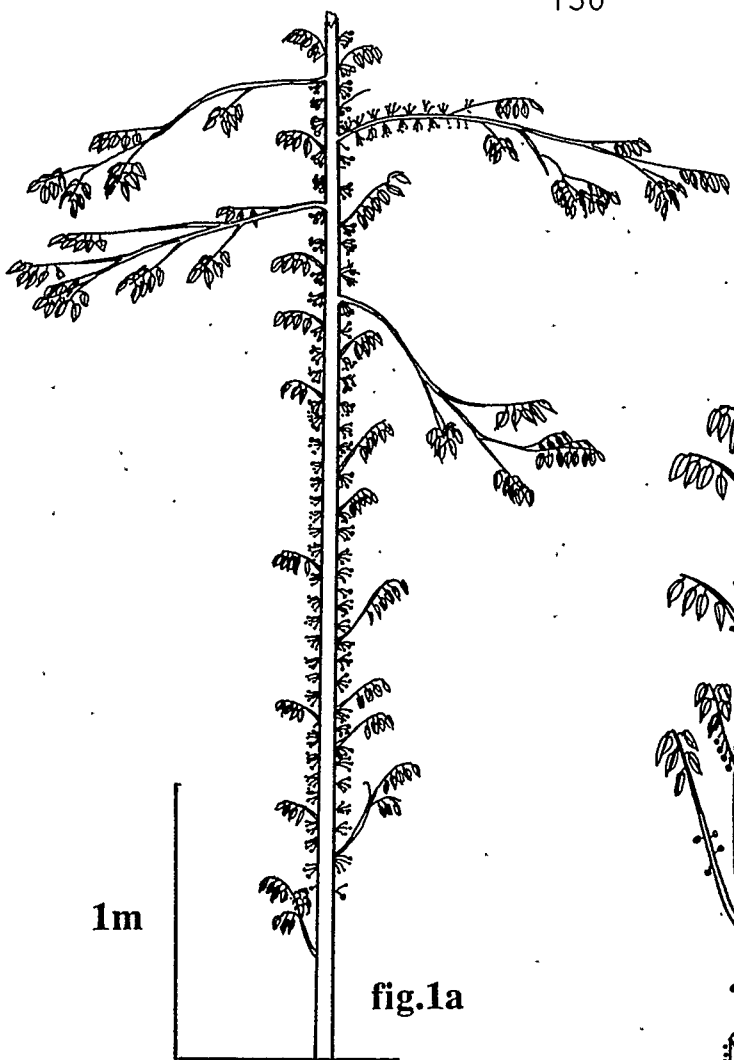


PLANCHE 38

(Les ronds noirs représentent la position de la sexualité)

## Troisième partie

# DISCUSSION

*"Tout essai, fût-il même imparfait, n'en constitue pas moins un progrès, car c'est un effort vers un but que d'autres atteindront grâce à lui."*

L. Laurent, 1920

## Chapitre 1.

### L'APPARITION DE LA SEXUALITE.

Intervenant comme un événement qualitativement nouveau, l'apparition de la sexualité est l'une des étapes les plus spectaculaires, et, pour notre propos, l'une des plus importantes du développement d'une plante.

Chez une plante issue de la germination, l'acquisition de l'aptitude à initier des organes reproducteurs marque la fin d'une période juvénile et le passage au stade adulte (WAREING, 1959). Les investigations sur cette phase juvénile sont innombrables et portent généralement sur sa durée, sur les dimensions atteintes par la plante au moment de l'apparition de la sexualité ou sur les différents facteurs qui peuvent affecter ces paramètres (ZIMMERMAN, 1972). Ainsi, de très nombreux auteurs se sont attachés à démontrer que la longueur de la phase juvénile, si elle peut être influencée par les facteurs de l'environnement, correspond à un caractère génétiquement programmé et héréditairement transmissible (RIGHTER, 1939; PASSECKER, 1944; SCHMIDT, 1947; JOHNSON, 1949; MICHURIN, 1949; SCHRÖCK, 1949; HEIMBURGER, 1958; SCHANDER, 1962; VISSER, 1964; KNIGHT, 1966; TEICH et HOLST, 1969; VERGARA et al., 1969; SAURE, 1970; SCHMIDT, 1970; WAY, 1971; WELLENSIEK, 1976;...). De même, il est généralement admis que la formation des premières inflorescences est corrélée avec l'acquisition par la plante d'une taille minimale et spécifique (JONKERS, 1958; LONGMAN et WAREING, 1959; STOKES et VERKERK, 1951; ROBINSON et WAREING, 1969; ZIMMERMAN, 1972; RAIMBAULT, 1984;...). Mais, de façon quasi-générale, surtout chez les végétaux ligneux, les descriptions de la structure d'une plante au moment de l'apparition des premières structures reproductrices font cruellement défaut. Aussi, nous semblait-il utile, dans ce premier chapitre, d'analyser le stade architectural et la structure exacte du végétal lors de la formation des premières inflorescences.

Si l'on considère l'ensemble de nos observations, il semble qu'au sein d'une même espèce, la structure des individus lors de la formation des premières inflorescences soit bien définie. D'une espèce à l'autre, par contre, il est clair que la floraison peut apparaître sur des plantes structurellement très différentes. On peut alors se demander s'il existe un point commun entre toutes ces modalités spécifiques, et, dans l'affirmative, quelle peut être sa nature?

Pour cela, nous allons comparer l'architecture végétative et les sites d'apparition des premières fleurs chez diverses plantes, en nous appuyant sur les espèces précédemment décrites, et sur quelques autres, issues de nos propres observations ou des travaux de différents auteurs.

Considérons par exemple l'apparition de la sexualité chez la petite plante de sous-bois *Noisetia longifolia* du modèle de CORNER, et chez *Symphonia globulifera*, grand arbre de forêt du modèle de MASSART. Ces deux espèces, très éloignées de par leur position systématique, leur type biologique, leur architecture, leur phénologie,...montrent des degrés de différenciation très différents, et la comparaison de leur structure lors de l'apparition de la sexualité s'avère dès lors fort instructive. Chez *Noisetia longifolia*, l'architecture végétative est très simple, et les inflorescences latérales, directement portées par l'axe épicotylé, ne se développent à l'aisselle des feuilles assimilatrices que lorsque ces dernières ont atteint une taille minimale acquise progressivement à partir des cotylédons. Chez *Symphonia globulifera*, la situation est apparemment très différente, et la sexualité, portée par les branches latérales, n'apparaît que sur des individus déjà abondamment ramifiés. Ces différences néanmoins ne nous semblent pas fondamentales, et, dans les deux cas, la formation des premières inflorescences nous apparaît comme l'aboutissement d'un même processus sous-jacent. Rappelons en effet, qu'après la germination, le tronc des individus de *Symphonia globulifera* émet des branches latérales dont la complexité augmente avec leur rang ontogénique. Les premiers rameaux (A2) émis sont rapidement caducs et non ramifiés. Progressivement, d'un étage au suivant, les branches mettent en place de nouveaux ordres de ramification qualitativement différents de ceux qui les portent. Ce processus aboutit à la formation des ordres ultimes (A5) qui sont des rameaux courts, et ce n'est que lorsque ces derniers sont bien établis, c'est-à-dire que la plante exprime totalement son diagramme architectural, qu'apparaissent les premières inflorescences terminales sur ces rameaux courts.

Dans les deux cas, au-delà de profondes différences dans le degré de complexité et de ramification de leur appareil végétatif, la floraison, pour chaque espèce, intervient comme une étape ultime de sa différenciation végétative et coïncide avec l'expression totale de son diagramme architectural. Cette situation est en fait beaucoup plus générale, et, entre ces deux extrêmes, l'un monocaule, l'autre au contraire très ramifié, existe toute une gamme de possibilités que nous illustrerons par quelques exemples empruntés à la bibliographie.

Citons en premier lieu, le cas du genre *Phyllanthus* L. (EUPHORBIACEAE) admirablement étudié par divers auteurs (BANCILHON, 1969, 1971; NOZERAN et al.,

1984). Parmi les quelques 700 espèces, essentiellement tropicales de ce taxon, le groupe architectural le plus commun est celui représenté par les espèces à rameaux dimorphes. Au sein de ce groupe, les individus de la plupart des espèces, montrent un diagramme architectural simple, ne comportant que deux catégories d'axes végétatifs - l'axe épicotylé (A1) et les branches latérales (A2) - qui se différencient par de nombreux caractères morphologiques (pl. 39). Chez les individus issus de la germination, la floraison n'apparaît qu'après la mise en place des rameaux, qui, une fois bien établis, portent les inflorescences à l'aisselle de leurs feuilles assimilatrices. Comme l'illustre la planche 39, la différenciation des premières structures reproductrices peut être précoce et, chez quelques espèces herbacées, la sexualité apparaît d'emblée sur le premier (pl. 39, fig. 1) ou le deuxième (pl. 39, fig. 2) rameau émis.

Cette précision dans la répartition et le moment d'apparition des premières inflorescences n'est toutefois pas le fait des seules plantes tropicales et, à cet égard, le groupe des Gymnospermes dont l'architecture a été étudiée par EDELIN (1977) nous fournit d'excellents exemples appartenant à la flore des régions tempérées.

- Citons par exemple l'Epicéa, *Picea abies* (L.) Karsten, (cf. 1ère partie) qui est une espèce commune en Europe. L'architecture de cet arbre est intermédiaire entre les modèles de MASSART et de RAUH (EDELIN, 1981); le tronc, monopodial, orthotrope, porte des étages de branches horizontales dans leur partie proximale mais plus ou moins redressées à leur extrémité.

Le diagramme architectural de l'Epicéa est celui du tableau 1 et de la figure 1 (cf. p. 27) et comporte quatre catégories d'axes végétatifs. Les axes d'ordre 1 et 2 sont émis les premiers et forment la charpente de l'arbre, tandis que les ordres périphériques A3 et A4 sont des rameaux courts qui, une fois installés, portent la sexualité. Les axes d'ordre 3 portent terminalement les cônes femelles tandis que les cônes mâles apparaissent terminalement sur les ordres ultimes A4 (et plus rarement quelques A5 qui, lorsqu'ils se développent, ont une structure identique à celle des A4).

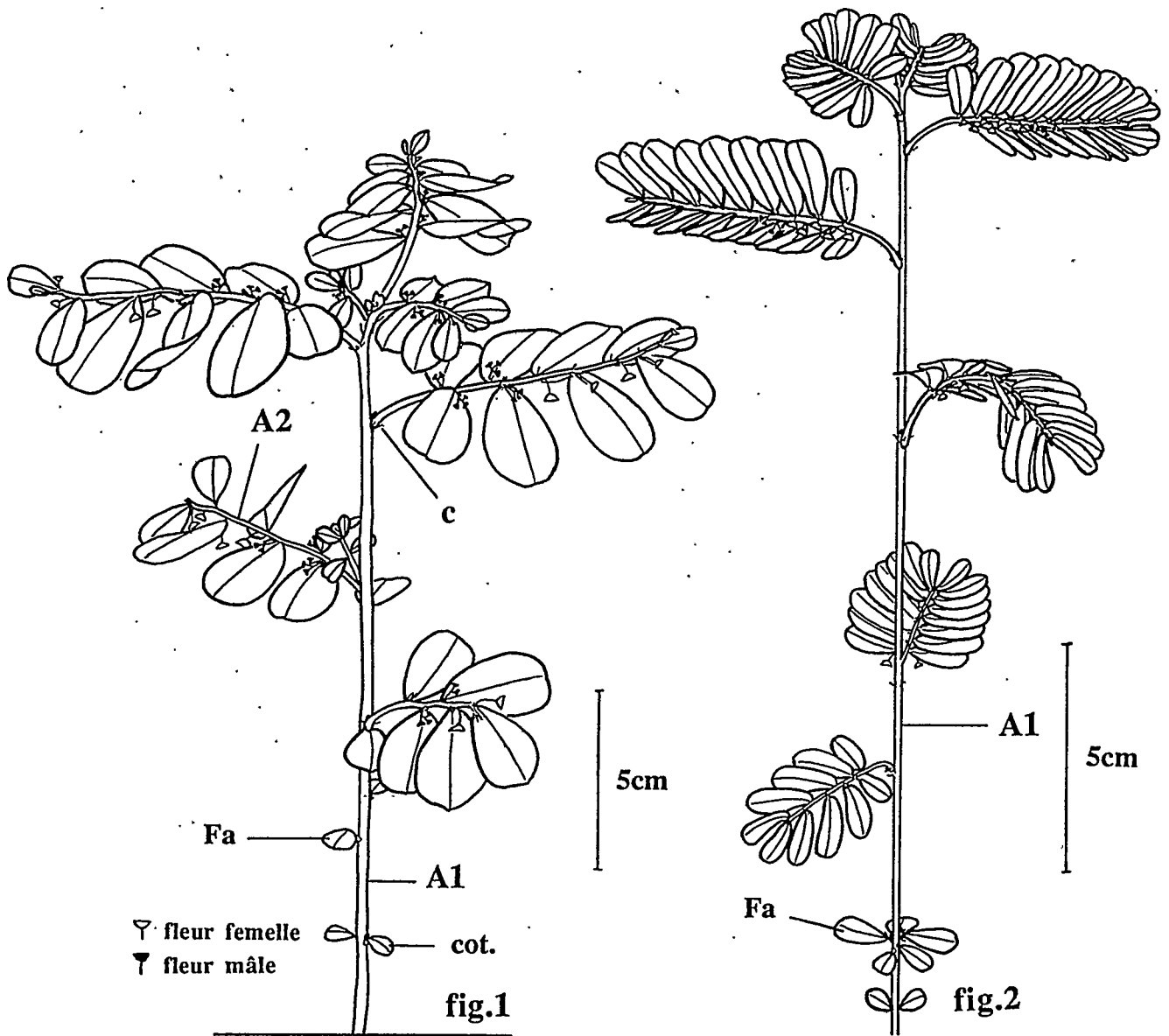


PLANCHE 39, (d'après BANCILHON, 1971): Deux exemples de *Phyllanthus* L. (EUPHORBIACEAE) à rameaux dimorphes et constitués par deux types d'axes.

L'axe épicotylé (A1) est orthotrope et possède une phyllotaxie alterne spiralee d'indice 2/5. Les cotylédons (cot.) et les premiers organes foliaires formés sont des feuilles assimilatrices (Fa.) puis, à partir d'un certain nombre de nœuds caractéristiques de l'espèce, le tronc ne porte plus que des cataphylles (c).

Lorsque la ramification apparaît, elle est d'emblée continue. Pour une espèce donnée, le niveau d'apparition du premier rameau est relativement stable et constitue un caractère spécifique. Les branches latérales (A2) sont plagiotropes, à phyllotaxie alterne distique et montrent une nette dorsi-ventralité. Très fréquemment, leur croissance est nettement définie et ces rameaux, dits phylломorphiques, s'élargissent comme des feuilles. Ces A2 portent la sexualité.

Figure 1 : *Phyllanthus odontadenius* Muell. Arg., taxon  $2n = 56$ . La sexualité apparaît dès le premier rameau formé. Les rameaux (A2) portent d'abord des inflorescences mâles puis des fleurs femelles solitaires.

Figure 2 : *Phyllanthus urinaria* L. Le premier rameau formé est stérile ; les suivants portent dans leur portion proximale, des fleurs femelles solitaires, puis des inflorescences mâles et enfin des aisselles stériles.

- Dans le même groupe des Gymnospermes, *Chamaecyparis lawsoniana* (A.Murray) Parl (cf. tab. 2 et fig. 2 des pages 28, 29) est un arbre originaire de la côte Ouest des Etats Unis qui se développe conformément au modèle d'ATTIMS. Son diagramme, plus complexe que celui des espèces précédemment décrites, comporte 6 catégories d'axes végétatifs dont le tableau 2 (cf. p. 28) résume l'ensemble des caractéristiques et montre qu'elles présentent des caractères propres et bien définis qui permettent de les distinguer aisément les unes des autres. Les axes d'ordre 1 et 2 forment la charpente de l'arbre, tandis que les numéros d'ordre supérieurs exploitent le milieu. Lorsque tous les numéros d'ordre caractérisant le diagramme de cette plante sont bien établis, les premières structures reproductrices se développent sur les axes ultimes qui sont des rameaux courts. Les A5 portent terminalement les cônes femelles. Les A6, quant à eux, correspondent au numéro d'ordre le plus élevé que la plante puisse former sans réitérer (EDELIN, 1977), et portent terminalement les cônes mâles.

Ainsi, chez toutes ces plantes, indépendamment de leur appartenance systématique, de leur type biologique, de leur lieu d'origine ou même de leur modèle initial de croissance, l'apparition de la sexualité coïncide avec l'expression totale de leur diagramme architectural, et, quel que soit le nombre de catégories d'axes qui définissent ce dernier, les premières inflorescences, dans chaque cas, se développent sur les ordres ultimes de ramification une fois qu'ils sont bien établis. Toutefois, pour chacune de ces espèces, les différentes catégories d'axes sont bien définies, et les numéros d'ordre successifs montrent tous des caractères morphologiques propres et bien tranchés. Aussi, compte tenu de la diversité du règne végétal, peut-on s'attendre à de nombreuses variations en fonction des différences plus ou moins poussées entre les catégories d'axes qui caractérisent le diagramme d'une plante.

## 1. VARIATIONS CHEZ LES PLANTES MONOPODIALES.

Si l'on considère les espèces analysées dans ce travail, il apparaît que, pour plusieurs d'entre elles, la différenciation des structures reproductrices peut intervenir avant l'expression totale de leur diagramme architectural. Ainsi, chez *Trema micrantha* ou *Piper cf. hispidum*, le diagramme comporte 3 catégories d'axes végétatifs alors que les premières inflorescences se développent sur des individus ne présentant que deux ordres successifs de ramification. Ceci est encore plus accentué chez *Rhynchantera grandiflora* où les premières inflorescences naissent simultanément sur le tronc et les branches des jeunes individus ne présentant que deux ordres de ramification, alors que la plante âgée, toujours conforme à son diagramme architectural, peut montrer jusqu'à 5 numéros d'ordre successifs.

De ces quelques exemples il ressort que, contrairement à ce qui se passait chez les plantes analysées au paragraphe précédent, la floraison, chez certaines espèces, peut apparaître sur des individus n'ayant pas différencié toutes leurs catégories d'axes végétatifs, et la comparaison du diagramme respectif de ces diverses espèces s'avère dès lors intéressante:

- chez toutes les espèces présentant une architecture aérienne ramifiée décrites au paragraphe précédent, nous avons vu que lors de l'expression totale du diagramme chaque individu montre des ordres successifs de ramification bien individualisés, aux caractéristiques morphologiques propres. Chez *Chamaecyparis lawsoniana* par exemple, qui présente 6 ordres de ramification, nombreux sont les caractères morphologiques qui permettent de distinguer les différentes catégories d'axes entre elles. De même, chez *Symphonia globulifera*, la sexualité est portée par les ordres ultimes de ramification, qui sont des rameaux courts à structure très différente des ordres inférieurs de ramification.

- Par contre, chez *Piper cf hispidum* du modèle de PETIT ou *Trema micrantha* du modèle de ROUX, si la distinction est aisée entre le tronc et les branches, les ordres successifs de ramification A2 et A3 des branches latérales présentent des caractères morphologiques très proches sinon identiques. Ceci est encore plus net chez *Rhynchantera grandiflora*, dont les individus montrent de faibles différences morphologiques entre les types d'axes, les différences entre les ordres de ramification portant essentiellement sur leur verticalité plus ou moins forte ou leurs dimensions relatives.



Cette analyse comparative nous amène alors à deux constatations :

a) Tout d'abord, ces différents exemples montrent la vaste gamme des modalités d'expression du diagramme architectural, et les différences plus ou moins profondes entre les types d'axes d'une même plante illustrent la **notion de souplesse du diagramme** déjà notée par EDELIN (1984) et qui s'exprime d'une espèce à l'autre à des degrés divers:

- une espèce peut présenter des catégories d'axes morphologiquement très proches, de telle sorte qu'il est parfois difficile de les distinguer par une simple description qualitative. Ceci peut concerner l'ensemble des numéros d'ordre (*Rhynchantera*,...) ou être limité aux branches latérales (*Trema*, *Piper*,...).

- une autre manifestation de cette souplesse s'exprime chez certaines plantes qui semblent osciller entre deux ordres ultimes de ramification. Chez *Picea abies* par exemple le diagramme comporte 4 catégories d'axes, mais quelques rares A5 peuvent se former. Ils ont alors la même structure que les A4 et portent, comme eux, les cônes mâles. De la même façon, chez *Symphonia globulifera*, certains A4 (cf. 2ème partie) en position très précise peuvent porter les inflorescences mais ont alors une structure de rameau court identique à celle des A5.

b) Mais, de façon plus importante pour notre propos, tous ces exemples montrent que, chez un individu issu de semis, le moment d'apparition de la sexualité et la structure de la plante lors du développement des premières inflorescences sont étroitement liés au degré de différenciation entre les catégories d'axes qui la constituent.

- Si tous les ordres de ramification constituant le diagramme d'une plante possèdent des caractères morphologiques propres et différents des axes formant les autres catégories, l'apparition de la sexualité coïncide avec l'expression totale du diagramme.

- Par contre, si à partir d'un certain ordre de ramification, les différences morphologiques qualitatives, macroscopiquement observables, entre les axes ultérieurs sont faibles, la sexualité peut apparaître avant l'expression complète du diagramme.

Ainsi, tant que la ramification fait apparaître de nouveaux axes ( $A_{n+1}$ ) morphologiquement très différents de ceux qui les portent ( $A_n$ ), la floraison ne peut avoir lieu, et, dans tous les cas, la formation de tous les axes qualitativement nouveaux demeure un préliminaire indispensable et nécessaire à la formation des premières structures reproductrices.

Il est alors intéressant d'analyser maintenant ce qui se passe chez les plantes modulaires dont certaines sont construites par la succession sympodiale de modules qualitativement tous équivalents.

## 2. LE CAS DES PLANTES MODULAIRES.

Parmi les plantes modulaires architecturalement les plus simples que nous ayons analysées, nous avons vu que, chez *Psychotria sp.* ou chez *Piper cf paramaribense*, la première inflorescence est directement portée par l'axe épicotylé. Par contre, chez *Encyclia vespa*, le premier module florifère émis après la germination, n'apparaît qu'après la formation de plusieurs modules stériles successifs.

De la même façon, parmi les espèces qui se rattachent au modèle de LEEUWENBERG, nous avons vu que chez *Tabernæmontana undulata* ou *Solanum subinerme*, l'apex de l'axe issu de la germination se transforme directement en inflorescence après avoir émis un nombre de nœuds caractéristique de l'espèce. Par la suite tous les modules émis sont également florifères. Néanmoins, chez d'autres espèces, conformes au même modèle de croissance, bien que tous les modules soient qualitativement équivalents, la sexualité n'apparaît qu'après plusieurs ordres de ramification, et les premiers modules formés à partir de la graine ne sont pas florifères. Comme le montre PREVOST (1978), la croissance définie de ces modules végétatifs au cours des phases initiales s'exprime de diverses façon comme:

- la formation d'une vrille terminale chez la liane ligneuse *Landolphia dulcis* Pichon (APOCYNACEAE - CREMERS, 1973),

- la formation d'une épine terminale comme dans le cas de *Carissa macrocarpa* A. DC. (APOCYNACEAE - BRUNAUD, 1970), ou,

- la parenchymatisation du méristème apical de ces modules qui représente le cas le plus fréquent et caractérise plusieurs espèces tropicales (CORNER, 1952; PREVOST, 1967, 1972a, 1978; H.O., 1970; BRUNAUD, 1971; H.O.T., 1978).

Enfin, notons que les diverses modalités que nous venons de décrire se retrouvent également chez les plantes modulaires plus complexes qui se construisent à partir de deux types de modules. Ainsi, parmi les plantes qui se développent conformément au modèle de PREVOST, nous avons pu observer que, suivant les espèces, la floraison peut apparaître directement sur le premier étage (*Excoecaria bicolor* Hassak, EUPHORBIACEAE; Asie du Sud-Est, observée au Jardin Botanique de Bogor) ou seulement après la formation de un ou plusieurs étages stériles (*Solanum surinamense* Steud., SOLANACEAE; observée en Guyane française).

En résumé, chez certaines espèces, le premier module (ou le premier étage modulaire chez les plantes qui se construisent à partir de deux types de modules) peut porter directement des fleurs, tandis que chez d'autres, la floraison n'apparaît qu'après la mise en place de plusieurs modules (ou étages modulaires) successifs. A priori paradoxales, ces deux modalités d'apparition de la sexualité nous semblent toutefois être en rapport étroit avec les modes de développement respectifs de ces diverses espèces au cours des phases initiales de croissance:

- chez *Psychotria* sp ou chez *Piper cf. paramaribense*, le premier module issu de la germination augmente de diamètre et porte progressivement des feuilles de plus en plus développées puis, lorsque celles-ci acquièrent une taille caractéristique de la plante adulte, son apex se transforme directement en inflorescence. La situation nous apparaît dès lors très différente chez *Encyclia vespa* et, de manière générale, chez les Monocotylédones qui présentent une croissance d'établissement sympodiale (TOMLINSON et ESLER, 1973 ; H.O.T., 1978). Chez ces plantes en effet, les premiers modules sont stériles, petits et portent un nombre réduit d'organes foliaires et racinaires. Progressivement, les modules successifs sont de plus en plus développés; le nombre de noeuds foliaires et de racines adventives par module se stabilise bientôt, et ce n'est que lorsque l'ensemble des organes (racines, entrenoeuds, organes foliaires) atteint une taille caractéristique de l'espèce, que le méristème terminal des modules se transforme en inflorescence.

- Chez les plantes modulaires du modèle de PREVOST, un phénomène analogue semble être à l'origine du moment d'apparition de la sexualité. En effet, chez *Solanum surinamense*, la floraison n'apparaît qu'après la mise en place de plusieurs étages, mais lorsque la plante est jeune et non florifère, les étages qu'elle forme, s'ils sont qualitativement identiques à ceux de la plante adulte, sont généralement moins ramifiés et de dimensions plus modestes. Le même comportement a pu être observé en Asie du Sud-Est chez plusieurs *Alstonia* spp. (APOCYNACEAE) et en Guyane, chez plusieurs *Cordia* spp. (BORRAGINACEAE) du même modèle de PREVOST, et contraste avec la formation, chez *Excoecaria bicolor*, d'un premier étage qui présente d'emblée un degré de ramification et des dimensions "adultes", et porte les premières inflorescences.

Ainsi, même si les modules constituent des unités fondamentales, ils ne doivent pas être considérés isolément, et l'organisation des plantes modulaires, comme celle des plantes monopodiales, reflète un haut degré d'intégration. La comparaison des phases initiales de croissance chez ces diverses espèces montre d'autre part toute l'importance des paramètres quantitatifs, et l'analyse du développement des plantes modulaires suggère,

plus que tout autre, un lien étroit entre l'acquisition d'un certain seuil dans l'évolution de la valeur de ces derniers et la formation des premières inflorescences.

Ce lien toutefois ne semble pas le fait des seules plantes modulaires. Ainsi, chez *Noisettia longifolia*, les inflorescences axillaires n'apparaissent qu'à partir d'un certain stade de développement caractérisé par une taille "adulte" des organes foliaires. De la même façon, chez *Trema micrantha*, la floraison n'apparaît qu'à l'extérieur d'une zone stérile, au sein de laquelle, les organes foliaires des branches et du tronc montrent une taille réduite par rapport à celle des mêmes organes situés dans la zone florifère. Chez *Piper cf. hispidum*, la plante issue de la germination est grêle et tortueuse, et les inflorescences ne se développent que sur les modules les plus périphériques. De manière plus générale, chez les Monocotylédones monopodiales à "croissance d'établissement" végétative (TOMLINSON et ZIMMERMANN, 1966; TOMLINSON, 1979), la plante acquiert progressivement les dimensions caractéristiques de l'espèce, et la floraison ne peut apparaître qu'après l'acquisition par les tiges, d'un certain diamètre et par les feuilles, d'une certaine surface.

Chez toutes ces plantes, l'aspect quantitatif est aisément décelable par son expression macroscopiquement observable d'un module, d'un étage modulaire ou d'un noeud, au suivant,... Mais, dans bien des cas, la simple observation des caractères morphologiques ne permet pas de mettre en évidence les aspects quantitatifs d'une structure, et la souplesse du diagramme définie par EDELIN (1977) n'est certainement que le reflet de cette difficulté.

Chez *Isertia coccinea*, *Isertia spiciformis*, ... les différents numéros d'ordre qui définissent le diagramme présentent des caractères morphologiques macroscopiquement semblables et ne permettent pas, par une simple observation morphologique, la détermination exacte du seuil de différenciation à partir duquel se formeront les premières inflorescences. Néanmoins, toutes ces plantes construites à partir d'axes morphologiquement semblables montrent un haut degré d'intégration, et des analyses plus fines faisant intervenir, les corrélations entre paramètres structuraux au niveau des différentes catégories d'axes d'une même plante (CHUAH, 1977; LAURI, 1982, 1988; BARCELLOS DE SOUZA, 1984; BARCELLOS DE SOUZA et al., 1986), les vitesses de croissance ou la taille du méristème apical des numéros d'ordre successifs (PREVOST, 1972b) révèlent des différences quantitatives entre les axes successifs d'un même système ramifié.

A cet égard, les récents travaux de LAURI (1988) concernant l'étude biométrique de diverses espèces tropicales sont particulièrement éloquentes. Cet auteur montre en effet que

les valeurs de quelques paramètres structuraux (longueur et surface de la section de l'entreœud, surface foliaire, vitesse de croissance) qui permettent de définir la structure végétative d'une plante, ainsi que les corrélations entre ces diverses valeurs évoluent de façon très précise au cours de l'ontogénèse, et que cette évolution peut être mise en relation avec le fonctionnement végétatif ou reproductif de l'organisme. La floraison est ainsi associée à un "état de foliarisation", qui, dans le cas de diverses espèces conformes au modèle de LEEUWENBERG est atteint d'emblée chez celles qui fleurissent sur l'axe épicotylé, tandis que chez d'autres, qui ne fleurissent qu'après l'émission de plusieurs modules stériles, ce même état n'est atteint que lors de la formation des ordres de ramification florifères.

Ainsi, quel que soit le degré de différenciation morphologique entre les axes d'une même plante, tout individu présente une séquence de différenciation végétative bien précise qui se définit par une évolution coordonnée des caractères quantitatifs et qualitatifs de sa structure.

Au terme de cette séquence spécifique et ordonnée, la floraison peut apparaître, et les inflorescences, selon les espèces, peuvent être localisées sur des ordres ultimes (*Symphonia*, *Chamæcyparis*, *Phyllanthus*,...) ou se développer sur plusieurs ordres de ramification (*Trema*, *Cecropia*,...). Aussi, peut-on alors se demander ce qu'il advient de cette séquence chez les espèces cauliflores chez lesquelles les inflorescences apparaissent plus ou moins loin des zones en croissance, et sont parfois localisées uniquement sur le tronc.

### 3. LE CAS DES PLANTES CAULIFLORES.

Dans la deuxième partie de ce travail, nous avons décrit le mode de développement et de floraison de deux espèces cauliflores.

- Chez *Amphirrhox surinamensis*, seule la plante âgée est cauliflore, et l'apparition de la sexualité s'effectue selon les mêmes modalités que celles définies pour toutes les espèces précédemment décrites. La plante jeune forme progressivement un tronc (A1) qui donne des branches (A2) qui se ramifient à leur tour pour former des rameaux (A3). La plante exprime alors la totalité de son diagramme, et les premières inflorescences sont terminales sur les A3, avant d'atteindre les A2 puis bien plus tard envahir la base puis la totalité du tronc.

- Les individus d'*Anaxagorea dolichocarpa* sont cauliflores et/ou ramiflores dès leur première floraison, mais comme chez *Amphirrhox*, les premières inflorescences - qui naissent sur les portions âgées et défeuillées du tronc et/ou des branches - ne sont formées qu'après la mise en place de tous les ordres de ramification qui définissent le diagramme de cette espèce.

D'autres exemples peuvent être cités chez des plantes présentant des modes de croissance très variés.

- Ainsi, chez plusieurs espèces de *Theobroma* L. (STERCULIACEAE) conformes au modèle de NOZERAN, la sexualité, qu'elle naisse sur les parties défeuillées du tronc et des branches (pl. 40, fig. 1) ou qu'elle soit strictement inféodée au tronc (pl. 40, fig. 2) n'apparaît, dans tous les cas, qu'après la formation du premier étage de ramifications.

- Plus étonnant encore est le cas de l'espèce arbustive *Duguetia friesii* M. J. Jansen-Jacobs (ANNONACEAE) (pl. 40, fig. 3) que nous avons étudiée en Guyane française, et qui présente la particularité de fleurir uniquement sur un stolon inséré à la base du tronc. L'individu jeune n'est toutefois pas florifère, et ce n'est qu'après la mise en place successive du tronc, des branches, puis des rameaux, qu'un bourgeon latent situé à la base de l'axe épicotylé se développe et forme le stolon porteur de la sexualité.

Ces quelques exemples, ainsi que l'analyse de plusieurs espèces cauliflores et des données bibliographiques (LENT, 1966; H.O., 1970; PUNDIR, 1975; H.O.T., 1978; TAY, 1978), montrent que, quel que soit le degré de cauliflorie ou de ramiflorie d'une plante, l'apparition de la sexualité n'intervient qu'après la mise en place séquentielle de toutes les catégories d'axes végétatifs qui caractérisent le diagramme de l'espèce.

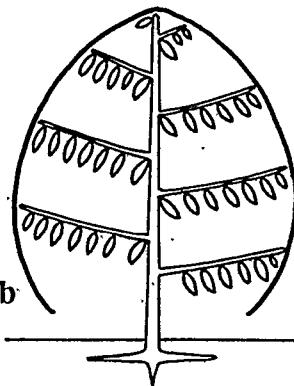
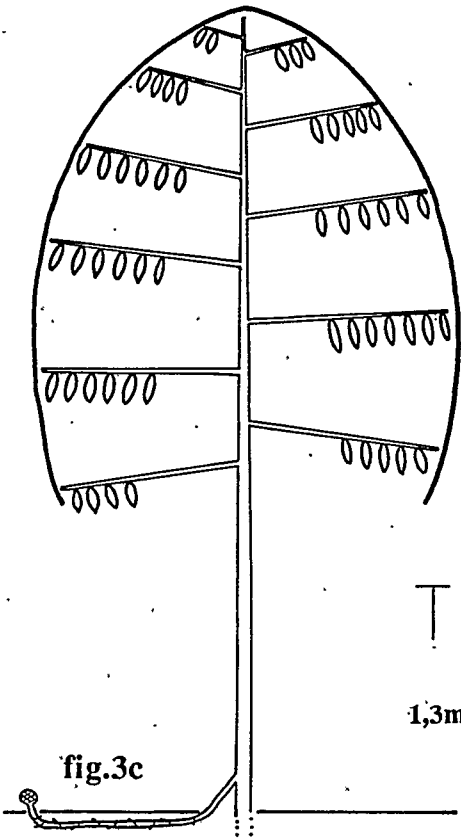
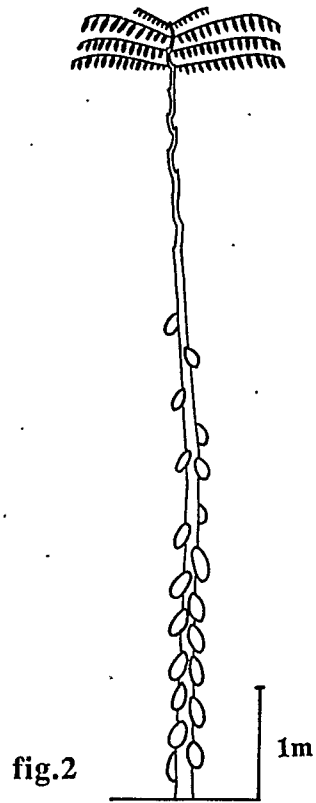
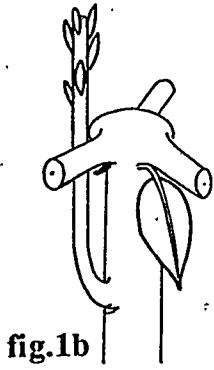
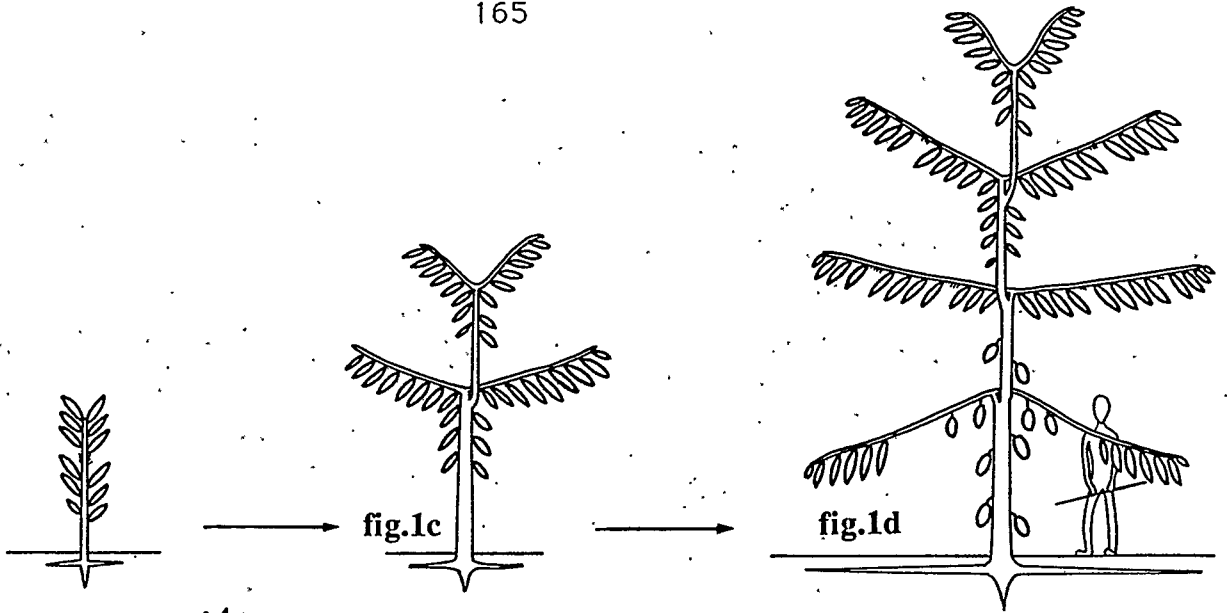
Comme dans les cas précédents, l'apparition des structures reproductrices représente donc un stade ultime de la différenciation végétative, et la particularité des plantes cauliflores s'exprime simplement par une disjonction spatiale entre la formation des axes feuillés et florifères.

**PLANCHE 40: Mode de croissance et apparition de la sexualité chez quelques plantes cauliflores.**

**FIGURE 1 (d'après H. O., 1970):** Le Cacaoyer, *Theobroma cacao* L. (STERCULIACEAE), est originaire d'Amazonie. Son mode de croissance, est conforme au modèle de NOZERAN. L'axe épicotylé (A1) orthotrope a une croissance rythmique (fig. 1a). Lorsqu'il atteint 1 à 1,5 m de haut, son méristème terminal cesse toute croissance, et forme un dôme parenchymateux, en même temps qu'à l'aisselle de ses trois ou six dernières feuilles les méristèmes axillaires forment un étage de trois à six branches plagiotropes. Après une phase de croissance de ces branches, le méristème axillaire d'une feuille du tronc située juste sous l'étage forme un nouvel axe orthotrope qui donnera à son tour un étage de branches (fig. 1b). Par la suite, le processus se répète, et le tronc, disposant des étages superposés de rameaux, se forme par un empilement de modules orthotropes (fig. 1c). Après la germination, la floraison a généralement lieu vers la troisième année après la mise en place du premier étage de branches plagiotropes. Elle apparaît sur les parties défeuillées du tronc et des branches latérales à l'aisselle d'anciennes feuilles tombées (fig. 1d).

**FIGURE 2 (d'après H.O.T., 1978):** *Theobroma speciosum* Spreng. (STERCULIACEAE) est également un arbuste amazonien. Son mode de croissance est identique à celui de l'espèce précédente. La floraison comme chez le cacaoyer apparaît sur l'arbre totalement structuré, une fois que les numéros d'ordre sont bien établis, mais les fleurs et les fruits ne se développent jamais sur les branches et sont localisés uniquement sur les modules orthotropes.

**FIGURE 3 (d'après TAY, 1978):** *Duguetia friesii* M. J. Jansen-Jacobs (ANNONACEAE) est un arbuste du sous-bois guyanais ne dépassant guère deux à trois mètres de haut dans les stations où nous l'avons observé. Son développement est conforme au modèle de ROUX. La plante jeune n'est pas florifère et présente un axe épicotylé monopodial orthotrope à croissance rythmique et phyllotaxie spiralée (fig. 3a). La ramification est diffuse (fig. 3b) et les branches (A2) plagiotropes à phyllotaxie distique peuvent elles aussi se ramifier et porter quelques A3 plus courts mais présentant les mêmes caractéristiques morphologiques que les A2. Sur le jeune arbuste alors conforme à son diagramme architectural (fig. 3c), un bourgeon latent situé à la base du tronc se développe et forme un stolon florifère qui poursuit sa croissance souterrainement ou juste au dessus de la couche d'humus. Bien que tous les individus adultes observés aient toujours présenté des axes inflorescentiels de dimensions plus modestes, TAY (1978) signale que ces stolons à croissance sympodiale peuvent se ramifier et atteindre 1,5 à 2 mètres de longueur. N. B.: les A3 ne sont pas représentés.





#### 4. LE CAS DE QUELQUES PLANTES A METAMORPHOSE

Qu'il s'agisse d'espèces à croissance monopodiale ou sympodiale, qu'elles soient cauliflores ou non, toutes les plantes que nous avons décrites sont conformes à leur modèle initial de croissance lors de leur première floraison, et la réitération adaptative, si elle a lieu, affecte des individus déjà sexualisés.

Parmi les arbres étudiés par EDELIN (1984), et qui présentent une métamorphose architecturale, le même comportement s'observe chez plusieurs espèces, mais, dans certains cas, l'apparition de la sexualité ne se produit qu'après la mise en place des complexes réitérés totaux qui forment les branches maîtresses de la cime. Comme l'illustrent les exemples de la **planche 41**, cette métamorphose peut s'effectuer suivant diverses modalités, mais, indépendamment des caractères morphologiques propres à chaque espèce, son déroulement reflète un processus morphologique commun: la plante en grandissant est de plus en plus ramifiée, et, selon une séquence précise et ordonnée, elle met en place les numéros d'ordres successifs qui définissent son diagramme. Par la suite, l'apparition d'ordres supplémentaires de ramification, morphologiquement équivalents à ceux qui les portent, provoque la transformation de ces derniers et la réitération totale de l'architecture élémentaire. Qu'elle soit terminale ou latérale, ce n'est qu'au terme de cette lente évolution qu'apparaîtra enfin la floraison.

Ces quelques exemples montrent que, contrairement à tous les cas précédemment cités, l'apparition de la sexualité chez certains végétaux peut être précédée par l'expression de la réitération, et être corrélée avec la mise en place d'une organisation architecturale plus complexe que le diagramme. Ces différences toutefois ne nous semblent pas fondamentales et, comme précédemment, la formation des premières structures reproductrices n'intervient que sur la plante ayant acquis un degré de structure spécifiquement bien défini.

Il est d'autre part intéressant de noter, qu'EDELIN (1984) observe chez plusieurs espèces (*Artocarpus elasticus* Reinw.-MORACEAE-Asie du Sud-Est; *Araucaria hunsteinii* K. Schum-ARAUCARIACEAE-introduit en Asie du Sud-Est;...) un changement dans la forme des feuilles quand s'effectue la métamorphose. Cette hétéroblastie qui intervient à un moment précis suggère, qu'au moins chez les espèces considérées, la plante conforme à son diagramme architectural - du moins dans sa définition en tant qu'expression spécifique du modèle (EDELIN, 1977) - n'ait pas encore subi toutes les modifications mineures qui confèrent à ses organes végétatifs une structure "adulte". La floraison, comme précédemment, n'interviendrait qu'au terme d'une lente séquence de différenciation végétative ne s'exprimant qu'à l'issue de la duplication complète de l'architecture élémentaire de l'organisme.

**PLANCHE 41 (d'après EDELIN, 1984): Apparition de la sexualité chez deux espèces arborescentes à métamorphose.**

**FIGURE 1 :** *Dipterocarpus costulatus* V. SI. (DIPTEROCARPACEAE) est un grand arbre forestier d'Asie du Sud-Est. La plante jeune possède un tronc monopodial orthotrope à phyllotaxie spiralée dont la croissance et la ramification sont rythmiques (fig. 1a et 1b). Les branches (A2) forment des étages régulièrement espacés. Elles sont plagiotropes, à phyllotaxie distique sur toute leur longueur excepté leur extrémité qui se redresse et acquiert une phyllotaxie spiralée. Ces branches se ramifient de façon rythmique et portent des A3 montrant les mêmes caractéristiques que les A2, mais plus courts. D'un verticille au suivant, les branches sont de plus en plus ramifiées et se redressent progressivement (fig. 1c). L'apparition successive d'ordres de ramification supplémentaires - axes d'ordre 4 puis 5 - s'effectue par vagues. Les axes de chaque catégorie acquièrent alors les caractéristiques morphologiques des ordres de ramification directement inférieurs (fig. 1d), et, lors de l'émission généralisée des rameaux d'ordre 5 (fig. 1e), les branches A2 acquièrent une architecture similaire à celle de l'arbre jeune.

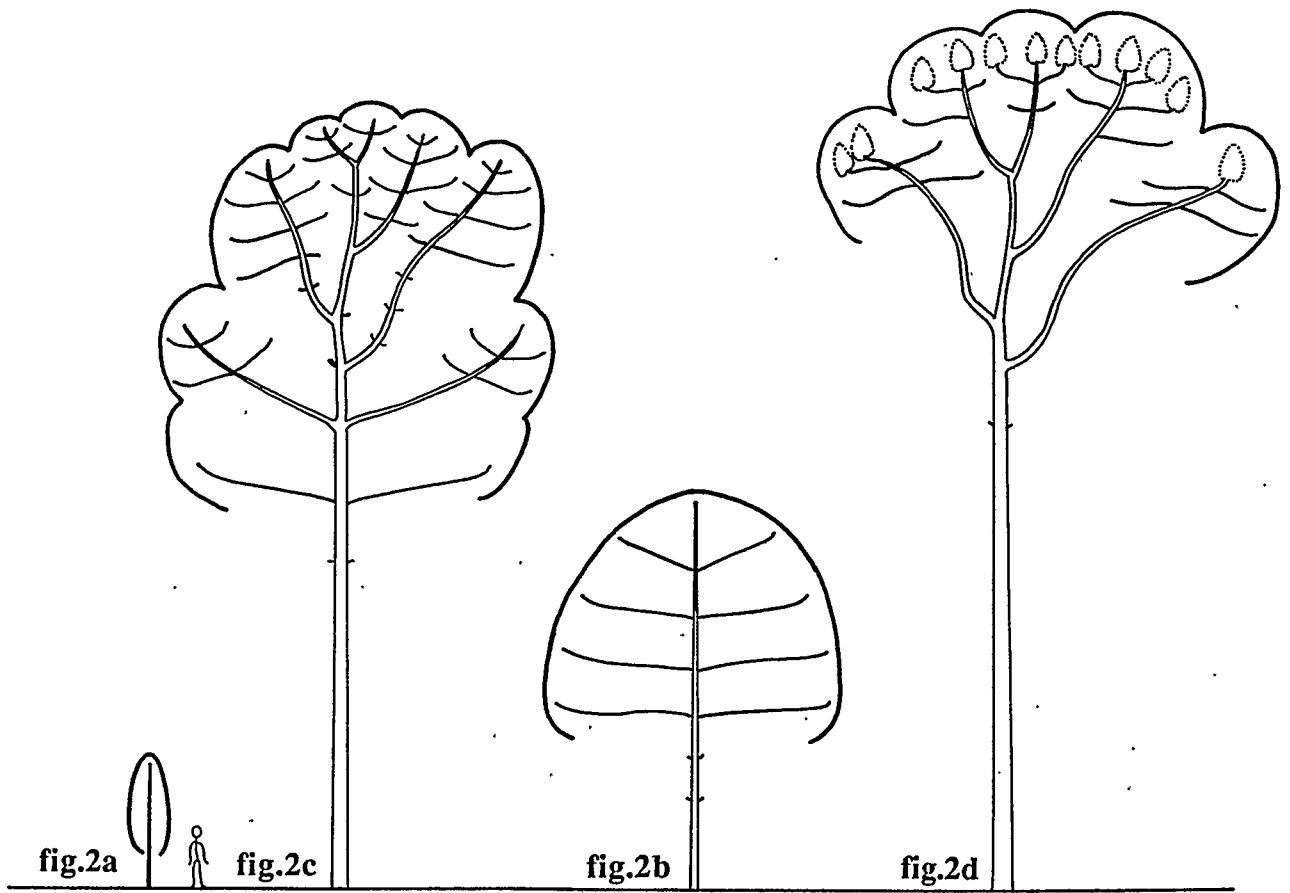
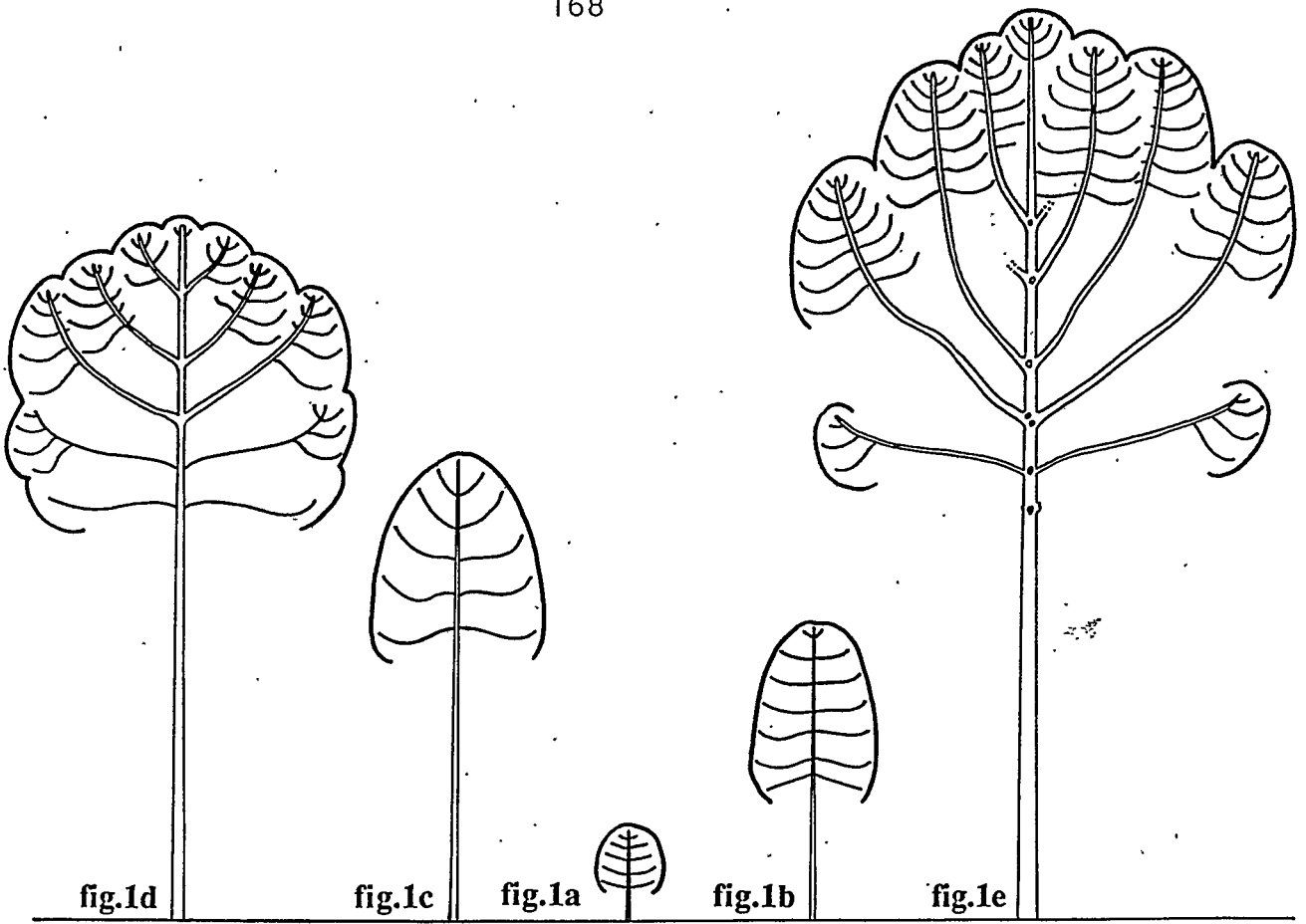
La sexualité apparaît à ce stade, et les inflorescences latérales sont portées par les ordres ultimes de ces complexes réitérés totaux sylleptiques qui forment les branches maîtresses de l'arbre adulte.

**FIGURE 2 :** Le "teck", *Tectona grandis* L. (VERBENACEAE) est une espèce arborescente dont l'aire naturelle recouvre plusieurs pays asiatiques soumis à un climat tropical à saison sèche très marquée.

L'arbre jeune (fig. 2a et 2b) a une croissance entièrement monopodiale et les feuilles sont opposées décussées sur tous les axes. Le tronc orthotrope à croissance rythmique forme des étages de branches plagiotropes dont l'extrémité est oblique. Sur la plante âgée, les branches se ramifient et forment des A3 présentant les mêmes caractères morphologiques mais à durée de vie brève. Lorsque la plante est régulièrement ramifiée jusqu'à l'ordre 3, elle exprime la totalité de son diagramme. Plus tard, l'apparition discrète (fig. 2c) puis généralisée (fig. 2d) de rameaux supplémentaires d'ordre 4 s'accompagne d'un renforcement et d'un redressement des branches concernées qui deviennent architecturalement identiques à l'arbre jeune et établissent l'infrastructure de la cime.

La floraison apparaît à ce stade (fig. 2d), et les inflorescences, terminales sur tous les axes, mettent fin à cette phase de croissance monopodiale. Le développement ultérieur est sympodial et assuré par la croissance de rameaux axillaires non ramifiés, qui fleuriront terminalement à leur tour.

**N. B.:** les ordres ultimes ne sont pas figurés.



## 5. LE CAS DES PLANTES MONOCARPIQUES

Chez les plantes monocarpiques, l'expression de la sexualité puis son achèvement jusqu'à la dissémination des semences ne sont suivies par aucune reprise de croissance végétative et entraînent leur mort. Aussi, ces dernières occupent-elles une place particulière au sein de ce chapitre. Notre étude ayant essentiellement portée sur des plantes polycarpiques, nous utiliserons dans ce paragraphe des données issues de la bibliographie.

Dans la plupart des cas, les plantes monocarpiques sont monocaulées et se rattachent au modèle de HOLTUM. La floraison terminale correspond alors au stade ultime de différenciation de l'axe épicotylé (A1) qui parcourt à lui seul la séquence entière de différenciation de l'organisme, de la germination à la floraison puis la mort. Fréquente chez les herbacées (JEANNODA-ROBINSON, 1977), cette catégorie caractérise également des organismes arborescents (pl. 42, fig. 1), notamment plusieurs espèces de palmiers (CORNER, 1966; HOLTUM, 1955; MOORE, 1973; TOMLINSON, 1971; TOMLINSON et SODERHOLM, 1975...).

**Chez les arbres ramifiés, la monocarpie est plus rare :**

- VEILLON (1971) décrit le cas d'une APOCYNACEAE arborescente de Nouvelle Calédonie, *Cerberiopsis candelabrum* Vieill., qui peut atteindre 20 à 30 mètres de haut et présenter jusqu'à cinq ordres de ramifications successifs. Lorsqu'apparaît la floraison, sur la plante conforme au modèle architectural de SCARRONE, le développement des inflorescences terminales concerne l'ensemble des méristèmes apicaux de l'arbre et entraîne sa mort (pl. 42, fig. 2).

- Les bambous (POACEAE - BAMBUSOIDEAE) nous offrent d'autres exemples de monocarpie chez des plantes ramifiées. Bien que la floraison grégaire de plusieurs espèces appartenant à ce groupe ait donné lieu à de nombreuses discussions et interprétations (SUESSENGUTH, 1925; Mc CLURE, 1966; JANZEN, 1976; NUMATA et al., 1974, ...), la dynamique de croissance de ces plantes, de la germination jusqu'à l'apparition de la sexualité est encore insuffisamment connue. L'analyse de *Bambusa arundinacea* Retzuis (H.O.T., 1978) s'avère néanmoins utile pour notre propos (pl. 42, fig. 3). La jeune plante présente une croissance d'établissement sympodiale et souterraine au cours de laquelle elle édifie successivement des modules de dimensions croissantes. Après plusieurs années, ces modules peuvent atteindre 25 mètres de haut et

sont abondamment ramifiés. La plante exprime alors totalement son diagramme architectural et c'est sur une telle structure qu'apparaît la sexualité, terminale sur les ordres ultimes de ramification.

- Citons enfin le cas de la légumineuse arborescente *Tachigalia versicolor* Sandl. (CÆSALPINIACEAE) d'Amérique tropicale rapporté par FOSTER (1977). Chez cette espèce, la floraison apparaît pour la première fois sur de très grands individus, profusément ramifiés et atteignant la voûte forestière. Selon FOSTER (1977), la floraison peut être synchrone chez plusieurs individus, mais n'affecte jamais tous les arbres d'un même lieu. Le développement des inflorescences, puis des infrutescences jusqu'à la dispersion des fruits s'étale sur plusieurs mois au terme desquels l'arbre finit par mourir. Des observations personnelles en Guyane française chez une espèce voisine, *Tachigalia paniculata* Aublet, dont les individus présentent un comportement identique, montrent que ces arbres sont totalement réitérés, lors de l'apparition de la sexualité.

\*

Nous voyons donc que, la monocarpie, si elle est le plus souvent le fait de plantes monocaules, peut aussi affecter des plantes architecturalement plus complexes. Mais, dans tous les cas, la formation des premières structures reproductrices s'effectue pour des individus présentant les mêmes niveaux d'organisation structurale que ceux observés chez les plantes polycarpiques.

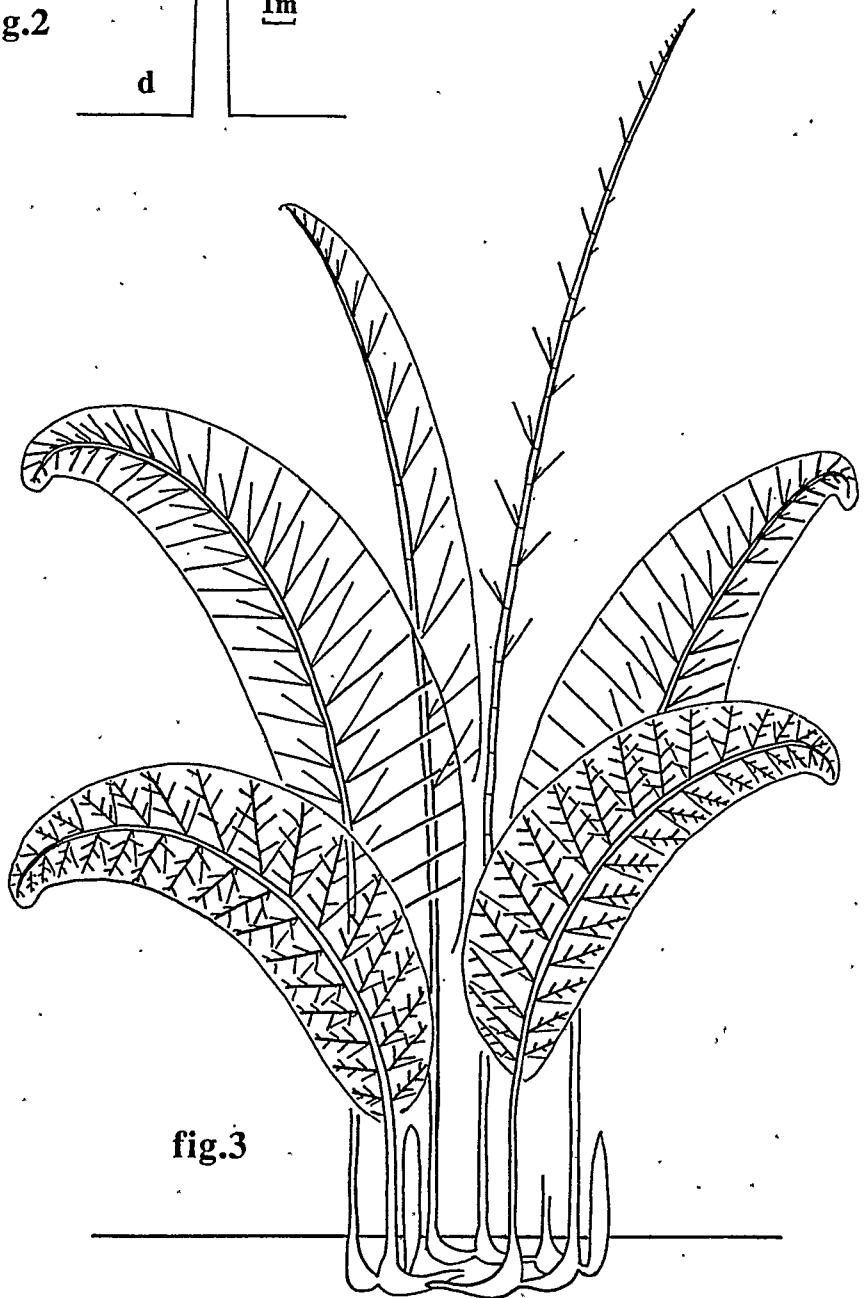
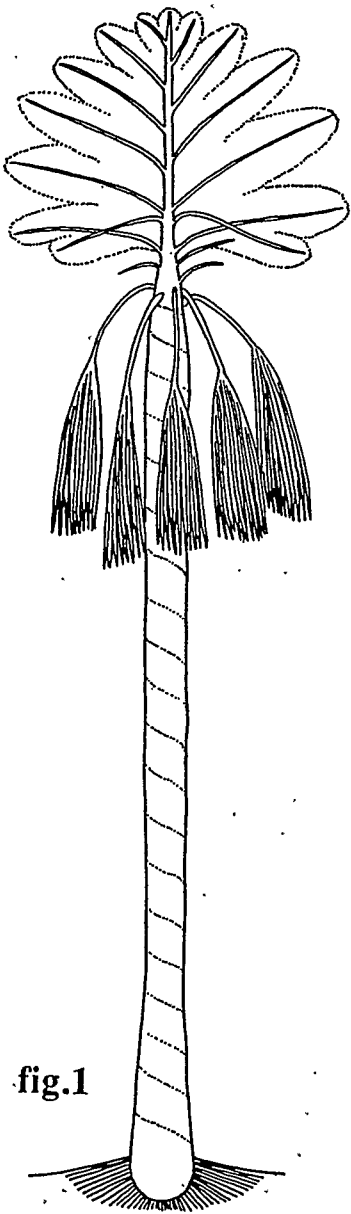
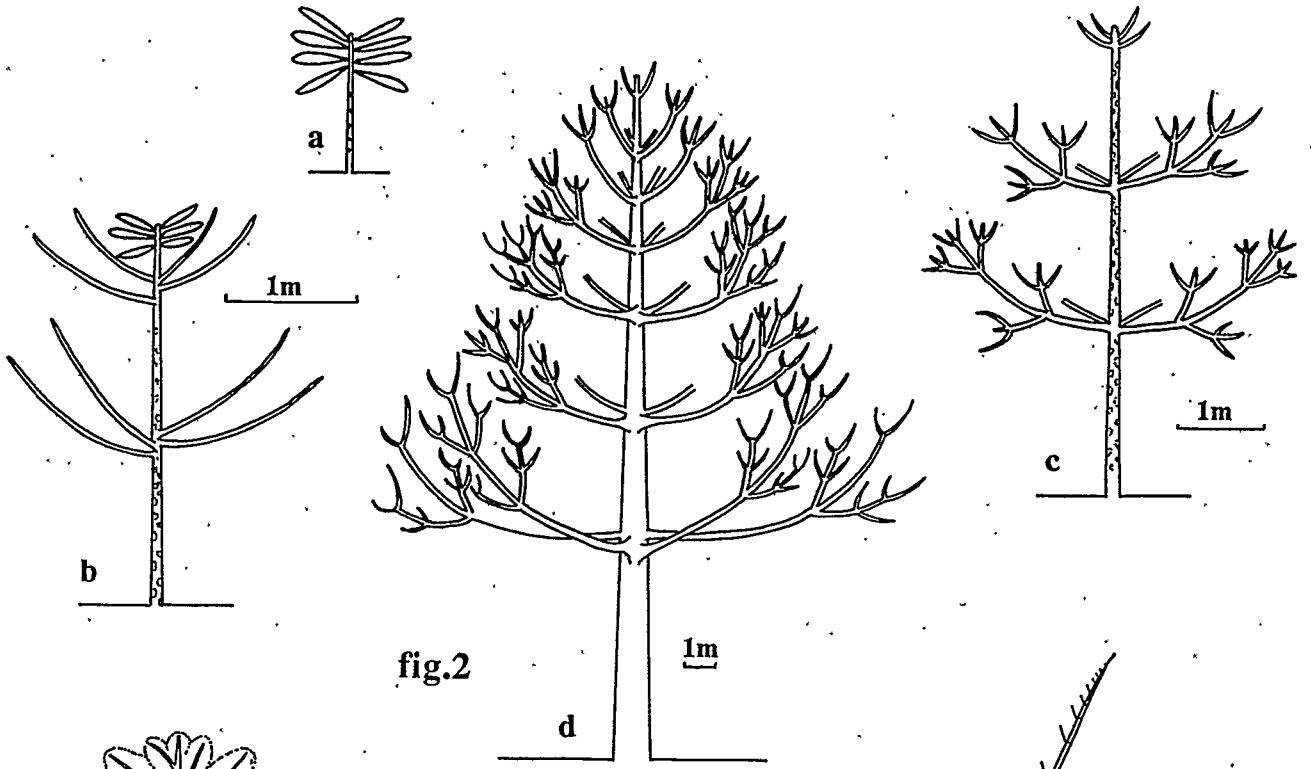
---

**PLANCHE 42 : architecture de quelques plantes monocarpiques.**

**FIGURE 1** (d'après H. O. T. , 1978): *Corypha elata* Roxb. (ARECACEAE - Asie du Sud Est). L'individu représenté est âgé de 44 ans et mesure 19 mètres.

**FIGURE 2** (d'après VEILLON, 1971): quelques étapes de croissance chez *Cerberiopsis candelabrum* Vieill. (APOCYNACEAE - Nouvelle Calédonie): 2a, forme de jeunesse; 2b et 2c, croissance et ramification rythmiques; 2d, un arbre adulte de 23 m. hauteur (les inflorescences ne sont pas représentées).

**FIGURE 3** (d'après H. O. T. , 1978): *Bambusa arundinacea* Retzuis (POACEAE - Asie tropicale).



## 6. CONCLUSION

L'apparition de la sexualité peut s'effectuer suivant de nombreuses modalités. Néanmoins, au-delà de cette diversité, un même processus sous-jacent semble exister.

Chez toutes ces espèces, les premières fleurs ne sont formées qu'au terme d'une phase de maturation de l'organisme, au cours de laquelle, la plante augmente de volume, met en place tous ses organes morphologiquement différents, et s'achemine pas à pas vers un degré de structure déterminé.

Partant de la graine, cette maturation procède par étapes successives dont chacune est conditionnée par la précédente et détermine la suivante. L'expression de cette séquence dépend alors du mode de croissance de chaque espèce. Chez *Noisettia longifolia*, la plante issue de la germination émet, d'un nœud au suivant, des feuilles de dimensions croissantes, et ce n'est qu'après l'émission d'un nombre donné de nœuds, associés à un seuil de surface foliaire, que sont formées les premières fleurs sur l'axe unique. De la même façon, chez *Symphonia globulifera*, les numéros d'ordre successifs sont formés dans un ordre déterminé, et la sexualité n'apparaît qu'après l'acquisition par la plante d'une structure bien définie, sur les rameaux courts ultimes. Parfois, ce sont essentiellement les paramètres quantitatifs qui permettent de suivre la maturation de la plante. Ainsi, chez *Encyclia vespa*, la plante jeune émet des modules successifs de plus en plus volumineux, et la première inflorescence ne se développe qu'à partir d'un certain nombre de modules émis et lorsque ceux-ci ont atteint une certaine taille, ces deux événements étant entièrement corrélés dans les conditions normales de croissance de cette espèce.

L'existence, chez toutes ces espèces, d'une séquence de différenciation végétative initiale qui fait intervenir des paramètres qualitatifs et quantitatifs, et au cours de laquelle la plante est incapable de fleurir, indique la nécessité pour celle-ci d'atteindre une structure minimale avant d'acquérir cette aptitude.

Chez les plantes monoaxiales comme *Noisettia longifolia*, ou chez les plantes modulaires qui ne présentent qu'un type de module et fleurissent directement sur l'axe épicotylé comme *Psychotria sp.*, *Solanum subinerme* ou *Piper paramaribense*, cette structure est atteinte de façon plus ou moins linéaire.

Chez la plupart des autres plantes qui présentent une architecture aérienne ramifiée, cette structure est au contraire atteinte par paliers successifs qui correspondent à l'émission des différents ordres de ramification. Ces différences toutefois ne nous semblent pas fondamentales, et ne font que traduire des degrés d'intégration plus ou

moins importants. En effet, partant de la graine, chaque nouvel ordre de ramification n'est émis que lorsque les axes qui le portent sont bien établis, et la sexualité ne peut apparaître que lorsque toutes les catégories d'axe sont différenciées. La structure de la plante lors de la formation des premières inflorescences dépend alors étroitement du degré de différenciation entre les catégories d'axes successifs et de l'importance relative des paramètres quantitatifs et qualitatifs.

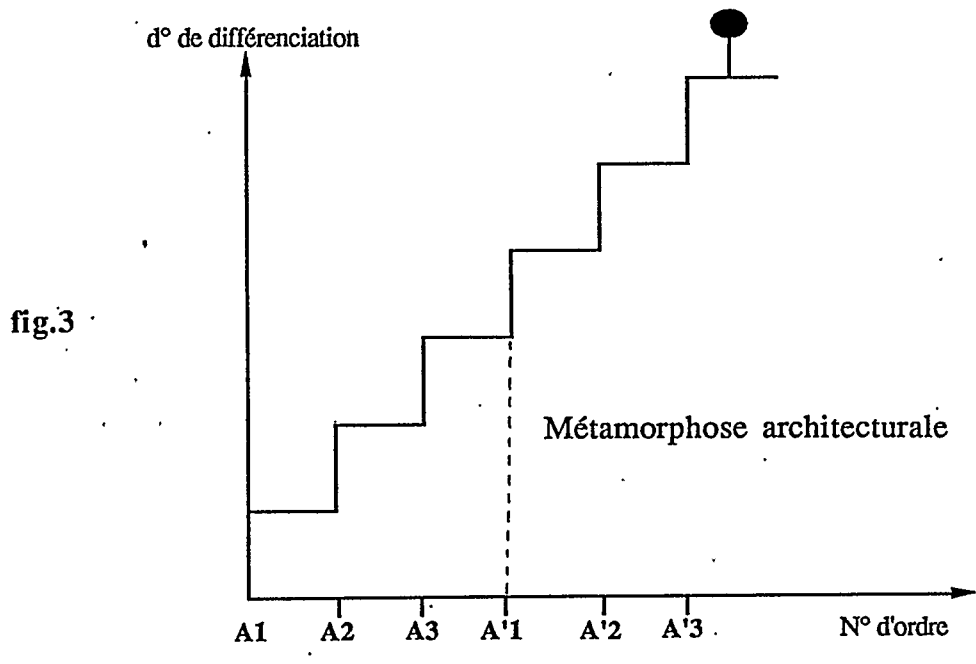
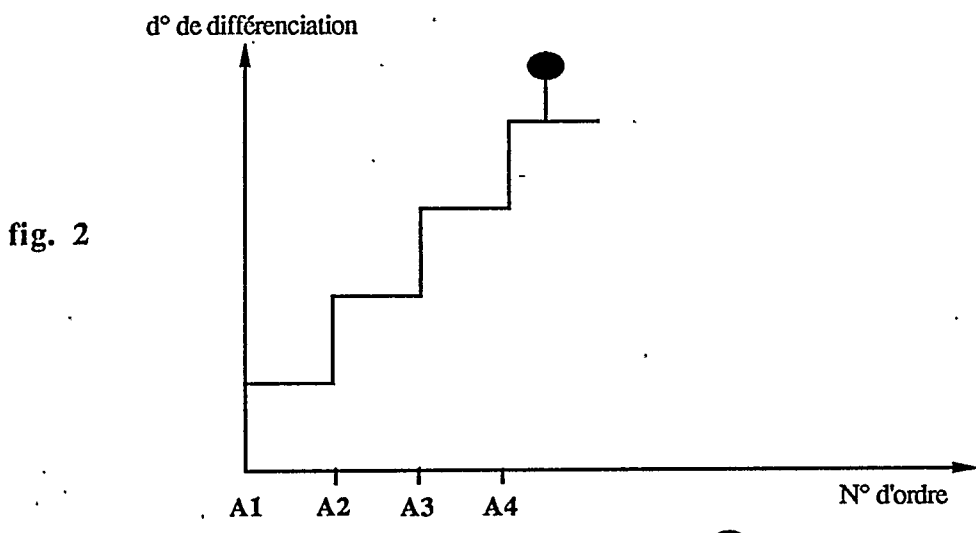
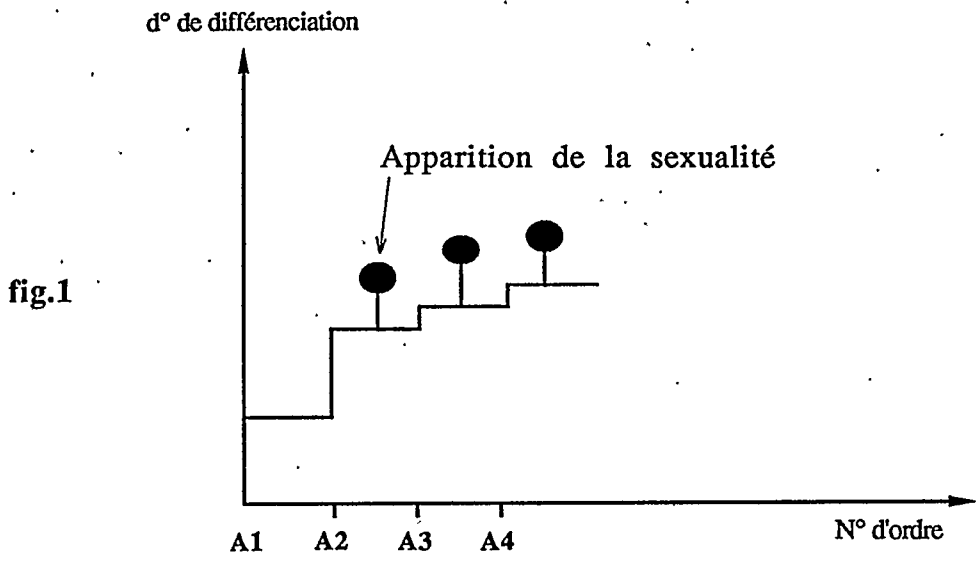
- Chez toutes les espèces décrites dans ce travail, et chez plusieurs autres issues de nos propres observations ou de celles de divers auteurs, la formation des premières structures reproductrices a lieu sur la plante conforme à son diagramme architectural, et la structure de la plante au moment de l'apparition de la sexualité semble étroitement liée au degré de différenciation entre les ordres successifs de ramification. Deux situations semblent alors possibles :

1. Si à partir d'un ordre de ramification, les axes successifs sont morphologiquement très semblables les uns aux autres, la sexualité peut apparaître avant l'expression totale du diagramme architectural. Du fait même de la faible différenciation des axes successifs, la floraison pourra alors se manifester sur plusieurs ordres de ramification. Ainsi, chez *Trema micrantha*, la sexualité apparaît dès la formation des A2, mais les A3 sont morphologiquement semblables aux A2, et fleuriront au fur et à mesure de leur formation (pl. 43, fig. 1).

2. Par contre, si toutes les catégories d'axes qui définissent le diagramme montrent des caractères propres, nettement différents d'un ordre au suivant, la sexualité n'apparaît qu'après l'expression totale du diagramme. Ceci est particulièrement net chez les plantes dont les ordres ultimes de ramification sont des rameaux courts (*Symphonia globulifera*), mais se retrouve chez les plantes à croissance d'établissement sympodiale, comme *Encyclia vespa*, où ce sont essentiellement les paramètres quantitatifs qui définissent de profondes différences entre les ordres successifs de ramification (pl. 43, fig. 2).

- Enfin, chez plusieurs arbres qui présentent une métamorphose architecturale, l'expression du diagramme architectural détermine l'apparition des complexes réitérés, mais ce n'est qu'après la duplication totale de leur architecture élémentaire que ces plantes atteignent un degré de structure nécessaire et suffisant à la formation des premières inflorescences (pl. 43, fig. 3).





Nous voyons donc, qu'au-delà des diverses modalités d'expression propres à chaque espèce, **l'apparition de la sexualité, dans tous les cas, reste subordonnée à la mise en place préalable par la plante d'un degré de structure minimal.**

Notons dès à présent, que ce degré de structure - au sein d'une même espèce et pour des conditions écologiques données - peut être directement corrélé à une "taille minimale" ou une "durée minimale" de la période juvénile. Néanmoins, comme nous le verrons plus loin (cf. chapitre 3), l'influence des facteurs écologiques peut provoquer des décalages entre ces divers paramètres, et pour un même degré de structure spécifique, les premières inflorescences pourront apparaître sur des individus de taille ou d'âge variable.

Enfin, notons que l'existence d'un degré de structure minimal nécessaire à l'apparition de la sexualité (qui peut s'exprimer en nombre de nœuds et/ou en ordre de ramification) n'est pas le fait des seules espèces présentées ici, mais ressort également des travaux de différents auteurs.

Ainsi, PURVIS (1934) montre que chez le Seigle, l'initiation florale, quelles que soient les conditions de culture, ne peut avoir lieu avant l'émission par la plante d'au moins 7 feuilles. Chez des plantes ligneuses plus complexes comme le pommier (*Malus pumila* Mill.), RAIMBAULT (1984) observe que l'apparition des premières fleurs semble liée à l'acquisition par l'arbre d'une "dimension" minimale qui se mesure non pas en termes géométriques, mais en nombre de nœuds entre le collet et un bourgeon floral situé sur l'axe principal ou sur une branche latérale, les structures reproductrices étant très généralement portées par les ordres ultimes qui sont des rameaux courts.

De ces résultats sont également à rapprocher ceux obtenus par ABBOT (1970, 1977) sur le bourgeon floral du Pommier qui montrent que, chez la variété "Cox's Orange Pippin", l'initiation florale du bourgeon ne peut avoir lieu qu'après la formation préalable par cet axe court de 21 primordia foliaires qui se répartissent en: 9 cataphylles, 3 feuilles intermédiaires, 6 "vraies" feuilles et 3 bractées. Ce nombre minimal de nœuds nécessaire pour que l'initiation florale ait lieu, serait plus faible et probablement de 16 chez la variété "Golden Delicious", et se retrouverait - à des variantes variétales ou spécifiques près - dans les genres *Pyrus*, *Malus* et *Prunus* (LUCKWILL, 1974).

**L'existence, chez toutes ces espèces, d'une structure minimale en deçà de laquelle la plante est inapte à fleurir, implique qu'il existe un seuil de différenciation dans son développement, qui marque la limite entre un fonctionnement purement végétatif et un fonctionnement reproductif.**

## Chapitre 2.

### LES PHASES ULTERIEURES DU DEVELOPPEMENT: "L'ENVAHISSEMENT PAR LA FLORAISON".

L'existence d'une phase de maturation entièrement végétative, et d'une phase adulte reproductive montre que toutes les parties d'une plante n'ont pas des propriétés identiques. Notamment, l'aptitude à la floraison n'est pas également répartie sur tous les méristèmes de la plante intacte.

Chez toutes les espèces analysées, la floraison, une fois apparue, tend à occuper une place de plus en plus importante au sein de l'organisme et semble progressivement envahir le végétal au cours des phases successives de son développement. Mais au-delà de l'impression ressentie par un observateur, cet "envahissement par la floraison", pour reprendre les termes de EDELIN (1984), semble traduire une réalité morphogénétique que nous allons tenter de définir.

S'exprimant de façons diverses d'une espèce à l'autre, cet envahissement par la floraison se déroule de façon continue jusqu'à la mort de l'individu. Néanmoins, pour plus de commodité et une meilleure compréhension du phénomène, il nous semble préférable d'analyser ses manifestations en relation avec les étapes architecturales majeures qui jalonnent la vie de la plante. Pour cela, nous étudierons successivement la répartition de la sexualité en fonction de l'architecture du végétal, sur l'individu encore conforme à son diagramme initial, puis sur l'individu réitéré.

# 1. L'ENVAHISSEMENT PAR LA FLORAISON DE LA PLANTE CONFORME À SON MODELE INITIAL: LA NOTION DE "GRADIENT DE FLORAISON".

## 1. 1. L'analyse des faits.

Si l'on considère tous les exemples analysés dans la deuxième partie de ce travail, il apparaît que l'envahissement par la floraison peut s'exprimer suivant de très nombreuses modalités qui semblent dépendre du mode de croissance de chaque espèce et plus précisément de son degré de ramification, du degré de différenciation entre ses catégories d'axes végétatifs, et de la position terminale ou latérale de sa sexualité.

Chez les plantes monoaxiales et à floraison latérale, ou chez les plantes qui présentent un tronc et des branches latérales bien individualisés, l'envahissement par la floraison peut être matérialisé directement par l'analyse des productions axillaires successivement émises le long de l'axe épicotylé.

- Dans quelques cas, ces productions axillaires sont directement, en partie (*Trema micrantha*, *Rhynchantera grandiflora*,...), ou en totalité (*Noisettia longifolia*) des inflorescences dont la structure et/ou l'abondance varie le long de l'axe principal.

Ainsi, chez *Noisettia longifolia* ou chez *Trema micrantha*, les premières inflorescences formées sur l'axe épicotylé sont petites, pauciflores et l'anthèse n'est que rarement suivie d'une fructification. Par la suite, les inflorescences formées au cours de la croissance de cet axe sont, d'un nœud au suivant, de plus en plus ramifiées et fructifères jusqu'à atteindre un nombre moyen de fleurs par inflorescence caractéristique de l'espèce et stable au niveau des nœuds situés au sommet de l'axe principal. Chez *Rhynchantera grandiflora*, la répartition des inflorescences est discontinue le long des axes mais traduit une évolution analogue. Ainsi, de la base au sommet de l'axe épicotylé, les inflorescences successivement émises, d'une zone de floraison à la suivante, sont de plus en plus ramifiées et abondantes et finissent par former un vaste ensemble inflorescentiel tout au sommet de l'axe.

- Chez les végétaux ramifiés, qu'ils portent ou non des inflorescences sur le tronc, l'analyse de la répartition de la sexualité sur les branches latérales en fonction de leur insertion plus ou moins apicale sur le tronc traduit, elle aussi, un envahissement par la floraison acropète qui peut être quantifié par l'analyse structurale de ces branches.

Ainsi, chez *Trema micrantha*, on note que le nombre de nœuds formés avant l'apparition de la première inflorescence axillaire de chaque branche diminue

régulièrement lorsque le rang ontogénique des rameaux augmente. Chez *Symphonia globulifera*, le nombre d'unités de croissance et le nombre de nœuds développés par une branche entre son point d'insertion sur le tronc et le premier rameau court florifère diminue d'un étage au suivant pour devenir minimal et stable au sommet des individus âgés. De même chez *Piper cf. hispidum*, le nombre de modules stériles formés par chaque branche avant l'apparition du premier module florifère est d'autant plus faible que ces branches sont insérées plus haut sur le tronc. Enfin, chez *Isertia spiciformis* ou *Isertia coccinea* on note que, de la base au sommet du tronc, l'apex des branches latérales d'ordre 2 se transforme en inflorescence après la formation d'un nombre de nœuds de plus en plus faible.

Chez la plante jeune, cette apparition de la sexualité à partir d'un nombre de nœuds, d'unités de croissance ou de modules d'autant plus faible que les branches sont de rang plus élevé, se traduit par une répartition des inflorescences à l'extérieur d'une zone centrale stérile de forme plus ou moins conique ou ogivale, ce qui ressort également de diverses observations effectuées chez plusieurs espèces d'EUPHORBIACEAE (ROUX, 1966), de gymnospermes (EDELIN, 1977), de *Phyllanthus* (BANCILHON, 1969, 1971) ou encore chez le pommier (RAIMBAULT, 1984), ou le Caféier *Coffea arabica* L. "var. nain" (LAURI, 1988), et rappelle la zone centrale conique juvénile observée dès 1954 par SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL chez le Hêtre.

Cet envahissement par la floraison toutefois ne s'exprime pas uniquement le long de l'axe épicotylé, mais peut également se manifester le long des branches latérales.

Chez *Piper cf. hispidum*, lorsque des branches latérales d'ordre 3 sont formées, on note que le nombre de modules stériles qu'elles développent avant de fleurir est d'autant plus faible que leur insertion est plus distale sur une branche latérale d'ordre 2. De même, chez *Rhynchantera grandiflora*, les premières inflorescences des rameaux d'ordre 3 sont d'autant plus ramifiées et abondantes, et la mort ou la transformation de leur apex intervient d'autant plus tôt, que ces A3 sont insérés en position plus distale sur un même A2, et cette situation se retrouve sur les A4 par rapport aux A3,... Chez *Isertia spiciformis* et *Isertia coccinea*, cette évolution est plus nette encore du fait de la position terminale de la sexualité et du grand développement atteint par les branches: chez ces deux espèces, le nombre de nœuds développés par un axe d'ordre N avant la transformation de son apex en inflorescence est d'autant plus faible que son insertion est plus distale sur l'axe d'ordre N-1 qui le porte.

L'analyse de ces diverses espèces montre que l'on retrouve de la partie proximale à la partie distale d'une branche une évolution tout à fait semblable à celle observée de la base au sommet de l'axe issu de la germination, et, de manière générale, il apparaît que **la floraison d'un axe intervient à partir d'un nombre de nœuds, d'unités de croissance, de modules,...d'autant plus faible qu'il est de rang plus élevé.**

Mais l'exemple des plantes qui présentent plusieurs ordres de ramification successifs florifères révèle également que l'envahissement par la floraison ne s'exprime pas uniquement en fonction du rang ontogénique des rameaux: si l'on considère globalement tous les axes de même numéro d'ordre d'une plante, ces derniers, indépendamment de leur rang ontogénique fleurissent à partir d'un nombre de nœuds ou de modules toujours plus faible que l'axe qui les porte. Ainsi, chez *Trema micrantha*, tous les A3, indépendamment de leur position sur la plante, développent des inflorescences latérales dès la première aisselle formée. Chez *Piper cf. hispidum*, les branches latérales d'ordre 3 fleurissent à partir d'un nombre de modules émis toujours inférieur à celui formé par les branches latérales d'ordre 2 qui leur ont donné naissance. Chez *Rhynchantera grandiflora*, les premières inflorescences d'un axe sont d'autant plus ramifiées et abondantes, et son apex meurt ou se transforme en inflorescence à partir d'un nombre de nœuds, d'autant plus faible que cet axe est d'ordre plus élevé. Chez *Isertia coccinea* dont les individus présentent un grand nombre de numéros d'ordre successifs florifères, cette évolution est plus nette encore et, d'un numéro d'ordre au suivant, on note une décroissance régulière du nombre de nœuds formés sous l'inflorescence.

**Cet envahissement par la floraison en fonction de l'ordre de ramification est alors évident et devient la règle chez les plantes modulaires qui sont construites à partir d'un seul type de module.** Dans quelques cas, cet envahissement par la sexualité est discret et ne s'exprime que par la structure des inflorescences successivement émises. Ainsi, chez *Solanum subinerme*, la première inflorescence est pauciflore puis, d'un module au suivant, les inflorescences sont de plus en plus ramifiées jusqu'à atteindre un nombre moyen de fleurs par inflorescence qui reste stable d'un module au suivant à la périphérie de la plante.

Chez *Psychotria sp.*, on retrouve une situation semblable à celle observée sur les branches latérales des individus d'*Isertia coccinea*, et les modules successifs présentent sous l'inflorescence terminale un nombre de nœuds d'autant plus faible qu'ils sont d'ordre plus élevé.

## 1. 2. Conclusions

Au-delà des diverses modalités de son expression, il apparaît donc que l'envahissement par la floraison est sous la dépendance de deux facteurs essentiels qui sont, d'une part **l'influence du rang ontogénique d'un organe**, et d'autre part **l'influence de son ordre de ramification**.

Suivant le mode de croissance et le degré de différenciation entre les catégories d'axes de chaque plante, ces deux facteurs peuvent agir ensemble ou séparément. Chez les plantes monocauls (*Noisettia*,...) ou qui ne présentent qu'un seul ordre de ramification florifère (*Symphonia*,...), l'envahissement par la sexualité s'exprime exclusivement en fonction du rang ontogénique des inflorescences ou des branches florifères. Chez les plantes modulaires, au contraire, l'influence du numéro d'ordre des axes qui portent la sexualité est dominante (*Solanum*, *Psychotria*,...); entre ces deux extrêmes, existe toute une gamme de possibilités qui font intervenir une action conjuguée de ces deux facteurs (*Rhynchantera*, *Isertia*, *Trema*, *Piper cf. hispidum*,...).

Dans tous les cas analysés, **il est possible de quantifier cet envahissement par la floraison**. Bien sûr, chaque espèce en fonction de son architecture, de sa structure, de son mode de croissance impose ses propres modalités qui se réfèrent à des paramètres aussi variés que: la structure des inflorescences (*Noisettia*, *Solanum*, *Trema*, *Rhynchantera*,...), le nombre de modules stériles formés avant l'apparition de la sexualité (*Piper cf. hispidum*), le nombre de nœuds développés sous l'inflorescence terminale d'un axe (*Isertia*, *Psychotria*,...) ou entre le point d'insertion d'une branche et sa première inflorescence (*Symphonia*, *Trema*),... Mais, il est remarquable de constater que ces paramètres évoluent toujours dans le même sens, et traduisent à l'échelle de la plante entière, conforme à son diagramme, une "capacité de produire des fleurs", un "degré de sexualisation" ou pour citer les termes de CHOUARD (1962), une "propension à fleurir" croissante de la base à la périphérie de la plante.

Ainsi, qu'il s'exprime en fonction du rang ontogénique des organes, en fonction de leur numéro d'ordre, ou par une combinaison des deux, et qu'il soit matérialisé par la structure ou par la répartition des inflorescences, l'envahissement par la floraison traduit, chez toutes ces espèces, l'existence d'un **"gradient de floraison"** qui s'exerce **en direction acropète** et parcourt la totalité de l'organisme végétal de sa base à sa périphérie.

L'existence d'un tel gradient de floraison chez toutes les espèces présentées, et les diverses modalités de son expression nous incitent à quelques remarques.

### 1. 2. 1. GRADIENTS APPARENTS ET GRADIENTS LATENTS DE FLORAISON.

Chez toutes les espèces que nous venons de décrire et chez quelques autres tirées de la bibliographie (ROUX, 1966; SELL, 1969; BANCILHON, 1969, 1971; LOROUGNON, 1971; EDELIN, 1977, 1984;...) ce gradient est apparent, spontanément exprimé, et son existence est décelable par la simple observation morphologique de la plante intacte. Dans d'autres cas au contraire, il semble que ce gradient de floraison puisse exister à l'état latent, potentiel, à l'intérieur des tissus de la plante mais ne soit révélé par aucune manifestation extérieure.

- Ainsi, chez *Solanum subinerme*, nous avons vu que, chez certains individus, l'axe épicotylé n'était ramifié qu'en position subterminale et ne traduisait la présence d'aucun gradient directement visible. Mais, chez la même espèce, des rameaux proleptiques peuvent apparaître tout le long de l'axe issu de la germination et leur apex se transforme alors en inflorescence terminale après avoir émis un nombre de nœuds foliaires d'autant plus faible que leur insertion est plus haute sur cet axe.

Il est alors intéressant de constater que l'existence d'un gradient de floraison, sans être morphologiquement exprimé sur la plante intacte, peut être révélé par l'expérimentation.

- Par des décapitations le long de l'axe non ramifié d'une Orchidée monopodiale hybride, *Aranda Deborah*, GOH (1975) montre que la nature des productions axillaires développées à la suite du traumatisme est directement corrélée à leur position sur la tige. Ainsi, lorsque la décapitation a lieu juste au-dessous de l'apex, les pousses latérales évoluent en inflorescences, tandis qu'elles forment une tige végétative si la même opération est pratiquée à la base de l'axe.

- De même, chez le Cotonnier *Gossypium hirsutum* L. var. Allen (MALVACEAE) du modèle architectural de PETIT, ATTIMS (1969), par des décapitations échelonnées le long du tronc et des branches, parvient à définir plusieurs secteurs qui, de la base (collet) à la périphérie (parties distales du tronc et des branches latérales) de la plante, se définissent par un "degré de sexualisation" croissant (pl. 44, fig. 1).

- Mais, plus éloquent encore est le cas, bien connu et étudié par de nombreux auteurs, du Tabac *Nicotiana tabacum* L. cultivar "Wisconsin 38" (SOLANACEAE). Les individus de ce cultivar montrent un axe épicotylé orthotrope qui se termine par une inflorescence et porte de grandes feuilles dont les aisselles abritent un bourgeon latent. Ces bourgeons peuvent néanmoins parfois se développer, et évoluer en pousses feuillées florifères. Ils révèlent alors un "gradient de propension à fleurir" estimée par l'inverse du



nombre de feuilles émises avant floraison et croissante de la base au sommet de l'axe principal (CHOUARD et al., 1970). Mais différentes expériences réalisées sur des plantes plus jeunes, non encore ramifiées, montrent que ce gradient de floraison acropète spontanément exprimé n'est que le reflet d'un gradient interne qui existe à l'état latent dans les tiges de Tabac.

Ainsi, par des décapitations échelonnées le long de l'axe principal de cette variété de Tabac, MAC DANIEL et HSU (1976) provoquent l'entrée en fonctionnement des bourgeons axillaires et montrent que leur développement reproduit une tige florifère formant un nombre de nœuds, d'autant plus faible que le traumatisme a été pratiqué plus haut sur l'axe.

De même, par la mise en culture *in vitro* de fragments de tiges, prélevés à différents niveaux sur l'axe principal de cette même variété de Tabac, CHOUARD et AGHION (1961), AGHION-PRAT (1965), PRAT (1976) montrent que les bourgeons néoformés présentent une précocité de floraison (exprimée par le nombre de feuilles formées avant floraison et le développement plus ou moins complet des fleurs) et un nombre de bourgeons floraux développés sur le cal croissants avec le niveau de prélèvement plus apical des entrenœuds sur la plante mère\*.

Sur le même matériel végétal, TRAN THANH VAN (1973) montre que lorsqu'on prélève des explants formés de 3 à 6 couches de cellules épidermiques, le pourcentage de bourgeons végétatifs néoformés et le nombre d'entrenœuds formés sous l'inflorescence des tiges néoformées diminue régulièrement en fonction du niveau de prélèvement de plus en plus proche de l'apex (pl. 44, fig. 2).

Comme le notaient déjà AGHION-PRAT (1965), CHOUARD et al. (1970), ces différents exemples montrent qu'il existe une remarquable concordance entre un gradient de floraison apparent, spontanément exprimé, et un gradient de floraison latent qui tous deux s'expriment dans le même sens vis à vis du processus floral.

Qu'elle soit directement observable sur la plante intacte, ou qu'elle soit révélée par l'expérimentation, l'existence d'un gradient de floraison acropète chez des espèces aussi variées que celles que nous venons de décrire montre d'autre part sa valeur et son importance fondamentale dans la mise en place et la répartition de la sexualité au sein de l'architecture d'une plante.

---

\* Ce résultat n'est pas isolé et se retrouve à des variantes quantitatives près chez d'autres variétés de Tabac (AGHION-PRAT, 1965; CHAILAKHIAN, 1976).

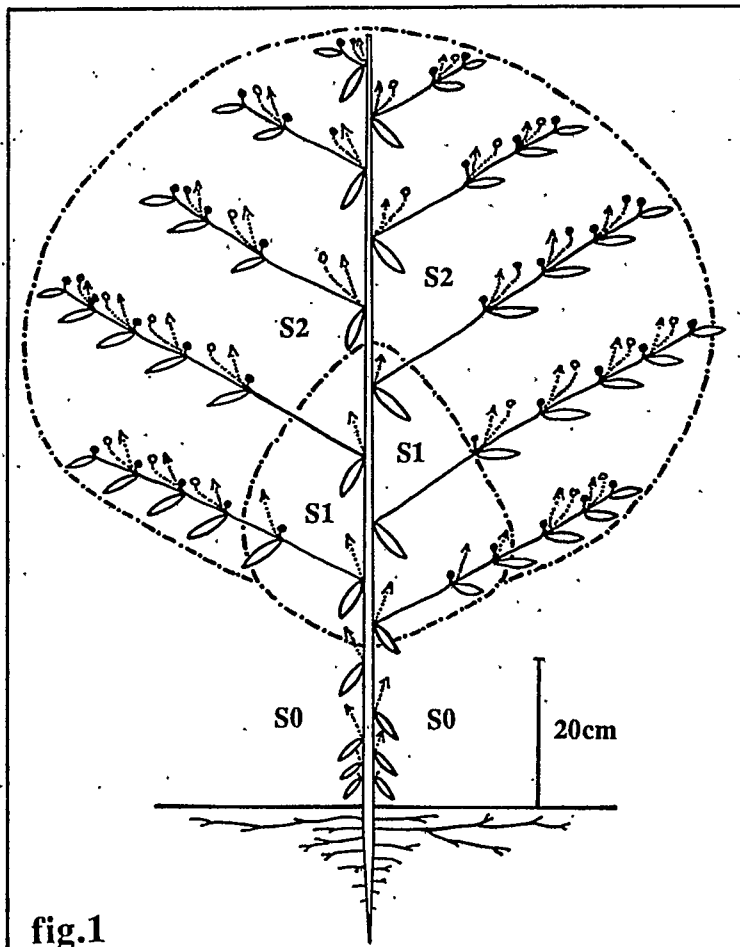


fig.1

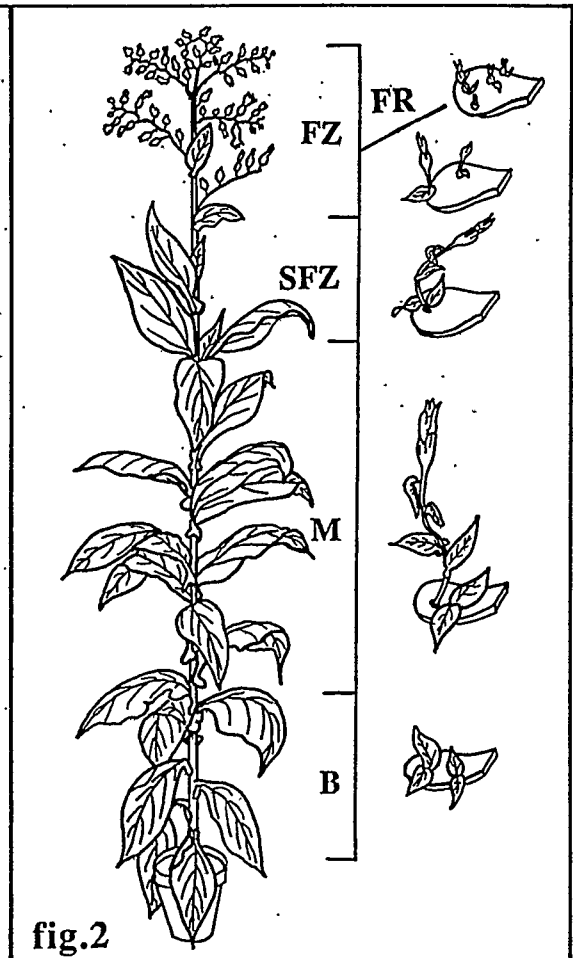


fig.2

PLANCHE 44: Mise en évidence expérimentale d'un gradient de floraison latent chez le Cotonnier *Gossypium hirsutum* var. Allen (fig.1), et chez le Tabac *Nicotiana tabacum* L. Wisconsin 38 (fig. 2).

FIGURE 1 (d'après ATTIMS, 1969): potentialités des méristèmes axillaires des individus de *Gossypium hirsutum* var. Allen. Les axes qui se développent spontanément sont figurés en trait plein; les axes figurés en pointillés ne se développent que chez certaines plantes vigoureuses ou après section apicale; l'analyse de leur développement permet de définir trois secteurs. Dans le secteur S0 (base de la plante), les méristèmes axillaires sont végétatifs - Dans le secteur S1 (base des premiers sympodes florifères), le méristème axillaire est floral et le méristème accessoire végétatif - Dans le secteur S2 (partie périphérique de la plante), le méristème axillaire et le premier méristème accessoire sont tous les deux floraux; le deuxième méristème accessoire est végétatif.

Remarque: chez d'autres espèces de Cotonnier (*Gossypium herbaceum* L. et *Gossypium thurberi* Todaro) existe un troisième secteur à la suite de S1 et S2 au sein duquel tous les méristèmes sont floraux.

FIGURE 2 (d'après TRAN THAN VAN, 1973): schéma montrant les différents niveaux d'une plante de *Nicotiana tabacum* L. var. Wisconsin 38 à partir des quels des explants formés de 3 à 6 couches de cellules sont prélevés, et la capacité de ces explants à former des boutons floraux. Dans la zone B, 100% des méristèmes sont végétatifs - Dans la zone M, 75% des méristèmes sont végétatifs, et 25% évoluent en tige florifère présentant 4 entrenœuds feuillés sous l'inflorescence terminale - Dans la zone SFZ, 60% des méristèmes sont végétatifs, et 40% évoluent en tige florifère portant 2 entrenœuds feuillés - Dans la zone FZ 38% des méristèmes sont végétatifs, et 62% évoluent en tiges florifères présentant 2 entrenœuds feuillés. Enfin si les explants proviennent des axes florifères de l'inflorescence (zone FR), tous les méristèmes sont floraux. N. B.: toutes les néoformations proviennent de l'épiderme.

### 1. 2. 2. LE GRADIENT DE FLORAISON, REFLET D'UN GRADIENT MORPHOGENETIQUE GLOBAL.

Le développement d'une plante issue de la germination s'effectue dès les premiers stades selon une séquence précise et ordonnée d'événements au cours de laquelle l'organisme végétal met en place des organes de plus en plus différenciés. Cette séquence de différenciation croissante au cours de l'ontogénèse se traduit ainsi par un véritable "gradient de différenciation" qui de la base à la périphérie de la plante est décelable avant l'apparition de la sexualité qu'il annonce progressivement.

Ainsi, chez *Noisettia longifolia*, la plante issue de la germination forme des feuilles de taille croissante de la base au sommet de l'axe épicotylé, associées à une structure précise des aisselles foliaires qui présentent successivement un méristème latent unique, puis surmonté d'un méristème nécrosé et enfin par une inflorescence de plus en plus ramifiée. Chez *Symphonia globulifera*, ce gradient de différenciation s'exprime par la mise en place acropète et successive des différents numéros d'ordre qui forment des branches latérales de plus en plus complexes et ramifiées jusqu'au parfait établissement des ordres ultimes de ramification (rameaux courts) qui, sur la plante adulte, porteront la sexualité.

Dans d'autres cas, ce gradient de différenciation n'est pas directement exprimé sur la plante intacte mais peut être révélé par l'expérimentation.

Ainsi, CHARRIER (1969), en bouturant des fragments de troncs non ramifiés de Cacaoyer, *Theobroma cacao* L. (STERCULIACEAE) du modèle de NOZERAN, montre que les axes issus de ces boutures se ramifient à partir d'un nombre de nœuds émis d'autant plus faible que les boutures elles-mêmes ont été prélevées plus haut sur le tronc.

De même ROUX (1966) sur *Phyllanthus amarus* K. Schum. et Thonn., en testant expérimentalement les potentialités morphogénétiques des rameaux plagiotropes de cette espèce, constate de la base vers l'apex d'un tel rameau "un affaiblissement graduel de la tendance orthotrope au profit de la différenciation plagiotrope, puis l'atténuation également graduelle de celle-ci, en faveur de la floraison" (pl. 45, fig. 1). Notons au passage, que ce gradient de différenciation qui conduit jusqu'à la floraison ne fait que reproduire l'ontogénèse normale de cette plante qui, à partir de la germination élabore un axe orthotrope donnant naissance aux axes plagiotropes qui portent eux-même la sexualité.

Une corrélation identique entre l'augmentation du degré de différenciation végétative et le degré de sexualisation croissant des différentes parties d'une plante ressort des observations effectuées par EDELIN (1977) sur les individus de *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl. (pl. 45, fig. 2), chez lesquels l'accélération de la différenciation plagiotrope (exprimée par l'augmentation de la taille des feuilles, et des modifications phyllotaxiques) d'un numéro d'ordre au suivant s'accompagne d'une apparition de plus en plus rapide de la sexualité.

Ainsi, intervenant comme une étape de la séquence de différenciation normale et spécifique d'une plante, la mise en place de la sexualité ne fait que souligner un gradient de différenciation déjà perceptible chez la plante juvénile, et les gradients de floraison mis en évidence chez la plante adulte ne sont que le reflet d'un gradient morphogénétique plus vaste qui caractérise le végétal dans son ensemble dès les premiers stades de l'ontogénèse.

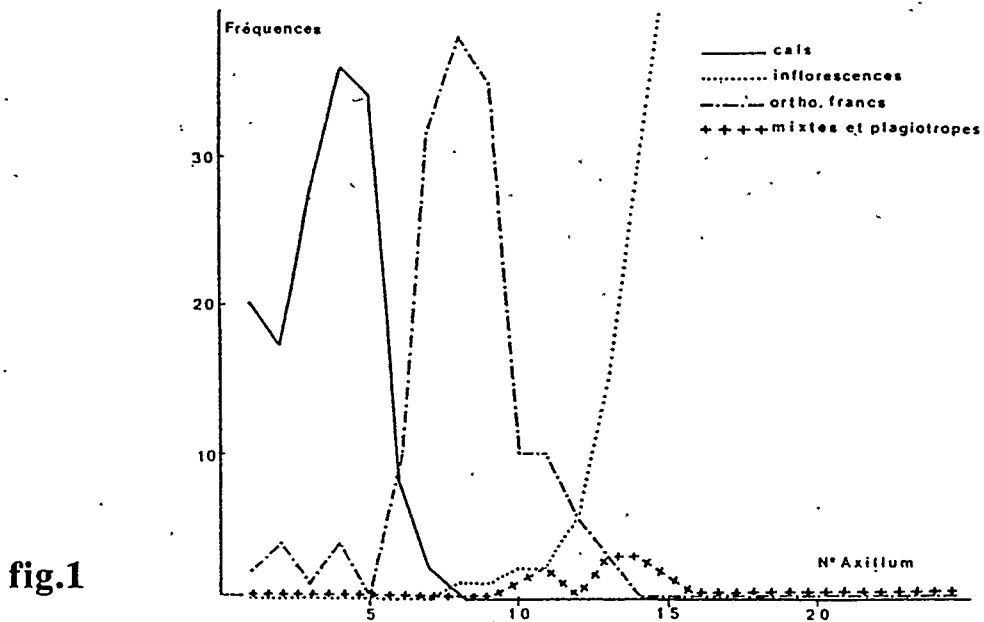
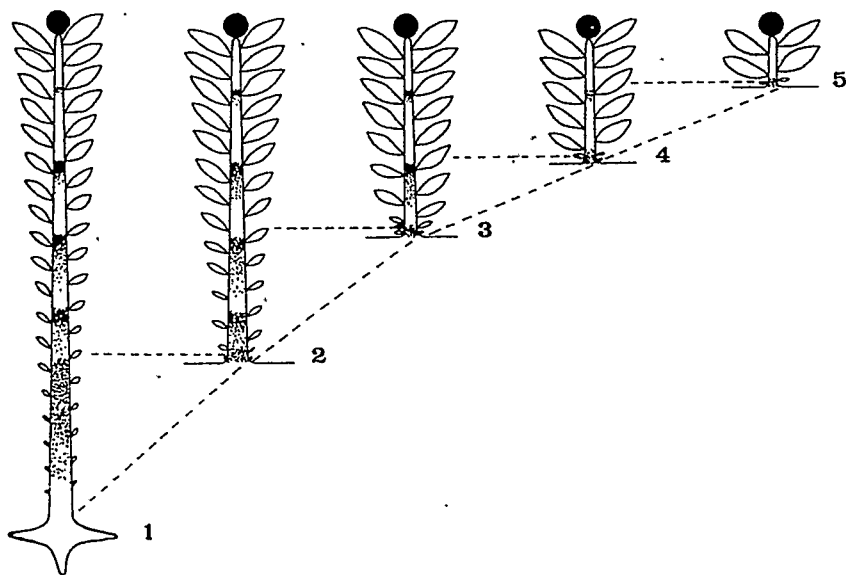


fig.2



## PLANCHE45

FIG. 1 (d'après ROUX, 1966): Comportement des aisselles d'un rameau plagiotrope bouturé de *Phyllanthus amarus* Schum. et Thonn. - les fréquences des différentes réponses sont portées en ordonnée et la place de chaque aisselle est figurée en abscisse.

FIG. 2 (d'après EDELIN, 1977): Vitesse d'évolution des axes vers la plagiotropie, en fonction de leur numéro d'ordre, indiqué par les chiffres 1 à 5, chez *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl.; l'évolution de l'axe 1 est hypothétique, celle des autres a été observée. La différenciation plagiotrope est symbolisée par l'augmentation de la taille des feuilles, le passage d'une ramification diffuse à une ramification rythmique (surfaces pointillées) et l'apparition de la sexualité terminale. On constate que l'augmentation du numéro d'ordre est liée à une accélération de la différenciation plagiotrope, et à une apparition de la sexualité terminale à partir d'un nombre de nœuds de plus en plus faible,

### 1. 2. 3. LES DIFFERENTS NIVEAUX D'EXPRESSION DU GRADIENT DE FLORAISON

Chez les plantes monocaulées ou qui présentent un tronc et des branches bien individualisés, le gradient de floraison acropète s'exprime tout aussi bien le long de l'axe épicotylé, que le long des branches latérales. De même, chez les plantes modulaires qui ne se ramifient qu'en position subterminale, il est possible d'observer (cf. *Solanum subinerme*) ou de révéler (CHARRIER, 1969; MEDARD, 1974) un tel gradient sur chaque module. Ainsi, qu'elle soit directement observable sur la plante intacte ou révélable par l'expérimentation, l'influence d'un gradient de floraison se manifeste sur tous les axes qui la constituent.

Mais il importe ici de souligner que ces gradients de floraison "partiels" s'intègrent toujours dans une dynamique plus vaste, et traduisent sur la plante entière un gradient de floraison global qui affecte la totalité de l'organisme de sa base (collet) à sa périphérie (parties distales des axes séquentiels dans un système monopodial, ou modules d'ordre le plus élevé dans un système sympodial).

Aussi, les diverses expressions de l'envahissement par la floraison - en fonction du rang ontogénique, de l'ordre de ramification ou d'une combinaison de ces deux facteurs - ne sont en fait que des modalités d'un même phénomène qui traduit à l'échelle de la plante entière une évolution identique de la sexualité dans des modes de croissance différents.

#### 1. 2. 4. TRADUCTION MORPHOGENETIQUE DU GRADIENT DE FLORAISON A LA PERIPHERIE DE LA PLANTE CONFORME A SON MODELE INITIAL.

Annoncée par un gradient de différenciation végétative au cours de la phase juvénile, la floraison lorsqu'elle apparaît s'installe à la périphérie de la plante, dans ses parties les plus distales. Cette apparition de la sexualité, chez les plantes ramifiées, se traduit par une répartition des inflorescences à l'extérieur d'une zone centrale stérile de forme plus ou moins conique\*.

Par la suite, traduisant un degré de sexualisation croissant en direction acropète, l'envahissement par la floraison se manifeste par le développement d'inflorescences de plus en plus ramifiées ou par une apparition de la sexualité après un fonctionnement végétatif de plus en plus bref des organes qui la portent.

Enfin, ce degré de sexualisation devient maximal, et la périphérie de la plante, toujours conforme à son modèle initial, se caractérise par une structure stable et homogène qui, en fonction du mode de croissance spécifique va pouvoir s'exprimer de diverses façons:

- chez *Noisetia longifolia*, ou *Trema micrantha*, les nœuds les plus périphériques -c'est-à-dire en position distale sur le tronc et/ou les branches - portent des feuilles de taille constante et des inflorescences présentant un nombre moyen de fleurs semblable.

- Chez *Symphonia globulifera*, toutes les branches latérales situées au sommet du tronc présentent une structure et une répartition de la sexualité identiques.

- Mais l'acquisition d'une structure stable et homogène à la périphérie de la plante est encore plus nette chez les plantes modulaires qui, dans leur partie périphérique, sont constituées par des modules équivalents que nous avons appelés "**modules minimaux**" (BARTHELEMY, 1986b) et dont le nombre de nœuds constitutifs représente une caractéristique spécifique. Ce nombre de nœuds peut être fixe chez certaines espèces - il est toujours de 2 chez *Solanum subinerme*, *Piper cf. hispidum*, *Piper paramaribense* ... 4 chez *Psychotria* sp.,...- ou osciller autour d'une valeur moyenne - 4 à 5 chez *Isertia spiciformis*, 6 à 8 chez *Isertia coccinea*, de même, chez le Litchi (*Litchi chinensis* Sonn., SAPINDACEAE) du modèle de SCARONNE, COSTES (1988) montre que la

---

\* Chez certaines espèces (*Gossypium hirsutum* L. var. Allen), la sexualité apparaît d'emblée dans la partie proximale de toutes les branches latérales, et cette zone n'est pas directement observable sur la plante intacte. Mais, il est tout à fait remarquable de constater qu'il est possible expérimentalement de mettre en évidence une zone occupant la même position et qui présente un degré de sexualisation plus faible que les parties plus périphériques de la même plante (ATTIMS, 1969).

périphérie de l'arbre est constituée de "cimettes" dont les variations dans le nombre de nœuds se répartissent selon un histogramme en cloche autour d'une valeur moyenne plus fréquente - et il semble, d'après ces exemples et diverses observations personnelles chez plusieurs dizaines d'espèces modulaires, que l'amplitude des variations soit d'autant plus forte que le nombre moyen de nœuds portés par ces modules minimaux soit plus élevé.

Quelles que soient les modalités de son expression, à l'échelle du nœud, de la branche ou du module, l'acquisition de ces structures séquentielles périphériques florifères stables nous semble traduire un certain degré de vieillissement de l'organisme.

Qu'il s'exprime en fonction du rang ontogénique et/ou du numéro d'ordre des organes qui portent la sexualité, l'envahissement par la floraison de la plante conforme à son modèle initial, est corrélé à une séquence précise de différenciation et traduit un fonctionnement coordonné de tous les méristèmes. Comme la mise en place de la sexualité, ses manifestations successives montrent d'autre part l'importance du diagramme en tant qu'unité architecturale et fonctionnelle; aussi, est-il intéressant d'analyser le devenir de cette entité structurale lors de sa duplication, c'est-à-dire lors du développement des complexes réitérés.



## 2. L'ENVAHISSEMENT PAR LA FLORAISON SUR L'INDIVIDU REITERE.

### 2. 1. Relation entre la position des complexes réitérés et l'expression de leur sexualité.

#### 2. 1. 1. L'ANALYSE DES FAITS.

Comme le suggèrent les expériences, de décapitations (ROUX, 1966; ATTIMS, 1969; BANCILHON, 1969; GOH, 1975; MAC DANIEL et HSU, 1976), de bouturages (CHARRIER, 1969; MEDARD, 1974) ou encore de culture *in vitro* (AGHION-PRAT, 1965; TRAN THANH VAN, 1973;...) qui constitue un cas extrême de réitération, la structure et le "degré de sexualisation" d'un complexe réitéré semblent étroitement liés à la position sur la plante mère du méristème qui lui a donné naissance. Dans tous les cas, ceci se traduit par un "degré de sexualisation" croissant des structures émises en fonction de leur origine plus apicale ou distale.

Une relation identique ressort de nos observations sur la réitération traumatique à différents niveaux le long de l'axe épicotylé des individus de *Noisetia longifolia*. Chez cette plante en effet, les complexes réitérés qui naissent à la suite d'un traumatisme développent leur première inflorescence à partir d'un nombre de nœuds émis d'autant plus faible que leur insertion est plus apicale, ceux insérés le plus haut formant même une inflorescence dès le deuxième nœud. La structure de ces complexes réitérés souligne donc, comme dans les cas précédents, l'existence d'un gradient de floraison acropète.

L'analyse morphologique de ces complexes réitérés révèle d'autre part à leur niveau un gradient de floraison acropète identique à celui de la plante issue de la germination. Tous ces complexes réitérés reproduisent une séquence de différenciation semblable à celle de la plante conforme à son diagramme initial: ils sont monocaules, à floraison latérale, et quelle que soit leur position, leur premier nœud florifère est associé à une feuille dont la taille est à peu près identique à celle des feuilles qui, sur l'axe épicotylé, axillent les premières inflorescences. Ainsi, bien que les complexes réitérés reproduisent une architecture, un gradient de floraison, et une séquence de différenciation qualitativement identiques à ceux de la plante issue de la germination, leur "degré de sexualisation" croissant avec leur position plus apicale apparaît comme le résultat d'une expression plus brève, "court-circuitée" dans l'espace et le temps de cette même séquence de différenciation spécifique.

Mais la relation entre la structure et le degré de sexualisation d'un complexe réitéré d'une part, et sa position sur la plante d'autre part, ne nécessite pas toujours l'intervention d'un traumatisme pour être observable.

Dès 1974, OLDEMAN note qu'à l'intérieur d'une cime, tous les complexes réitérés n'ont pas une structure identique, et, qu'au cours du développement normal d'un arbre, la réitération s'effectue par "vagues" successives. La première vague correspond à la mise en place des complexes réitérés les plus volumineux qui formeront les branches maîtresses. Par la suite, à chaque vague successive, des complexes réitérés de plus en plus petits sont formés à la périphérie de l'arbre. Poussant plus loin les investigations sur la mise en place de la cime chez quelques espèces arborescentes, EDELIN (1984) note un envahissement par la floraison de plus en plus "précoce" et abondant des complexes réitérés successivement émis.

Corroborant ces premières observations, nos résultats nous permettent de préciser les modalités de cet envahissement par la floraison lors de la mise en place spontanée des complexes réitérés. Pour cela, nous reprendrons essentiellement nos observations sur *Isertia coccinea*, *Isertia spiciformis* et *Symphonia globulifera* qui, parmi les espèces étudiées, sont celles qui présentent les phénomènes de réitération les plus développés, et, dans un premier temps, nous nous limiterons à l'analyse de la réitération totale.

- Chez *Isertia coccinea*, l'analyse des complexes réitérés situés à différents niveaux sur la plante, révèle les mêmes gradients de floraison acropète que la ramification séquentielle. Ainsi, en fonction de leur insertion plus distale sur le tronc ou les branches, et de leur apparition sur des modules d'ordre croissant, la structure de ces complexes réitérés est de plus en plus simple et réduite: leur axe principal forme un nombre d'étages de branches de plus en plus faible avant que son apex ne se transforme en inflorescence terminale, et cette transformation intervient après la formation d'un nombre de nœuds de plus en plus réduit. Tous ces complexes réitérés présentent une séquence de différenciation et de floraison semblable à celle observée sur la plante issue de la germination: la décroissance, puis la stabilisation du nombre de nœuds foliaires émis par chaque module d'un numéro d'ordre au suivant s'effectue sur les complexes réitérés comme sur la plante conforme à son modèle initial. Mais cette décroissance et cette stabilisation sont d'autant plus rapides que l'insertion sur l'arbre des complexes réitérés est plus périphérique.

Notons enfin que lorsque plusieurs ordres de réitération sont formés sur un même individu, on note, d'un ordre de réitération au suivant, une séquence, dans la réduction de la structure et l'augmentation du degré de sexualisation des complexes réitérés en fonction de leur localisation, identique à celle qui existait sur les axes séquentiels.

L'ensemble de ces processus aboutit dans les parties les plus distales de l'arbre âgé, à la formation de complexes réitérés présentant tous une structure modulaire semblable et extrêmement réduite: l'apex de leur axe principal se transforme en inflorescence dès qu'il a formé de 9 à 13 nœuds foliaires, il n'est ramifié qu'en position subterminale et les modules relais ont une structure moyenne identique entre eux et à l'axe principal du complexe réitéré.

- Chez *Isertia spiciformis*, qui présente une architecture très proche de celle d'*Isertia coccinea*, on observe une évolution semblable de la structure des complexes réitérés en fonction de leur position sur la plante. Les différences sont minimes, et s'expriment essentiellement par une évolution plus rapide chez *Isertia spiciformis* (sans doute liée à son type biologique plus arbustif et son moindre degré de ramification) et par un nombre moyen plus faible (4 à 5) de nœuds foliaires émis sous l'inflorescence terminale des modules successifs qui constituent les complexes réitérés les plus périphériques, ce nombre apparaissant comme une caractéristique spécifique.

- L'envahissement par la floraison des individus réitérés de *Symphonia globulifera* traduit une évolution analogue. Chez cette espèce en effet, les complexes réitérés totaux naissant à partir des pneumatophores ou à la base du tronc présentent une architecture qualitativement et quantitativement semblable à celle des individus issus de la germination. Mais, en fonction de leur insertion de plus en plus distale sur le tronc et les branches, on note une réduction de leur structure (exprimée par une mort de leur apex après l'émission d'un nombre d'étages de branches de plus en plus réduit et une taille définitive décroissante), et une augmentation de leur degré de sexualisation (exprimée par une apparition de la sexualité sur des étages de branches insérées de plus en plus bas sur leur axe principal, et une zone florifère sur les branches comportant d'emblée de plus en plus de rameaux courts florifères). Le même phénomène peut se reproduire lors du développement de plusieurs réitérations successives, et à la périphérie des arbres âgés les complexes réitérés totaux ont une structure extrêmement réduite, ne montrant plus qu'un seul étage de rameaux abondamment florifères porté par un tronc très court.

Jusqu'à présent, seule la réitération totale a été envisagée, mais il est important de noter que l'on retrouve lors de la réitération partielle les mêmes processus et une corrélation identique entre le degré de sexualisation croissant d'un complexe réitéré partiel et sa position plus périphérique.

Ainsi chez *Piper cf hispidum*, les complexes réitérés partiels qui se développent sur les branches à la suite d'un traumatisme présentent un nombre de modules stériles

avant floraison d'autant plus faible que leur insertion est plus distale. Chez *Symphonia globulifera*, quelles que soient les modalités d'apparition de la réitération partielle (adaptative ou traumatique, par dédifférenciation ou à partir d'un méristème latent), les complexes réitérés partiels présentent une zone florifère d'emblée d'autant plus importante et proche de la périphérie en croissance qu'ils apparaissent en position plus distale sur une branche latérale ou sur une branche située plus haut sur le tronc.

Comme pour la réitération totale, cet envahissement par la floraison des complexes réitérés se retrouve lors du développement de plusieurs ordres successifs de réitération partielle. Ainsi, sur les branches les plus développées de *Symphonia globulifera*, les complexes réitérés partiels successifs présentent leur premier rameau court florifère après l'émission d'un nombre d'unités de croissance de plus en plus faible et leur zone florifère proximale est d'emblée plus proche de leur périphérie en croissance. Le même phénomène est rapporté par EDELIN (1977) chez de nombreuses espèces de Gymnospermes - notamment dans les genres *Picea* A. Dietr., *Abies* Mill., *Sequoia* Endl.,... - qui développent à partir de bourgeons latents situés à la base de leurs rameaux, des complexes réitérés partiels qui reproduisent l'architecture de leur axe porteur qu'ils vont progressivement remplacer après sa mort. Ce processus peut se répéter à la base de ces complexes réitérés qui sont alors remplacés à leur tour. Le nombre de "générations" successives et les numéros d'ordre affectés par ce processus varient d'une espèce à l'autre mais, dans tous les cas, ces réitérations partielles successives sont envahies d'autant plus "tôt" par la sexualité qu'elles sont d'ordre plus élevé.

Chez toutes les plantes qui développent à la fois des complexes réitérés totaux et des complexes réitérés partiels, il est intéressant de noter que la réitération totale est localisée à l'intérieur d'une zone basale et centrale de l'organisme tandis que la réitération partielle apparaît en position périphérique. Suivant les espèces, cette zone centrale où apparaît la réitération totale peut être réduite au tronc (*Piper cf. hispidum*,...) ou s'étendre à une portion plus ou moins grande des branches séquentielles (*Symphonia globulifera*,...). Dans tous les cas, le passage de la réitération totale à la réitération partielle et l'envahissement progressif de la sexualité sur les complexes réitérés totaux, puis éventuellement partiels de la base à la périphérie de la plante, exprime une dynamique globale commune à tous ces végétaux.

## 2. 1. 2. CONCLUSIONS.

### 2. 1. 2. 1. L'envahissement par la floraison à l'échelle du complexe réitéré total: la notion de "phase végétative".

Chez toutes ces espèces, l'analyse des complexes réitérés montre que ces derniers reproduisent un gradient de floraison acropète identique à celui de la plante conforme à son diagramme initial. De même, leur développement s'effectue selon une séquence de différenciation semblable à celle de la plante issue de la germination.

Comme sur la plante jeune issue de la germination, le développement d'un complexe réitéré total s'effectue selon une séquence précise et ordonnée d'événements et se traduit par la mise en place successive des différentes catégories d'axes qui caractérisent le diagramme de chaque espèce. La sexualité sur ces complexes réitérés n'apparaît qu'à partir d'un seuil de différenciation spécifique.

Comme sur la plante jeune conforme à son diagramme, les premières inflorescences d'un complexe réitéré total n'apparaissent donc qu'au terme d'une phase de maturation végétative de ce dernier et conformément à un gradient de floraison acropète elles se répartissent à l'extérieur d'une zone centrale et basale stérile de forme conique. S'exprimant dans les conditions "normales" de croissance et de floraison de chaque espèce étudiée, cette phase de maturation apparaît donc comme une caractéristique endogène du végétal, et correspond à la période initiale de croissance d'un complexe réitéré durant laquelle ce dernier est incapable de fleurir.

Ainsi, de même que l'on reconnaît l'existence d'une "phase juvénile" stérile sur la plante jeune issue de la germination, il nous semble possible et utile de parler de "phase végétative" pour décrire les premiers stades de croissance entièrement végétative d'un complexe réitéré.

**Cette "phase végétative" peut donc être définie comme la période durant laquelle un complexe réitéré, à partir du moment où il a commencé sa croissance, est inapte à fleurir.**

Notons, que cette notion englobe celle de "période végétative" définie par VISSER (1965) comme la période durant laquelle un arbre greffé est improductif à partir de l'entrée en fonctionnement du greffon. Le développement d'un système ramifié à la suite d'une greffe n'est en effet qu'un cas particulier de réitération, et la notion de "phase végétative" s'applique de façon beaucoup plus générale à tous les types de réitération indépendamment de leur origine traumatique ou adaptative.

## 2. 1. 2. 2. L'envahissement par la floraison des complexes réitérés totaux en fonction de leur position sur la plante entière: le concept "d'unité architecturale minimale".

Si l'on se place maintenant à l'échelle de l'organisme entier, il apparaît que, la structure d'un complexe réitéré au terme de cette phase végétative, son degré de sexualisation et la vitesse d'expression de la séquence de différenciation conduisant à sa floraison, sont étroitement corrélés à la position du complexe réitéré sur la plante.

Ainsi chez *Noisettia longifolia*, la première inflorescence d'un complexe réitéré, comme celle de l'axe épicotylé, apparaît toujours à l'aisselle de la première feuille assimilatrice ayant atteint une longueur spécifique d'une quinzaine de centimètres de long, mais celle-ci est formée à partir d'un nombre de nœuds d'autant plus faible que le complexe réitéré est inséré plus haut.

Chez *Symphonia globulifera*, les premières inflorescences d'un complexe réitéré total, comme celles de la plante issue de la germination apparaissent, au terme d'une séquence de différenciation végétative précise et ordonnée, sur les rameaux courts ultimes lorsqu'ils sont bien établis. Mais cette séquence est parcourue après l'émission d'un nombre d'étages de branches d'autant plus faible que l'insertion du complexe réitéré est plus périphérique.

De même chez *Iseria spp.*, les complexes réitérés parcourent la totalité de la séquence de différenciation jusqu'à l'apparition de la sexualité, mais celle-ci est, de la base à la périphérie de l'arbre, de plus en plus brève et se traduit par l'émission d'un nombre de branches latérales de plus en plus réduit et une floraison de l'axe principal après l'émission d'un nombre de nœuds de plus en plus faible.

Ainsi, de la base à la périphérie d'une plante, les complexes réitérés totaux qui apparaissent successivement au cours de l'ontogénèse et du vieillissement de l'organisme montrent une structure de plus en plus réduite et un degré de sexualisation croissant, ces deux phénomènes apparaissant comme le résultat d'une expression de plus en plus "rapide", "court-circuitée" dans le temps et l'espace de la séquence de différenciation spécifique.

Au terme de cette évolution, dans les parties sommitales de l'arbre âgé ayant acquis son maximum de développement, cette réduction est extrême et les complexes réitérés totaux acquièrent tous une structure identique très simple. Comme la plante issue de la germination, ces petits complexes réitérés totaux périphériques constituent de véritables unités architecturales et parcourent la totalité de la séquence de différenciation végétative qui les conduit jusqu'à la production d'inflorescences.

Apparaissant au terme ultime d'un progressif vieillissement de l'organisme végétal, ils représentent donc une véritable entité architecturale et physiologique qui reproduit en miniature, et de façon condensée à l'extrême, le diagramme architectural de la plante. Aussi proposons-nous de qualifier cette entité d'**unité architecturale minimale**.

Cette **unité architecturale minimale** ou plus simplement **unité minimale** peut donc être définie comme l'expression minimale du diagramme architectural nécessaire à l'apparition de la sexualité au cours de la réitération totale et du vieillissement de l'organisme végétal.

L'unité minimale correspond ainsi aux complexes réitérés totaux qui montrent une phase végétative minimale.

La définition de ce nouveau concept suscite plusieurs remarques.

### 1) L'expression spécifique de l'unité architecturale minimale:

Comme le diagramme architectural qui caractérise la plante jeune, l'unité architecturale minimale est une caractéristique spécifique, et peut se définir qualitativement et quantitativement.

Correspondant à un axe unique qui présente dès le deuxième nœud une inflorescence axillée par une feuille de taille "adulte" chez *Noisettia longifolia*, cette même unité minimale est représentée, chez *Symphonia globulifera*, par un tronc très court ne portant qu'un étage de branches latérales dont tous les ordres ultimes (A5) sont sexualisés. Chez *Isertia spiciformis* et *Isertia coccinea*, l'unité minimale est constituée par une succession de modules équivalents, ramifiés uniquement en position subterminale, et les différences spécifiques sont dans ce cas uniquement quantitatives et exprimées par le nombre moyen de nœuds ou de feuilles portées par les modules successifs, plus faible chez la première espèce que chez la deuxième.

Ainsi, il apparaît que les unités minimales de deux espèces seront structurellement d'autant plus différentes que ces dernières montreront des modes de croissance plus éloignés.

### 2) Structure de l'unité architecturale minimale.

La comparaison de l'unité minimale avec le diagramme chez chacune des espèces étudiées montre que la structure de l'unité minimale et son "degré de paupérisation" dépendent étroitement du mode de croissance et du degré de différenciation

morphologique entre les catégories d'axes qui définissent l'architecture élémentaire d'une espèce.

- Lorsque les différentes catégories d'axes qui définissent le diagramme d'une espèce présentent des caractères morphologiques bien définis et tranchés les uns par rapport aux autres, l'unité minimale présente une structure très proche de celle du diagramme architectural et tend à "conserver" toutes les catégories d'axes de ce dernier. C'est ce que nous avons vu chez *Symphonia globulifera*, où l'unité minimale, bien que réduite à un unique étage de branches latérales, présente lors de l'apparition de la sexualité, comme la plante issue de la germination, cinq ordres de ramification bien établis.

- A l'inverse, chez les espèces qui présentent un faible degré de différenciation entre les axes séquentiels successifs, la réduction de structure des complexes réitérés, la "paupérisation", est plus spectaculaire et peut se traduire par des changements architecturaux importants sur l'unité minimale. Ainsi, chez *Isertia coccinea* et *Isertia spiciformis*, les complexes réitérés totaux, de la base à la périphérie de l'arbre, présentent un nombre décroissant d'étages de branches latérales et d'ordres de ramification et l'unité minimale n'est plus ramifiée qu'en position subterminale. Notons, que ces modifications architecturales de l'unité minimale par rapport au diagramme initial ne sont pas propres à ces deux seules espèces mais se retrouvent chez de nombreux arbres ou arbustes, tropicaux ou tempérés conformes au même modèle de SCARRONE. Ainsi, un comportement identique a pu être observé en Guyane française chez diverses espèces de RUBIACEAE, de MELASTOMACEAE (ex. *Miconia punctata* (Desr.) D. Don\* ) ou de *Clusia* (CLUSIACEAE),... mais apparaît de façon tout aussi claire chez les Frênes (*Fraxinus* spp., OLEACEAE), les Noyers (*Juglans* spp., JUGLANDACEAE), le Catalpa commun (*Catalpa bignonioides* Walt, BIGNONIACEAE), le Paulownia impérial (*Paulownia imperialis* Sieb. et Zucc., SCROFULARIACEAE), le Marronnier (*Aesculus hippocastaneum* L., HIPPOCASTANACEAE), le Savonnier de Chine (*Kaelreuteria paniculata* Laxm., SAPINDACEAE), ...

De ces résultats, sont également à rapprocher les observations effectuées par F. HALLE en Malaisie chez *Macaranga gigantea* (Reichb. f. et Zoll.) M. A. (citées par TORQUEBLAU, 1979) dont un individu conforme au modèle de RAUH, présentait de petits complexes réitérés totaux monocaules et déjà sexualisés, insérés directement sur les rameaux séquentiels.

---

\* Herbar BD157



- Entre ces deux extrêmes, la plus ou moins grande conservation des catégories d'axes du diagramme architectural au niveau de l'unité minimale semble dépendre directement de la souplesse de ce dernier.

Ainsi, chez *Symphonia globulifera* nous avons vu que, très fréquemment au cours de l'ontogénèse, certains A4 pouvaient avoir une structure de rameaux courts et être porteurs de la sexualité. Le même phénomène se retrouve au sein des unités minimales mais souvent très accentué, une large proportion d'A4 pouvant avoir une structure de rameaux courts et être florifères, montrant un transfert de cette fonction des A5 sur les A4.

Chez les individus de *Piper cf. hispidum*, les complexes réitérés totaux présentent toujours une nette différenciation entre branche et tronc, mais lorsque ces derniers sont insérés au sommet de la plante âgée, les premières branches latérales apparaissent sur l'axe principal à partir d'un nombre de nœuds très faible; ils sont entièrement sexualisés, et ces complexes réitérés ne présentent qu'un "ordre" de branches latérales, et ne portent jamais d'A3 qui peuvent se développer sur la plante jeune.

Chez d'autres espèces qui présentent également une nette différenciation entre tronc et branches, mais dont les ordres successifs de ramification des branches sont très semblables entre eux, on a pu observer une "perte" identique des numéros d'ordre ultimes au niveau des complexes réitérés périphériques. De telles observations ont ainsi pu être réalisées chez diverses espèces dont on notera la dispersion géographique, taxonomique et architecturale: *Lasianthus* sp.<sup>1</sup> (RUBIACEAE - Asie), du modèle de ROUX - diverses espèces de *Piper* (PIPERACEAE), de *Gossypium* (MALVACEAE), *Morinda citrifolia* L.<sup>2</sup> (RUBIACEAE - Asie), du modèle de PETIT - *Byrsonima densa* (Poir.) DC.<sup>3</sup> (MALPIGHIACEAE - Guyane française), *Randia maculata* DG. RUBIACEAE - Jardin Botanique de Bogor, Java), du modèle de FAGERLIND, ou encore *Terminalia* spp., (COMBRETACEAE) du modèle d'AUBREVILLE,... Dans tous les cas, cette perte des catégories d'axes d'ordres ultimes du diagramme au niveau de l'unité minimale s'accompagne d'une réduction de structure, de taille, et d'un degré de sexualisation maximal.

Bien que l'analyse de la structure de l'unité minimale comparée à celle du diagramme doive être effectuée sur un nombre d'espèces plus important, il nous semble d'ores et déjà possible de définir quelques types majeurs de réductions structurales. Dans

---

<sup>1</sup> Herbar BD 116

<sup>2</sup> Herbar BD 119

<sup>3</sup> Herbar BD 189

tous les cas, il nous semble en effet que la réduction de structure de l'unité minimale s'accompagne d'une diminution du nombre de catégories d'axes successives très semblables, c'est-à-dire d'un appauvrissement, ou pour reprendre le terme de H. O. T. (1978), d'une "paupérisation" du modèle initial de croissance. A titre d'hypothèse, nous envisagerons quatre cas qui semblent rendre compte des faits observés (pl. 46).

- Si toutes les catégories d'axes du diagramme sont nettement différentes, l'apparition de la sexualité n'intervient sur l'unité minimale qu'après la mise en place de toutes les catégories d'axes qui sont conservées (pl. 46, fig. 1).

- Si les différentes catégories d'axes du diagramme sont très semblables entre elles, l'unité minimale présente une paupérisation maximale et peut ne conserver qu'une seule catégorie d'axes (pl. 46, fig. 2).

- En revanche, lorsque certaines catégories d'axes sont très différentes tandis que d'autres sont très semblables, la perte de catégories d'axes exprimée par l'unité minimale peut être partielle. Deux cas nous semblent envisageables:

1 - Les catégories d'axes successives semblables correspondent toutes à des ordres élevés de ramification. Dans ce cas la "perte" des numéros d'ordre s'effectue des ordres les plus élevés vers les plus faibles (pl. 46, fig. 3).

2 - Enfin, les ordres de ramification du diagramme qui présentent un faible degré de différenciation peuvent être "intermédiaires" (pl. 46, fig. 4). Dans ce cas l'unité minimale conserve à la fois les ordres de ramification les plus faibles et les plus élevés, et la réduction de la séquence de différenciation se traduit par une "perte" des numéros d'ordre intermédiaires. Ce dernier cas nous semble particulièrement fréquent chez les espèces dont les ordres ultimes de ramification sont des rameaux courts.

Bien que très schématiques, ces quatre catégories nous semblent rendre compte de l'évolution structurale des complexes réitérés totaux chez la plupart des espèces. Des cas intermédiaires semblent exister entre ces différents schémas, mais les différences, d'après les observations effectuées, sont mineures. Il est intéressant de noter que les diverses catégories présentées ici, si elles dépendent fortement du degré de différenciation entre les axes successifs du diagramme, semblent, dans une large mesure, indépendantes de la position terminale ou latérale de la sexualité.

Dans tous les cas la réduction de structure exprimée par l'unité minimale traduit un même processus sous-jacent et une évolution morphogénétique globale à l'échelle de la plante entière.

DIAGRAMME ARCHITECTURAL

UNITE MINIMALE

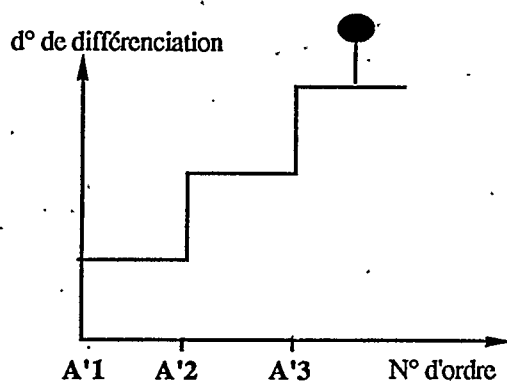
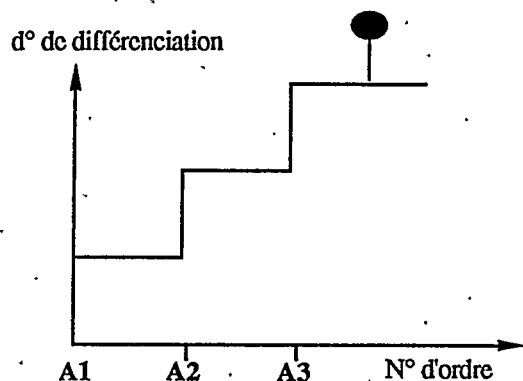


fig.1

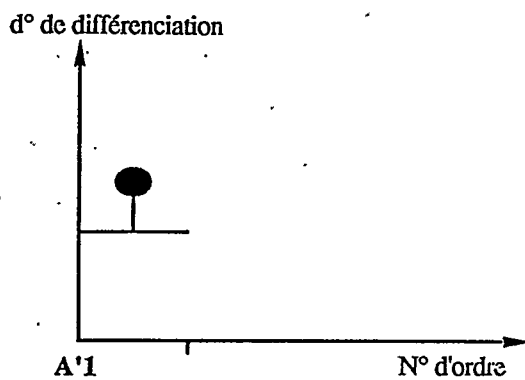
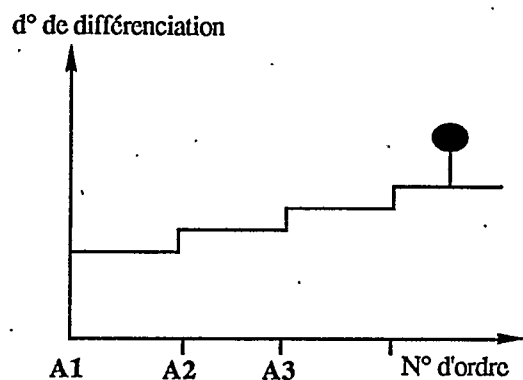


fig.2

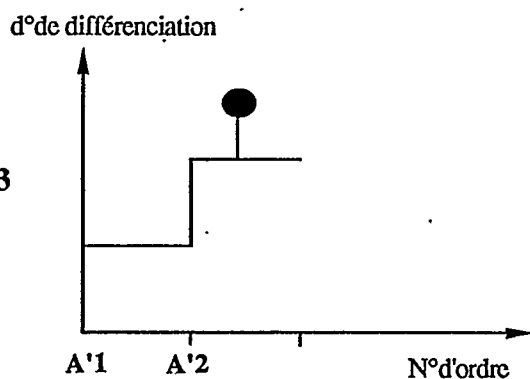
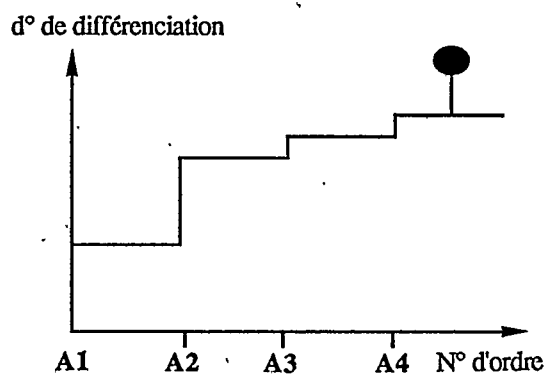


fig.3

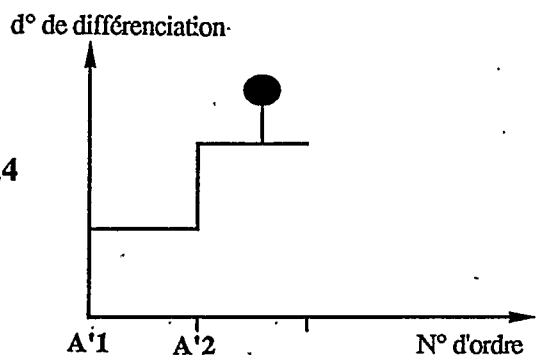
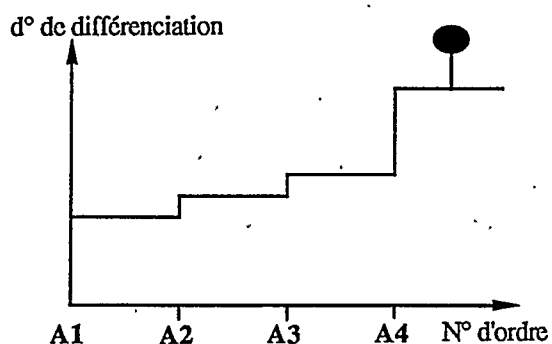


fig.4

### 3) Réitération partielle et unité architecturale minimale.

Bien que les complexes réitérés partiels subissent une réduction structurale et une augmentation de leur degré de sexualisation évoluant dans le même sens que celles décrites pour les complexes réitérés totaux, l'unité architecturale minimale n'a été définie que dans le cadre de la réitération totale. Cette restriction nous semble en effet justifiée par plusieurs constatations:

- dupliquant la totalité de l'architecture et de la séquence de différenciation spécifique, l'unité minimale peut être comparée au diagramme architectural dont elle représente l'expression minimale nécessaire à l'apparition de la sexualité.

- L'existence d'une zone centrale de réitération totale entourée par une zone périphérique de réitération partielle mise en évidence chez diverses espèces (*Symphonia globulifera*, *Piper* spp., *Gossypium* spp. -ATTIMS, 1969-,...) montre qu'il existe au sein de la plante entière, une limite bien définie entre l'expression de ces deux processus. Ainsi, chez ces diverses espèces, on observe, de la base à la périphérie de cette zone centrale une réduction de la structure des complexes réitérés totaux très progressive et quantifiable jusqu'à la formation d'unités minimales. A l'extérieur de cette zone, la même évolution progressive s'exprime par la réitération partielle, et la limite entre les deux zones représente un saut qualitatif.

- Si l'unité architecturale minimale permet de définir la structure minimale d'un complexe réitéré total indispensable à l'apparition de la sexualité, il semble que la réduction de structure et l'augmentation du degré de sexualisation des complexes réitérés partiels puissent être beaucoup plus importantes et aboutir dans certains cas extrêmes à la formation directe d'inflorescences. Ceci est notamment suggéré par l'étude de certaines espèces cauliflores comme *Amphirrhox longifolia*, dont les rameaux proleptiques apparaissant à la base du tronc (qui peuvent être interprétés comme des complexes réitérés partiels) présentent une structure végétative de plus en plus réduite au cours du vieillissement de l'arbuste et finissent par n'être plus représentés que par des inflorescences insérées directement sur le tronc. Notons que cette réduction extrême des complexes réitérés partiels n'exclut pas l'existence d'une unité architecturale minimale, et des complexes réitérés totaux très petits peuvent s'observer dans la couronne des individus âgés de cette même espèce.

#### 4) Validité du concept d'unité architecturale minimale.

L'apparition au cours des phénomènes réitératifs d'une unité architecturale minimale chez des espèces de type biologique, d'appartenance systématique, d'architecture, d'origine très variés, plaide en faveur du caractère très général de cette entité.

Néanmoins, il convient d'analyser maintenant la validité de ce concept vis à vis du processus floral et notamment dans ses rapports avec l'apparition de la sexualité.

De même que la plante issue de la germination peut être caractérisée par une phase juvénile stérile, l'unité minimale comme tous les complexes réitérés totaux présente une phase de croissance initiale entièrement végétative. Les espèces décrites ayant été analysées dans leur milieu naturel, c'est-à-dire dans des conditions favorables à leur croissance et l'expression de leur sexualité, cette phase végétative de l'unité minimale, bien que réduite à l'extrême correspond donc à une phase d'inaptitude à fleurir.

L'acquisition par ces petits complexes réitérés d'un certain seuil de différenciation, nous apparaît dès lors comme une condition nécessaire à l'apparition de leur sexualité. Ces conclusions, établies à partir de nos exemples nous semblent largement confirmées par les travaux effectués au sein de l'école Russe d'URANOV et SEREBRJAKOV sur plus d'une centaine d'espèces tempérées appartenant à des familles et des types biologiques très divers. Pour ces auteurs en effet, l'ontogénèse d'une plante se divise en une succession d'étapes ou "age states" (URANOV, 1975) caractérisées par l'apparition, l'augmentation ou l'extinction de la fonction reproductrice et par des caractéristiques juvéniles ou adultes (GATSUK et al., 1980). Sur cette base, l'ontogénèse d'une plante de la germination à la mort peut être divisée en trois périodes successives principales:

- une période pré-reproductive (juvénile),
- une période reproductive (adulte),
- une période post-reproductive (sénile).

Selon GATSUK et al. (1980), certaines espèces, principalement arborescentes, ne présentent pas de période post-reproductive et peuvent produire des fleurs et des fruits jusqu'à leur mort. Dans ce cas, ces auteurs montrent que la couronne des individus âgés est caractérisée par une réduction de la ramification et une simplification des structures qui portent la sexualité, comparables à celles que nous avons décrites dans nos exemples lors du développement des unités minimales. Mais plus intéressant pour notre propos est le cas des espèces qui présentent une période post-reproductive stérile (pl. 47). Chez ces

plantes en effet, les dernières phases de croissance précédant la mort de l'organisme se caractérisent par une simplification extrême de sa structure, une diminution du taux de croissance, la réapparition de caractères de jeunesse, et par une perte de la faculté de produire des fleurs et des fruits.

Ainsi, bien qu'obtenus par une méthode d'analyse différente de la nôtre, ces résultats confirment la nécessité de l'acquisition d'une structure minimale préalable à l'apparition de la sexualité au cours des dernières phases de croissance de la plante, et nous semblent aller dans le sens du concept d'unité architecturale minimale.

### **5) Ramification séquentielle et unité architecturale minimale.**

L'envahissement par la floraison de la plante conforme à son modèle initial aboutit, à la périphérie de l'organisme, à la formation de structures stables et homogènes. Ceci peut concerner la structure des inflorescences de l'axe épicotylé des individus de *Noisettia longifolia*, ou bien la structure et le degré de sexualisation des branches latérales de *Symphonia globulifera*, *Trema micrantha*, *Piper cf. hispidum*,... Chez les plantes modulaires ce processus se traduit à la périphérie de la plante par la formation de "modules minimaux" successifs qui présentent une structure et un nombre moyen de nœuds minimal, stable et constant. Ces modules minimaux, issus de la ramification séquentielle, représentent une caractéristique spécifique.

Quelles que soient les modalités de son expression, l'acquisition de ces structures séquentielles stables intervient au terme d'une séquence bien définie, et traduit le vieillissement de l'organisme non réitéré. Dès lors, l'apparition d'unités architecturales minimales à la périphérie de la couronne des individus réitérés apparaît comme un marqueur de leur vieillissement, et indique l'acquisition par la plante de son développement maximal.

La détermination des structures séquentielles stables à la périphérie de l'individu conforme à son modèle initial d'une part, et des unités architecturales minimales à la périphérie de l'organisme entièrement réitéré d'autre part, permettent de caractériser différents "niveaux de vieillissement" de l'organisme en relation avec des niveaux d'organisation architecturale différents. La distinction de ces deux niveaux est néanmoins plus ou moins aisée, en fonction du degré de paupérisation exprimé par l'unité minimale.

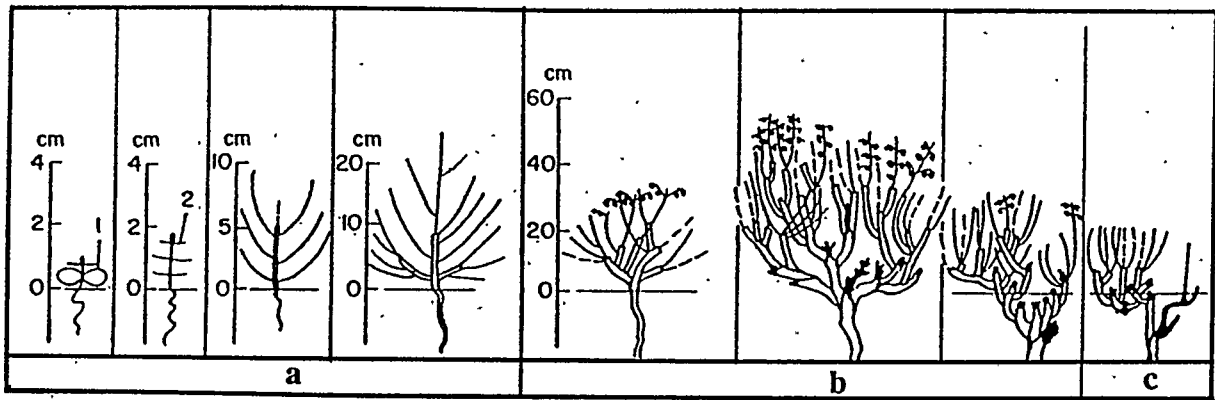


fig.1

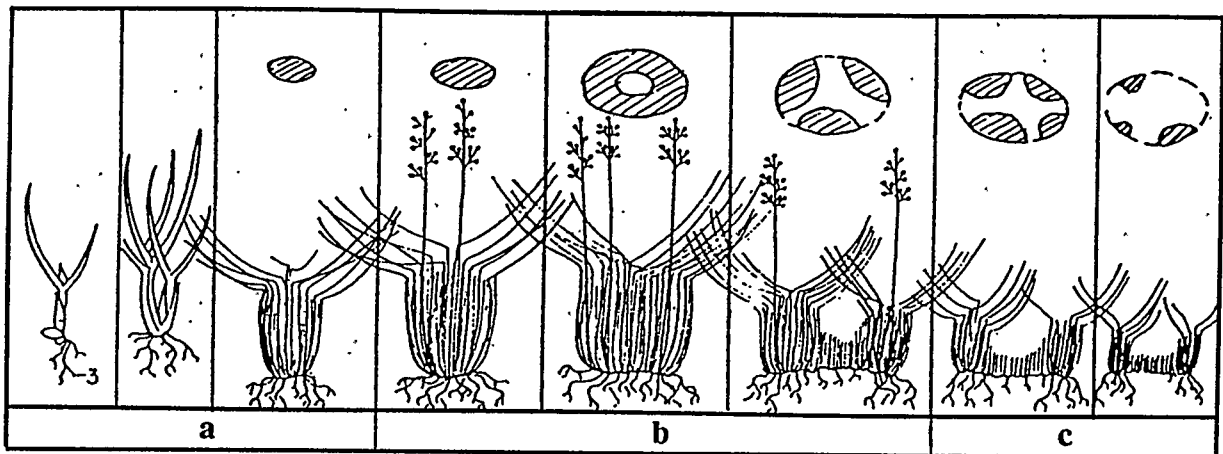


fig.2

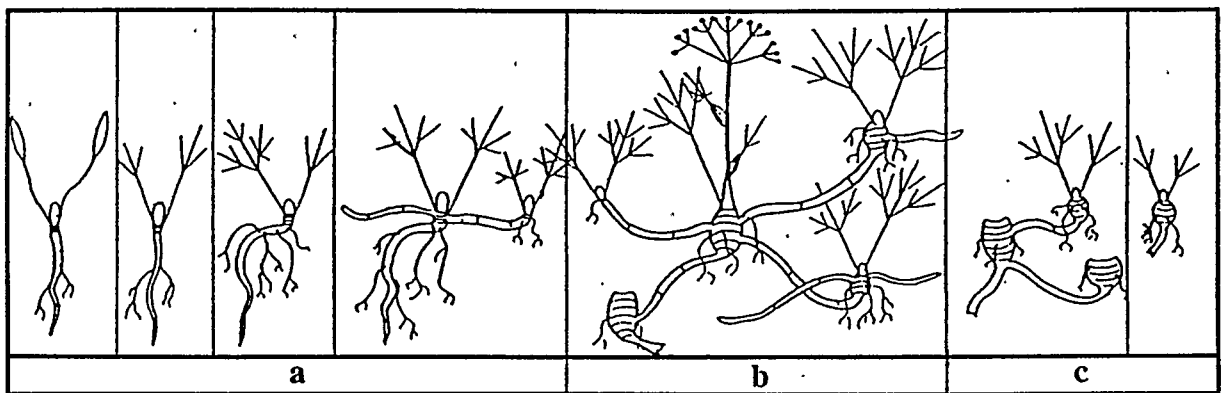


fig.3

**PLANCHE 47 (d'après GATSUK et al., 1980):** Représentation schématique des "age state" au cours de l'ontogénèse de trois espèces :

Fig. 1 : *Anabasis aphylla* L. (CHENOPODIACEAE), un buisson des zones désertiques du Kazakhstan.

Fig. 2 : *Deschampia cespitosa* Beauv. (POACEAE), une herbe pérenne commune dans les régions tempérées d'Afrique, d'Amérique, d'Asie, d'Australie et d'Europe.

Fig. 3 : *Aegopodium podagraria* L. (POACEAE), une herbe pérenne d'Europe, d'Asie mineure et de Sibérie.

(a : phase pré-reproductive, stérile - b : phase reproductive - c : phase post-reproductive, stérile).

Chez les plantes qui présentent une nette différenciation entre le tronc et les branches latérales, le vieillissement de ces deux niveaux d'organisation architecturale est marqué par des structures très différentes. Ainsi, chez *Piper cf. hispidum*, le vieillissement de la plante conforme à son diagramme architectural ou des ensembles réitérés se traduit par la formation sur les branches latérales de modules florifères à structure fixe, tandis que l'unité minimale présente toujours un tronc monopodial.

Chez les plantes modulaires la distinction structurale entre module minimal et unité minimale est également, dans certains cas, aisée. Ainsi, chez *Solanum subinerme*, les modules périphériques sont tous constitués par deux feuilles assimilatrices et une inflorescence terminale, et constituent la structure modulaire séquentielle minimale de la plante. Mais lorsqu'il y a développement d'un complexe réitéré total dans la périphérie des plantes âgées, son premier module développe 7 à 9 feuilles assimilatrices sous l'inflorescence terminale. Par contre, chez d'autres espèces, la paupérisation extrême du diagramme architectural au sein de l'unité minimale peut parfois aboutir, à la périphérie des plantes âgées, à une complète similitude structurale entre les complexes réitérés totaux les plus réduits (unité minimale), et les modules séquentiels minimaux. Ainsi, chez *Isertia coccinea* ou *Isertia spiciformis*, les modules constitutifs de l'unité minimale présentent un nombre moyen de nœuds identique à celui des modules séquentiels périphériques et, dans ces cas de paupérisation extrême, seule une étude ontogénique permet de distinguer, à la périphérie des arbres âgés, les structures séquentielles minimales des structures réitérées minimales.

#### 6) Unité architecturale minimale et structure des inflorescences.

La formation de complexes réitérés totaux de plus en plus petits de la base à la périphérie de l'organisme s'accompagne d'une réduction de leur structure végétative mise en place avant l'apparition de leur sexualité. La formation d'unités minimales (qui correspondent au degré de réduction le plus poussé), ne semble pas toutefois s'accompagner de la formation d'inflorescences dont les dimensions moyennes et le degré de ramification soient différents de celles portées par les autres parties du végétal.

Chez *Noisettia longifolia* ou *Solanum subinerme*, la première inflorescence émise par l'axe principal des unités minimales présente toujours un nombre de fleurs supérieur à celui de la première inflorescence émise par l'axe épicotylé, mais ceci n'est qu'un des aspects de l'augmentation du degré de sexualisation qui accompagne la réduction structurale des complexes réitérés. En effet, si l'on considère le nombre moyen de fleurs émis par les inflorescences de l'unité minimale, il est toujours semblable à celui des



inflorescences portées par les parties adultes de la plante mère. Chez *Symphonia globulifera*, l'augmentation du degré de sexualisation de l'unité minimale se traduit par une diminution du nombre de nœuds développés entre son insertion sur l'arbre et le premier rameau court florifère ou par la proportion croissante de ces derniers lors de la première floraison, mais nous n'avons noté aucune modification dans la structure des inflorescences. De même, chez *Iseria spp.*, les dimensions moyennes et la structure des inflorescences portées par l'unité minimale ne semblent pas différentes de celles observées sur d'autres parties du végétal.

Ceci n'exclut pas de possibles variations dans la structure des inflorescences portées par l'unité minimale, mais ces variations ne seront pas différentes de celles observées sur d'autres parties de la plante, et, de manière très générale, la structure d'une inflorescence semble directement proportionnelle à celle des parties végétatives qui lui ont donné naissance.

Cette proportionalité nous semble également ressortir de façon évidente de l'analyse comparative, des parties végétatives et inflorescentielles d'un même module, puis des divers modules entre eux, chez les plantes constituées par une succession de modules tous qualitativement équivalents.

Ainsi, sur les individus adultes d'*Encyclia vespa*, nous avons constaté que le nombre de fleurs développées par l'inflorescence terminale de chaque module était directement proportionnel à la taille des organes végétatifs (pseudobulbe, feuilles assimilatrices,...) qui constituent la partie proximale de ce dernier. Ce phénomène n'est pas isolé, et nous avons observé une corrélation identique chez plusieurs dizaines d'espèces de Monocotylédones appartenant à des familles très diverses et conformes au même modèle de TOMLINSON.

Chez certaines espèces, qui présentent une amplitude plus importante dans les variations de la partie végétative de leurs modules constitutifs, cette corrélation est plus spectaculaire, et peut se traduire par des modifications plus profondes de la structure des inflorescences. Tel est le cas d'*Epidendrum paniculatum* Ruiz et Pav. (ORCHIDACEAE) répandue à travers toute l'Amérique tropicale (DUNSTERVILLE et GARAY, 1961), que nous avons observée en Guyane française. Le développement de cette espèce est conforme au modèle de TOMLINSON; chaque module adulte est constitué par un rhizome court qui porte des cataphylles, des racines adventives, et se redresse dans sa partie distale qui devient orthotrope, porte les feuilles assimilatrices, et se termine par une inflorescence ramifiée ou non. Nos observations en Guyane française, ou à partir d'individus cultivés en serre mais provenant de ce territoire

montrent que la taille des modules adultes peut varier d'une quinzaine de centimètres à un mètre de haut. L'analyse de plusieurs dizaines d'individus et de modules montre alors que l'augmentation de taille des modules se traduit par l'émission d'un nombre croissant de feuilles assimilatrices mais également par une complexification de la structure inflorescentielle. Les modules les plus petits portent une grappe terminale non ramifiée de fleurs dont le nombre augmente avec la taille des modules, puis à partir d'un certain seuil, qui n'a pu être quantifié, l'inflorescence terminale se ramifie et forme sur les modules les plus développés une panicule terminale portant plusieurs dizaines de fleurs dont le nombre croît avec la taille de la partie végétative sous-jacente. DUNSTERVILLE et GARAY (1961) signalent que les tiges peuvent atteindre 2,5 mètres de haut, et les panicules terminales porter jusqu'à 250 fleurs.

De ces observations sont à rapprocher les résultats de LAURI (1988) sur le Ricin, *Ricinus communis* L. (EUPHORBIACEAE) du modèle de LEEUWENBERG qui montrent que, chez cette espèce, observée en Nouvelle Calédonie, les inflorescences sont d'autant plus développées que leur axe porteur est de plus grande taille.

Dans chaque cas, l'étude de ces modes de croissance simples, montre que la structure des inflorescences dépend directement de celle des parties végétatives qui les portent. La floraison n'apparaît qu'à partir d'un certain seuil de différenciation, d'une certaine taille, des modules et, au-dessus de ce seuil, les variations du nombre de fleurs et/ou du degré de ramification des inflorescences sont directement proportionnelles à celles de la structure végétative qui les portent.

Bien que d'autres observations soient nécessaires, notamment chez les espèces qui présentent une unité minimale ramifiée, l'ensemble de ces faits montre que la réduction des structures végétatives à la périphérie d'une plante, si elle s'accompagne de fluctuations au niveau des structures inflorescentielles, n'entraîne pas de modifications structurales différentes de celles qui peuvent s'observer sur les inflorescences situées sur d'autres parties du végétal et constitue un argument supplémentaire en faveur de la validité du concept d'unité architecturale minimale.

## 7) Unité architecturale minimale, et floraison néoténique

Dans la première partie de cette discussion, il a été établi que, dans les conditions "normales" de croissance et de floraison d'une plante, l'apparition de la sexualité à partir de la germination n'intervenait qu'après l'acquisition par la plante d'une structure minimale spécifique qui marque la fin d'une phase juvénile stérile et le passage à une phase adulte florifère.

Dans certains cas néanmoins, les tout premiers temps de cette phase juvénile peuvent être marqués par une floraison précoce et fugace au cours des premiers stades de croissance du semis, qui a reçu le nom de floraison néoténique. Chez les plantes ligneuses qui présentent cette propriété, cette première floraison intervient peu de temps après la germination, puis la plante perd totalement son aptitude à fleurir, qui ne réapparaît que beaucoup plus tard sur la plante adulte. Ainsi JOST (1907), décrit le cas d'un "chêne pouvant fleurir au cours de sa première année, alors que la floraison normale n'intervient qu'après 60 à 80 ans" (*in* BANCILHON, 1969). De nombreux autres cas de floraison néoténique ont été décrits:

- chez diverses espèces indigènes ou cultivées en Malaisie: *Melia azedarach* L. (MELIACEAE), le Cocotier *Cocos nucifera* L. (ARECACEAE), *Cinnamomum zeylanica* Thw. (LAURACEAE), *Swietenia mahogani* Jacq. (MELIACEAE), *Citrus decumana* L. (RUTACEAE), *Nicotiana tabacum* L. (SOLANACEAE), *Sesbania sericea* DC. (LEGUMINOSAE), *Vigna sinensis* Endl. (LEGUMINOSAE), *Teramnus labialis* Spreng. (LEGUMINOSAE), *Tectona grandis* L. f. (VERBENACEAE), *Kalanchoe pinnata* Pers. (CRASSULACEAE), *Ailanthus* sp. (SIMAROUBACEAE),...citées par VAN STEENIS (1954) qui rappelle les observations antérieures du même phénomène chez *Melia arguata* DC. (MELIACEAE) par COSTERUS (1904), et chez *Murraya paniculata* L. (RUTACEAE) par SMITH (1936).

- chez le Manguier, *Mangifera indica* L. (ANACARDIACEAE - SCARONNE, 1969),

- chez *Citrus paradisi* Macf. (RUTACEAE - FURR et al. , 1947),

- chez *Alstonia vieillardii* V.Heurch et Muell. Arg. var *vieillardii* (BOITEAU, 1981 - cité par LAURI, 1988),

- chez l'Ailante, *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle (FERET, 1973; BORY et CLAIR-MACZULAJTYS, 1977; CLAIR-MACZULAJTYS, 1984).

Chez certaines espèces, comme *Murraya paniculata* (B. STONES, comm. pers. Malaisie, 1984), ces floraisons néoténiques concernent la totalité des jeunes plantes issues de graine. Chez d'autres par contre, comme l'Ailante (CLAIR-MACZULAJTYS,

1984), elles n'affectent qu'un pourcentage des semis. Ainsi, chez cette même espèce, est-il possible dans les conditions naturelles d'observer côte à côte des semis contemporains dont certains sont florifères et d'autres non (pl. 48, fig. 1). Enfin, dans tous les cas que nous venons de citer, il est remarquable de constater que cette floraison à un stade "infantile" intervient dans les conditions normales de croissance de l'espèce.

Si l'on ne considère que l'aptitude à la floraison, ces différents exemples montrent qu'elle semble donc exister à un stade très précoce, post-germinatif, puis disparaître pour ne réapparaître qu'au terme de la phase juvénile.

Mais plus intéressant pour notre propos, est la structure de ces plantes qui lors de cette "floraison néoténique" présentent une réduction extrême de leur appareil végétatif. Il est alors troublant de constater - si l'on se place à l'échelle de l'organisme entier ayant maintes fois fleuri et ayant atteint son développement maximal - que l'on retrouve à la périphérie de l'arbre âgé, une succession de structures minimales acquises progressivement au terme d'une paupérisation des complexes réitérés successivement émis au cours de l'ontogénèse. Notons toutefois, que la comparaison entre ces deux états n'est pas nouvelle et, dès 1978, HALLE, OLDEMAN et TOMLINSON, ont comparé les dernières vagues de réitération herbacée, apparaissant à la périphérie de l'arbre ayant atteint son développement maximal, à un phénomène de néoténie. Ainsi, à un stade très jeune, proche de la germination le végétal ligneux peut exprimer des caractéristiques qu'il ne présentera plus par la suite qu'au terme d'une longue ontogénèse aboutissant à la formation d'unités minimales.

On peut alors se demander jusqu'à quel point ces structures extrêmes peuvent être comparées?

Dans les quelques cas où la structure des semis à floraison néoténique a été décrite (COSTERUS, 1904; FURR et al., 1947; CLAIR-MACZULAJTYS, 1984), celle-ci est réduite à un petit axe feuillé ne présentant qu'un nombre faible d'entrenœuds et une fleur terminale le plus souvent anormale (pl. 48). Dans le cas de l'Ailante, CLAIR-MACZULAJTYS (1984), montre que les individus néoténiques sont constitués d'un petit axe orthotrope terminé par un bouton floral. Cet axe porte deux cotylédons et quelques feuilles trifoliolées; la dernière feuille est simple et sa taille diffère suivant que le bouton terminal avorte, ou évolue en une fleur plus ou moins grosse. Chez cette même espèce, la périphérie des arbres âgés est constituée par une succession de modules courts, à floraison terminale et ne portant qu'un nombre faible d'entrenœuds (obs. pers.). Bien que ceux-ci semblent toujours former des feuilles pennées et une inflorescence portant plusieurs fleurs, la convergence architecturale entre ces deux structures reste étonnante.

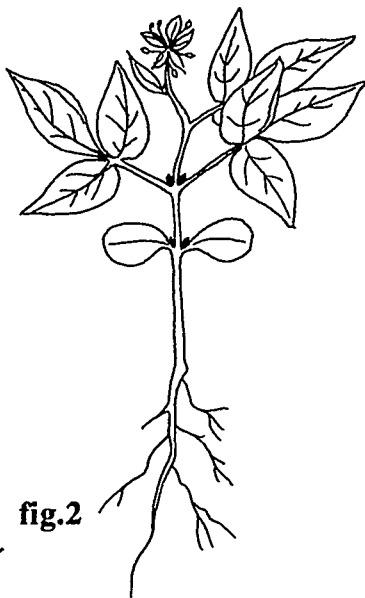


fig.2



fig.3

**PLANCHE 48 : Floraisons néoténiques.**

**FIGURE 1 :** *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle (SIMAROUBACEAE) - Semis ayant fleuri à gauche et individu stérile à droite (photo : J.L. BOMPAR, Jardin des Plantes de Montpellier, septembre 1987).

**FIGURE 2 :** Floraison néoténique chez *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle (d'après CLAIR-MACZULAJTYS, 1984).

**FIGURE 3 :** Floraison néoténique chez *Melia arguata* DC. (d'après COSTERUS, 1904; in VAN STEENIS, 1954)

Aussi, peut-on se demander, si la structure observée lors de la floraison des semis n'est pas l'expression ultime de la proportionalité qui semble exister pour un même module entre le degré de ramification et/ou le nombre de fleurs d'une inflorescence d'une part, et la taille de l'axe porteur d'autre part ? Ne serait-il pas possible d'interpréter ainsi les résultats obtenus par CHOUARD (1951) sur *Bidens radiatus* Thuill. (ASTERACEAE) qui, en cultivant cette espèce en jours courts dès la germination obtient la formation d'un petit capitule sur une plante ne possédant que deux à trois paires de petites feuilles, et en combinant cette stimulation à la néoténie avec une carence trophique, obtient des plantes à une seule paire de feuilles qui réduisent leur "involucre terminal à quelques écailles invisibles à l'œil nu", chaque fleur du capitule étant réduite à un mamelon de moins de 1/10 de millimètre surmonté de papilles stigmatiques.

Enfin, n'est-il pas possible d'imaginer que le degré de différenciation entre les catégories d'axes d'une même plante dont semble dépendre la structure exacte de l'unité architecturale minimale, puisse également "agir" sur la structure des semis lors des floraisons néoténiques, comme pourrait le suggérer l'obtention expérimentale par BANCILHON (1969) de fleurs terminales sur les premiers rameaux plagiotropes émis après la germination de *Phyllanthus* à rameaux dimorphes ?

Dans l'état actuel de nos connaissances, il serait hasardeux de pousser plus avant la comparaison de ces deux types de structure apparaissant l'un au début, l'autre à la fin de la vie de l'organisme. Toutefois, les hypothèses émises ci-dessus nous semblent passionnantes à tester dans l'avenir.

### 2. 1. 2. 3. La notion de gradient de floraison chez les plantes réitérées.

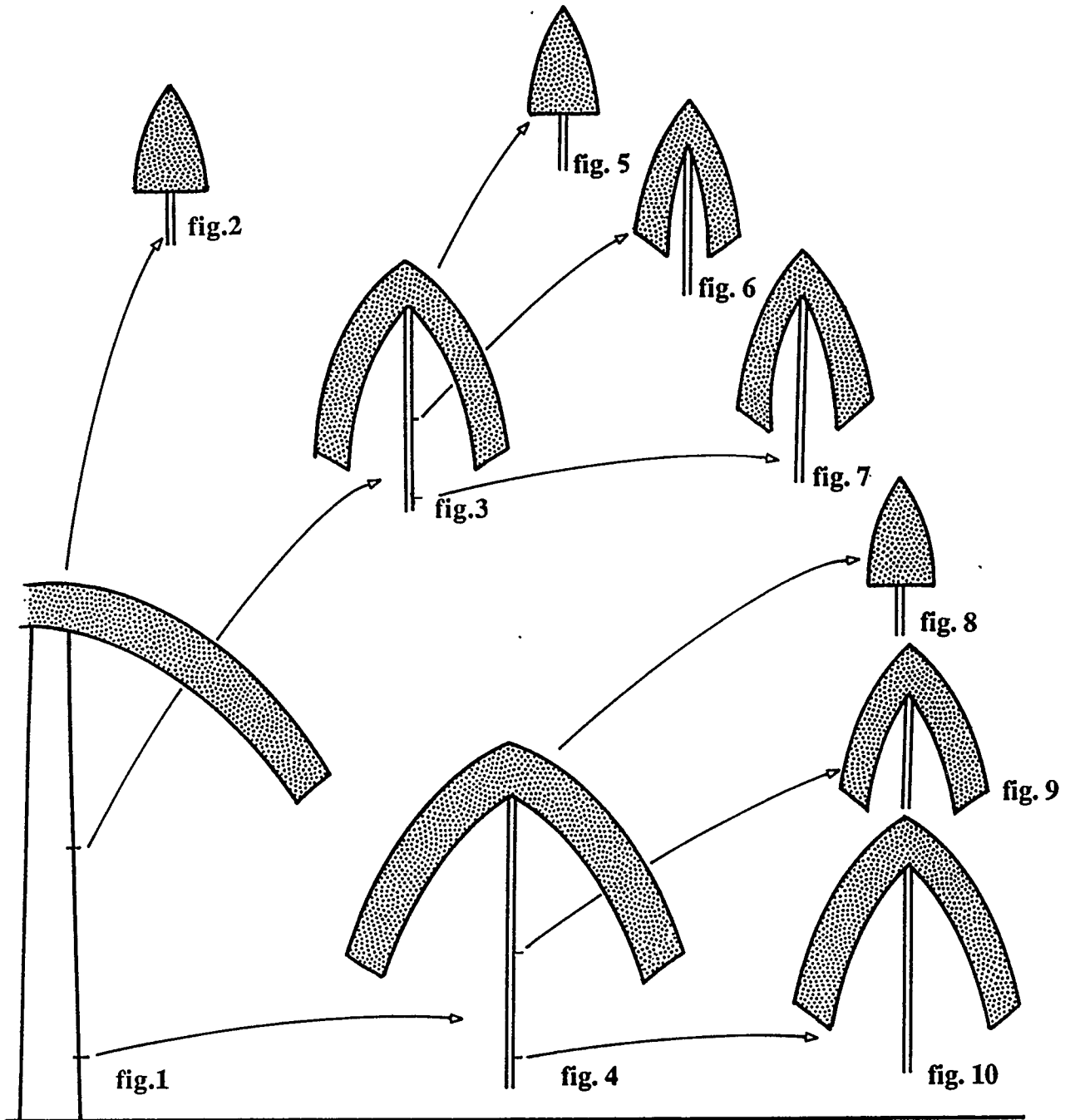
Chez toutes ces espèces, indépendamment de leur architecture, de leur type biologique, de leur appartenance systématique,... l'envahissement par la floraison s'exprime par une réduction de la structure et une augmentation du degré de sexualisation des complexes réitérés en fonction de leur position de plus en plus périphérique sur le végétal. Comme sur la plante jeune conforme à son diagramme architectural, cet envahissement par la floraison traduit l'existence d'un gradient de floraison acropète qui s'exprime à différents niveaux (pl. 49).

1- Quelle que soit leur origine, traumatique ou adaptative et leur nature, totale ou partielle, l'envahissement par la floraison des complexes réitérés insérés directement sur la plante conforme à son modèle initial ne fait que traduire, au niveau de cette entité issue de la germination, l'existence du gradient de différenciation et de floraison acropète déjà mis en évidence par la ramification séquentielle (cf. 1ère partie du chapitre 2).

2- D'autre part, chaque complexe réitéré, pris individuellement, présente un gradient de différenciation et de floraison identique à celui de la plante jeune conforme à son modèle initial. Comme sur celle-ci, ce gradient de floraison à l'échelle d'un complexe réitéré peut être mis en évidence directement par la répartition et/ou la structure de ses inflorescences successives. Conformément à ce gradient, si les processus réitératifs se poursuivent, on note au niveau des complexes réitérés d'ordre 2 la même réduction de structure et la même augmentation du degré de sexualisation en fonction de leur position plus périphérique sur le complexe réitéré qui les porte. Qu'il s'agisse de réitération totale ou partielle, ce processus peut se répéter et aboutit alors à un envahissement par la floraison croissant avec l'ordre de réitération.

3 - Globalement cet envahissement par la floraison des complexes réitérés, aboutissant à la formation d'unités minimales, traduit un gradient de floraison acropète plus vaste à l'échelle de la plante entière.

La mise en évidence d'un gradient de floraison chez des espèces aussi diverses que celles présentées et à des niveaux d'organisation aussi différents que l'axe, le module, le modèle, le complexe réitéré, et finalement la plante entière à tous les stades de son développement... montre, nous semble-t-il, l'importance de ce phénomène vis à vis du processus floral, et son aspect fondamental en tant que caractéristique de l'organisation structurale d'un organisme végétal.



**PLANCHE 49 :** Représentation schématique de la répartition des inflorescences ( en pointillé) sur les complexes réitérés, en fonction de leur position sur la plante conforme à son modèle initial (fig. 2, 3 et 4), ou sur des complexes réitérés d'ordre inférieur (fig. 2 à 10). Les complexes réitérés des figures 2, 5 et 8 présentent un degré de sexualisation maximal et correspondent à l'unité minimale.



## 2. 2. L'influence de l'âge de la plante sur la floraison des complexes réitérés.

Dans tous les cas analysés jusqu'à présent, l'envahissement par la floraison de la plante réitérée se traduit - conformément aux gradients de floraison et de différenciation acropètes - par une réduction de la structure et une augmentation du degré de sexualisation des complexes réitérés de la base à la périphérie de l'organisation aérienne de l'organisme.

Néanmoins, certaines de nos observations ne semblent pas pouvoir être expliquées par la seule influence de ces gradients.

- Chez *Tabernaemontana undulata* nous avons noté que sur un individu très âgé tombé au sol, tous les complexes réitérés, indépendamment de leur position basale ou apicale sur le tronc, présentaient une réduction structurale et un degré de sexualisation maximaux, comparables à ceux des complexes réitérés qui se développent normalement dans les parties sommitales de l'arbuste. On sait que l'inclinaison d'une plante ou de diverses parties de l'organisme peut entraîner des modifications dans la structure des rejets dont elle entraîne la formation (CRABBE, 1987). Toutefois, dans ce cas particulier, l'influence de l'inclinaison de l'arbre ne peut être invoquée. En effet, l'observation d'individus plus jeunes ayant subi le même traumatisme montre que les complexes réitérés qui se développent alors sur le tronc révèlent l'existence d'un gradient de floraison le long de ce dernier, ceux insérés à la base du tronc présentant un développement végétatif avant floraison beaucoup plus important que ceux insérés plus haut.

- Un comportement très semblable a été noté chez des individus âgés d'*Isertia spiciformis* cassés près du sol. Dans ce cas, le traumatisme s'accompagne du développement, à la base du tronc, de complexes réitérés totaux qui présentent une structure très proche des unités minimales de cette espèce apparaissant normalement dans les parties périphériques de l'arbre. Là encore, le traumatisme, s'il est à l'origine du développement des complexes réitérés, ne peut pas être considéré comme la cause de leur comportement floral. Chez cette même espèce en effet, nous avons pu observer que, sur des individus plus jeunes poussant dans les mêmes conditions et cassés de façon analogue, les complexes réitérés issus de la souche présentent un développement végétatif beaucoup plus important et sont capables de régénérer un arbre pratiquement identique à celui issu de la germination.

De ces deux ensembles d'observations, il ressort que, pour une même espèce arborescente, les très vieux individus développent des complexes réitérés à floraison précoce en des zones où les individus jeunes développent des complexes réitérés qui fleurissent après un fonctionnement végétatif beaucoup plus important. Ainsi, la structure végétative mise en place par un complexe réitéré, avant l'apparition de sa sexualité, est étroitement corrélée à l'âge du végétal, et, pour un niveau architectural donné sur une plante, la floraison d'un complexe réitéré sera d'autant plus précoce et sa structure lors de l'apparition de la floraison d'autant plus réduite, que l'individu porteur sera plus âgé.

Ces observations réalisées chez deux espèces tropicales ne sont toutefois pas isolées, et les conclusions que nous avons tirées nous semblent corroborées par les observations de plusieurs auteurs chez d'autres espèces d'appartenance systématique et d'origine géographique diverses:

- Ainsi, dès 1959, SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL note chez de très vieux Hêtres l'apparition de branches florifères très bas sur l'arbre en des zones où l'on pourrait s'attendre à observer des rameaux juvéniles et stériles.

- KEMMER (1950, 1953, 1958), cité par DOORENBOS (1965a), décrit plusieurs cas où des rejets issus de souches très anciennes forment des fleurs et des fruits très près du sol.

- "J. JEAN (1874) signale que *Quercus robur* L. FAGACEAE, porte des fruits à 25-30 ans en taillis alors que l'arbre fructifie normalement à l'âge de 50-60 ans; une autre espèce de chêne fructifiant normalement à l'âge de 25 ans fructifie à six ans dans des taillis dont la souche a 193 ans KAZARJAN (1969)." (AUMEERUDDY, 1984). Dans le même genre *Quercus*, FIGUREAU (comm. pers., 1987) a observé, dans la forêt de Sherwood en Grande Bretagne, sur la souche d'individus âgés de huit siècles le développement de complexes réitérés entièrement florifères alors qu'ils n'atteignaient que quelques décimètres de haut.

- Probablement, est-il également possible d'expliquer ainsi la difficulté croissante de régénérer un très grand arbre à partir de souches de plus en plus âgées chez certaines espèces (AUMEERUDY, 1984).

Dans la plupart des cas que nous venons d'analyser, l'influence de l'âge de la plante sur la floraison est mise en évidence par le développement de complexes réitérés à la base de celle-ci. Il est bien évident que la partie basale d'une plante étant la première formée, c'est là, qu'à un moment donné, cette influence sera maximale. Toutefois,

l'influence de l'âge sur la floraison des diverses parties d'une plante nous semble beaucoup plus générale et perceptible tout au long de la vie de l'organisme.

De manière générale, il est aisé de noter la présence, sur de très vieux arbres, de complexes réitérés petits et florifères en des zones où l'arbre jeune développe des complexes réitérés ne fleurissant qu'après une phase végétative plus importante. Ceci s'observe fréquemment dans nos régions chez diverses espèces arborescentes comme le Platane (*Platanus sp.*), le Micocoulier d'Europe (*Celtis australis L.*), le Catalpa commun (*Catalpa bignonioides Walt*) ou encore diverses espèces de Frênes (*Fraxinus spp.*),...

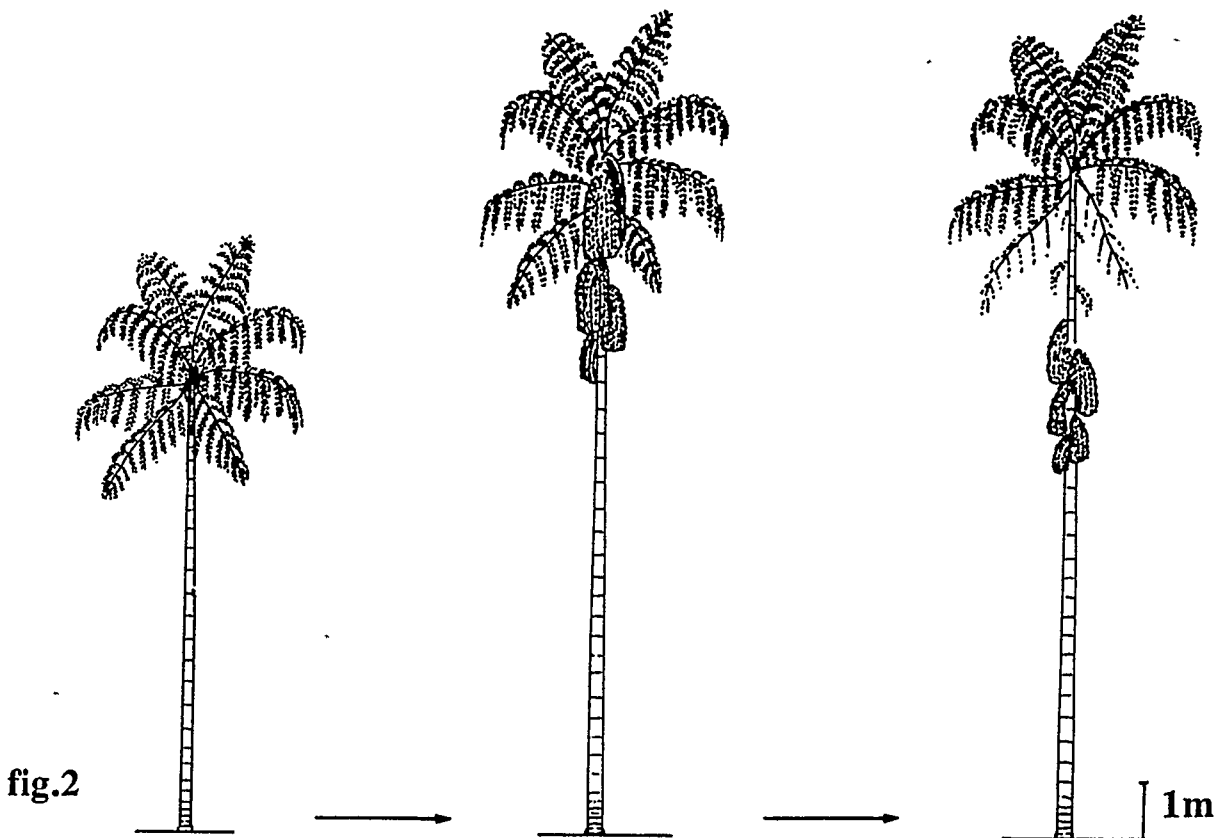
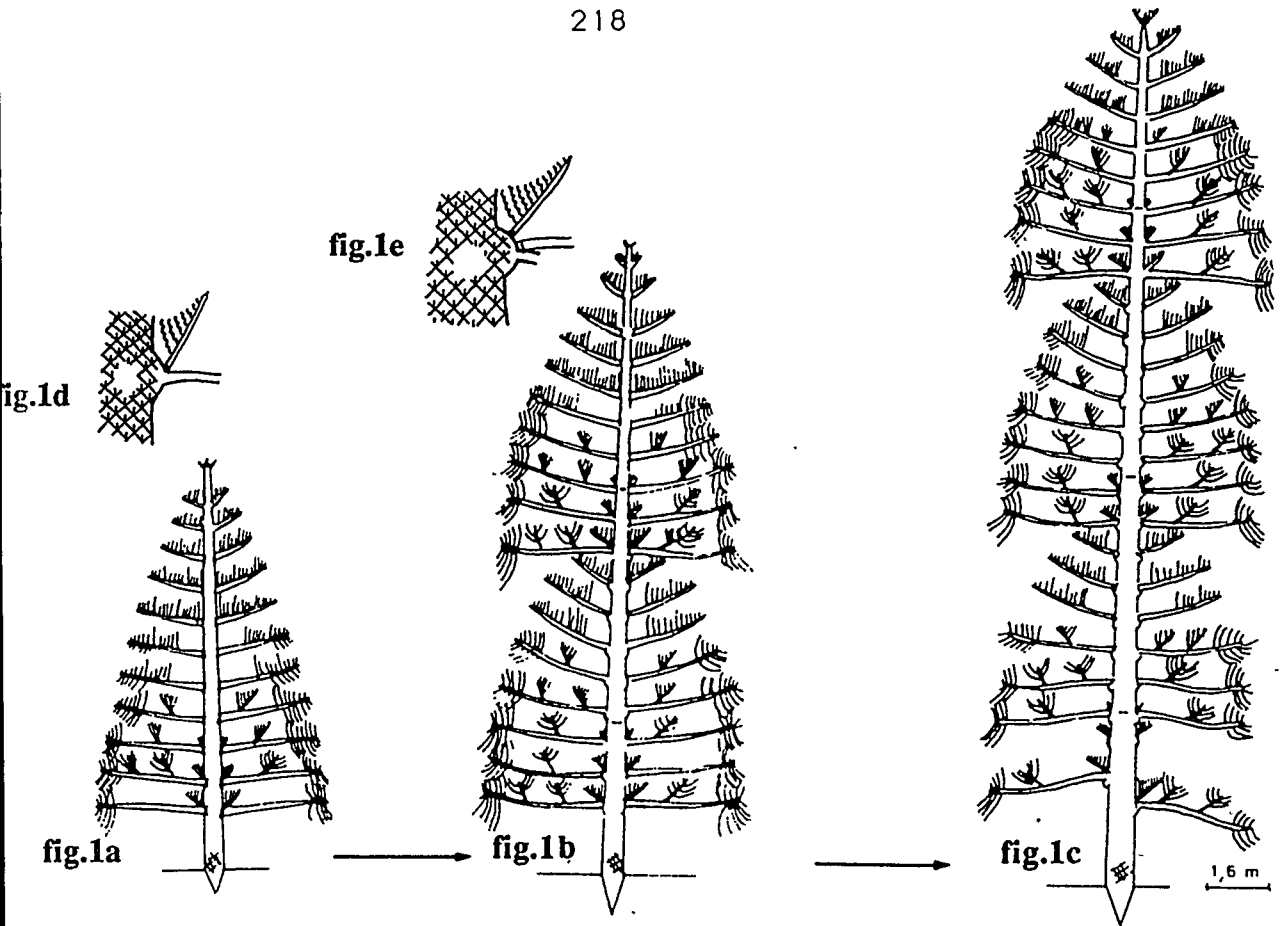
Parfois, cet envahissement par la floraison sous l'influence de l'âge de la plante mère peut s'exprimer de façon tout à fait originale et être mis en évidence par la simple observation du mode de développement particulier de certaines espèces.

- Tel est le cas, nous semble-t-il, de diverses espèces d'*Araucaria* Juss. (ARAUCARIACEAE) colonnaires de Nouvelle Calédonie, décrites par VEILLON (1976, 1978, 1980), qui présentent des cimes emboîtées, et dont *Araucaria columnaris* (Foster) Hooker peut être considéré comme le meilleur exemple (pl. 50, fig. 1).

Le développement de cet arbre qui peut atteindre 60 mètres de haut est conforme au modèle architectural de MASSART. Sur l'arbre jeune les branches séquentielles forment une première cime. La base de ces branches de "première génération" est progressivement englobée par la croissance en épaisseur du tronc qui forme un bourrelet caractéristique. Ces branches ont une durée de vie brève mais, avant qu'elles ne s'élaguent, on voit apparaître à leur base une ou plusieurs branches de deuxième génération identiques aux précédentes et issues du bourrelet proximal. Par la suite les branches séquentielles tombent, et celles de deuxième génération constituent une nouvelle cime partiellement emboîtée sous la précédente. Le processus peut alors se répéter et aboutit à la formation de plusieurs cimes partiellement emboîtées les unes dans les autres. Il est important de noter que toutes les générations successives de branches étant issues du bourrelet basal, elles proviennent toutes du tronc et n'augmentent donc pas de numéro d'ordre. Mais plus intéressant pour notre propos, est le fait que chez cet arbre monoïque, la répartition spatiale des cônes mâles et femelles dépend étroitement de l'existence de ces cimes emboîtées. Lors de l'apparition de la sexualité, la première cime, formée par les branches séquentielles, est en effet essentiellement femelle avec toutefois l'amorce d'une sexualité mâle sur les parties les plus proximales des branches basses, tandis que les cimes de deuxième et troisième

génération apparaissant au même niveau mais sur la plante plus âgée portent exclusivement des cônes mâles.

- Un autre cas, est représenté par le comportement de plusieurs Palmiers monocaules et monocarpiques appartenant à certaines espèces des genres *Arenga* Lab., *Caryota* L., *Wallichia* Roxb., tous de la sous-famille des Caryotoideae (HOLLTUM, 1955; MOORE, 1973; DRANSFIELD, 1978; H. O. T., 1978). Chez ces espèces, la période juvénile stérile dure plusieurs années avant que la plante n'atteigne une certaine taille et ne développe une première inflorescence terminale. Par la suite, d'autres inflorescences sont formées à partir de méristèmes axillaires des feuilles assimilatrices jusque-là restés à l'état latent mais la séquence de développement des inflorescences est tout à fait inhabituelle puisqu'elle s'effectue dans le sens basipète; les premières inflorescences proviennent des aisselles situées au sommet du stipe, puis progressivement se développent à partir d'aisselles situées de plus en plus bas; après plusieurs années, ce processus aboutit au développement des dernières inflorescences à partir des méristèmes situés le plus bas sur l'axe juste au-dessus ou en dessous du niveau du sol (pl. 50, fig. 2). Chez *Caryota urens* L., la durée de la phase initiale de croissance stérile, supérieure ou égale à une vingtaine d'année, est suivie d'une période reproductive qui peut s'étaler de 8 à 10 ans entre la première floraison apicale et la formation de la dernière inflorescence (HEBDING, com. pers.).



### PLANCHE 50

Fig. 1 (d'après VEILLON, 1980): Evolution des cimes emboîtées formées par les générations successives de branches (fig. 1a, 1b, 1c) chez *Araucaria columnaris* (Foster) Hooker (ARAUCARIACEAE - Nouvelle Calédonie), et détails de l'insertion des branches sur le tronc (fig. 1d, 1e).

Fig. 2 : Progression basipète des inflorescences chez *Caryota urens* L. (ARECACEAE - Asie du Sud est).

- L'influence de l'âge du végétal sur la floraison de ses diverses parties ressort également de nos observations effectuées chez diverses espèces cauliflores.

Ainsi, chez *Anaxagorea dolichocarpa*, l'envahissement par la floraison se traduit, au cours du vieillissement, par l'apparition d'inflorescences de plus en plus près du sol, en des zones où la plante jeune ne développe jamais de structures reproductrices. Dans le cas particulier de cette espèce, l'envahissement par la sexualité de l'arbuste s'effectue en deux temps et, pour une unité de croissance donnée, se manifeste par l'apparition d'inflorescences à partir des aisselles d'anciennes feuilles assimilatrices, puis, sur la plante plus âgée, par la formation d'inflorescences aux aisselles des anciennes cataphylles situées dans la partie proximale de chaque unité de croissance. Sur la plante ayant acquis son développement maximal ce processus aboutit à une floraison généralisée de toutes les aisselles du tronc et des branches qui portent respectivement des coussinets de cauliflorie et de ramiflorie de plus en plus volumineux.

L'envahissement par la floraison des individus d'*Amphirrhox longifolia* est également très suggestif. Rappelons, que chez cette espèce, la cauliflorie n'apparaît que secondairement, et se traduit par la formation à la base du tronc de rejets florifères qui présentent, au cours du vieillissement de l'arbuste, une structure végétative de plus en plus réduite jusqu'à n'être plus que des inflorescences directement insérées sur le tronc.

Enfin, citons les observations de TAY (1978) sur l'arbre de Judée (*Cercis siliquastrum* L. - CAESALPINIACEAE - région méditerranéenne), et de LAURI (1988) sur *Loreya mespiloides* Miq. (MELASTOMACEAE - Guyane française) qui montrent, chez ces deux espèces cauliflores, un envahissement par la floraison basipète et centripète de l'arbre au fur et à mesure de son vieillissement tout à fait identique à celui que nous avons décrit dans ce travail.

Ces différents exemples, montrent que l'influence de l'âge s'exerce de façon progressive tout au long de la vie d'une plante. Qu'elle se traduise chez la plante âgée par l'apparition directe de fleurs chez certaines espèces cauliflores ou, plus fréquemment, par la formation de complexes réitérés à floraison "précoce", en des zones où la plante jeune, normalement stérile, développe des complexes réitérés qui présentent une phase végétative importante, l'influence de l'âge d'une plante sur la floraison de ses diverses parties nous apparaît très générale.

Bien que s'exerçant dans le sens basipète, il est important de noter que cette influence de l'âge ne supprime pas celle du gradient de floraison acropète, mais au contraire se superpose à celle-ci. Ainsi chez *Isertia spiciformis*, nous avons vu que, malgré la réduction structurale extrême des complexes réitérés apparaissant sur la

souche des individus âgés, l'axe principal de ces complexes réitérés fleurit après l'émission d'un nombre de nœuds d'autant plus faible qu'ils sont insérés sur des numéros d'ordre plus élevés. De même, chez les espèces cauliflores que nous avons décrites, l'apparition de coussinets de cauliflorie de plus en plus bas sur le tronc ne masque pas, au niveau des ramifications séquentielles, l'expression d'un gradient de floraison acropète, qui s'exprime par la formation d'inflorescences sur ces dernières à partir d'un nombre d'unités de croissance d'autant plus faible que les branches sont de rang plus élevé.

De manière plus générale, l'influence conjuguée de ces deux facteurs apparaît de façon plus évidente encore chez les individus âgés de diverses espèces ligneuses qui présentent des "abaissement de cimes", c'est-à-dire une réitération profuse qui reconstitue à partir du tronc une nouvelle cime sous la précédente, le plus souvent en relation avec une subite disparition de l'ambiance forestière. Ainsi, en Guyane française, il est fréquent d'observer, chez des individus âgés de *Symphonia globulifera* qui poussent en milieu ouvert, le développement de complexes réitérés totaux en différents points du tronc. Pour un niveau architectural donné, ces complexes réitérés fleurissent à partir d'un nombre d'étages de branches plus faible que s'ils s'étaient développés sur des individus plus jeunes; mais si l'on considère l'arbre dans sa totalité on retrouve l'expression d'un gradient de floraison acropète identique à celui observé sur la plante jeune et, globalement, les complexes réitérés fleurissent à partir d'un nombre d'étages stériles d'autant plus faible qu'ils sont insérés en position plus distale sur le tronc ou les branches, c'est-à-dire en position plus périphérique sur la plante mère.

Des conclusions analogues ressortent des expérimentations effectuées par divers auteurs sur des plantes très différentes. Ainsi, par des décapitations échelonnées le long de l'axe principal de plantes de Tabac d'âges différents, MAC DANIEL et HSU (1976) montrent que, quel que soit l'âge de la plante mère, les tiges qui se développent fleurissent à partir d'un nombre de nœuds d'autant plus faible qu'elles sont insérées plus haut sur cet axe. Mais, pour une position donnée sur cet axe, les tiges fleurissent après l'émission d'un nombre de nœuds décroissant avec l'âge de la plante mère. La culture *in vitro* d'explants de Tabac issus d'une même position sur la plante mère révèle que le nombre de boutons floraux néoformés à partir de ces explants augmente avec l'âge de la plante mère (AGHION-PRAT, 1965; CHOUARD et al., 1970; TRAN THANH VAN et al., 1974). De même, TANIMOTO et HARADA (1979), en cultivant *in vitro* des fragments de tiges de *Torenia* L. (SCROPHULARIACEAE) issus d'une position donnée sur celle-ci, montrent que le nombre de nœuds développés sous l'inflorescence

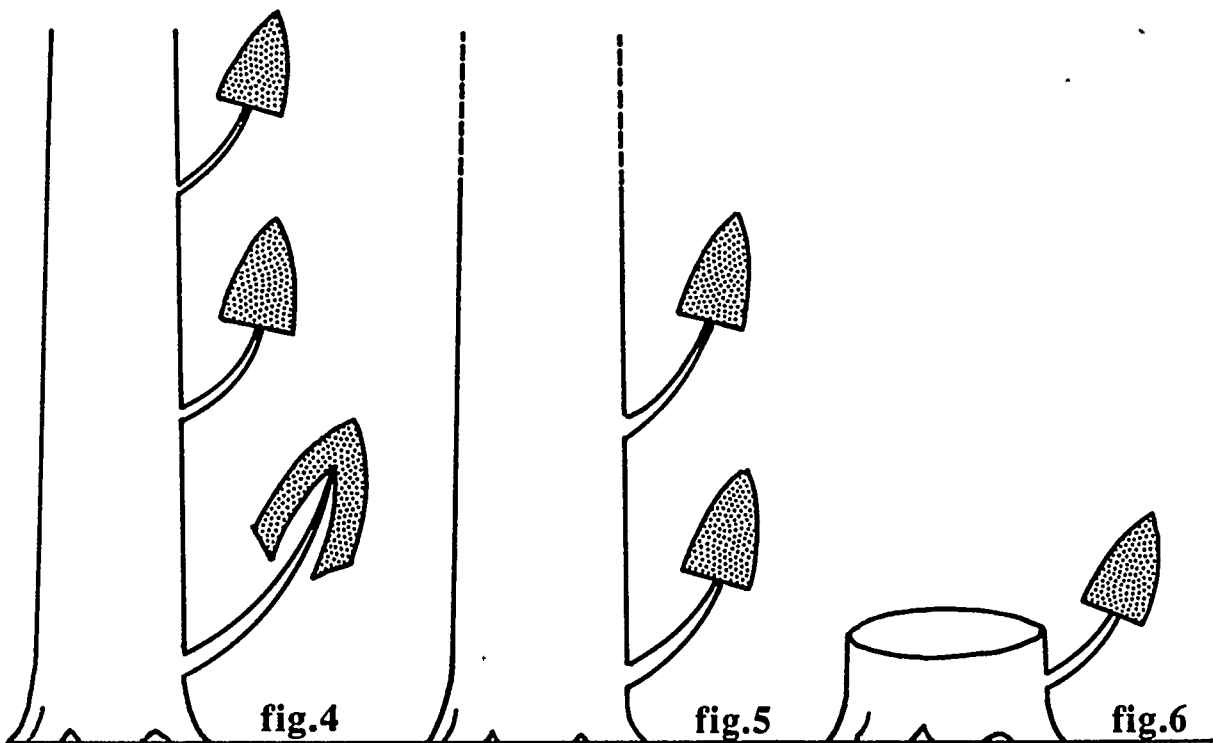
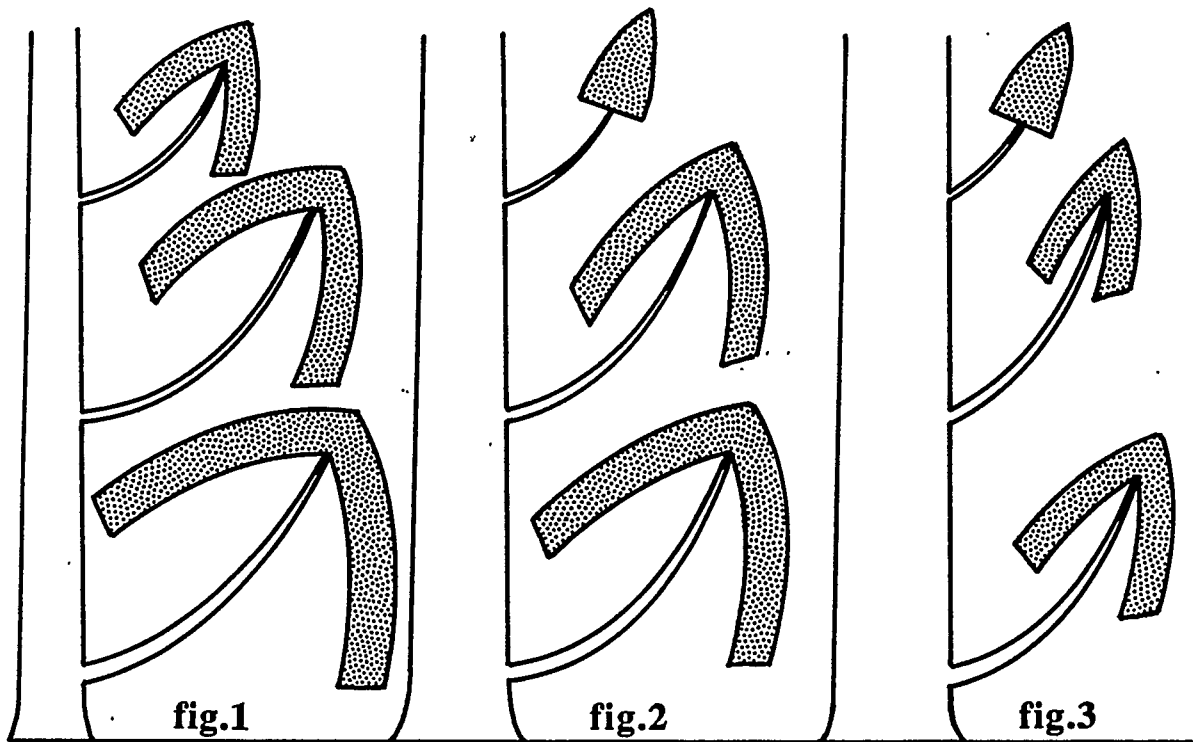
des tiges néoformées, et le nombre de semaines avant leur floraison diminuent avec l'âge croissant de la plante mère.

De toutes ces observations, il ressort que l'influence de l'âge d'une plante sur l'expression de sa sexualité, si elle est parfois masquée, ou si elle ne s'exprime que lors des phases sénescents, semble exister à l'état latent tout au long de la vie du végétal.

Pour une même position architecturale, cette influence de l'âge, qu'elle soit directement observable ou révétable par l'expérimentation, s'exprime progressivement, de la germination à la mort d'une plante, et traduit à l'échelle de la plante entière, un véritable "gradient temporel de floraison" dont les effets se superposent à ceux du "gradient spatial de floraison acropète" analysé aux paragraphes précédents.

De l'influence conjuguée de ces deux facteurs dépendent alors étroitement la structure et la dynamique de floraison des complexes réitérés successivement émis au cours du vieillissement de l'organisme (pl. 51), et l'apparition tout à la base du végétal âgé de complexes réitérés correspondant à l'unité architecturale minimale spécifique, comme cela a pu être observé chez *Isertia spiciformis* et chez *Tabernæmontana undulata*, apparaît comme un marqueur de la sénescence de l'organisme. D'après nos observations, le terme ultime jusqu'auquel la plante puisse encore fleurir nous semble être lors du développement d'unités minimales directement sur la souche des individus âgés dont toute la couronne est détériorée (pl. 51; fig. 6).





**PLANCHE 51** : Représentation schématique de la répartition des inflorescences (en pointillé) sur les complexes réitérés, en fonction de leur position sur la plante mère et l'âge de celle-ci (fig. 1 à 6).

### 3. CONCLUSION: L'ASPECT AUTOCATALYTIQUE DE LA FLORAISON.

Qu'il s'exprime à l'échelle du modèle initial, du complexe réitéré, ou de la plante ayant complètement dupliqué son architecture élémentaire, en fonction du rang ontogénique, du numéro d'ordre ou encore de l'âge, l'envahissement par la floraison traduit un "degré de sexualisation", une "propension à fleurir", croissant avec le développement de l'organisme; la floraison elle-même, une fois apparue, se transmet de façon autocatalytique à toutes les structures végétatives au fur et à mesure de leur formation. La mise en évidence du **comportement autocatalytique de la floraison au cours de l'ontogénèse**, assurément n'est pas nouvelle, et, reconnue depuis longtemps (CHOUARD, 1962), elle a même pu faire penser à un "virus de floraison" comme nous le rapporte CHOUARD (1950).

L'analyse architecturale montre que cette "contagion florale" qui affecte le végétal, depuis l'apparition de ses premières fleurs jusqu'à sa mort, ne s'effectue pas de manière anarchique. Bien au contraire, l'apparition de la sexualité et ses manifestations successives semblent obéir à des règles précises. S'exprimant de façons très diverses en fonction du mode de croissance, de l'architecture et de la structure globale de chaque plante, l'envahissement par la floraison, chez toutes ces espèces, indépendamment de leur nature (herbacée ou ligneuse), de leur appartenance systématique (proche ou lointaine), de leur origine géographique (tropicale ou tempérée),...reflète une même "tendance", dont il convient maintenant de rechercher le déterminisme, et dont l'apparente universalité nous conduit à proposer un nouveau concept tentant de rendre compte de l'apparition et de l'évolution de la sexualité dans la vie de l'organisme végétal.

## Chapitre 3.

### CONCLUSION:

## LE CONCEPT DE FLORAISON AUTOMATIQUE

### 1. DEFINITION.

Les exemples que nous venons de présenter montrent que le déterminisme de la floraison peut être appréhendé dans le contexte de la plante entière. L'analyse architecturale révèle que l'aptitude à la floraison n'est pas également répartie sur tous les méristèmes d'une même plante, et que son acquisition à l'échelle de la plante entière ou des systèmes d'axes élémentaires qui la composent, dépend du stade ontogénique atteint par l'organisme. Ainsi, pour des conditions écologiques données, les sites d'apparition de la sexualité pour les individus d'une même espèce sont relativement stables et largement prévisibles tout au long de la vie du végétal. Bien sûr, l'apparition, puis les manifestations successives de la sexualité s'expriment de façon spécifique, et la "séquence de floraison" de *Noisettia longifolia* peut paraître très différente de celle de *Symphonia globulifera* ou de certaines espèces cauliflores. Mais, au-delà de ces modalités, la formation des structures reproductrices s'inscrit au sein d'une dynamique globale, commune à toutes ces espèces.

Annoncée dès les tout premiers stades de la croissance, par l'expression d'une séquence précise et ordonnée de différenciation végétative, l'apparition de la sexualité n'est possible qu'à partir d'un certain seuil de différenciation, quantitativement et qualitativement défini: chez *Noisettia*, les inflorescences ne se développent à l'aisselle des feuilles que lorsque celles-ci atteignent une longueur d'une quinzaine de centimètres; chez *Encyclia* l'inflorescence terminale des modules n'apparaît qu'après plusieurs ordres de ramification lorsque ceux-ci atteignent une certaine dimension; chez *Symphonia* la floraison intervient seulement lors de la mise en place des rameaux courts ultimes. Au-dessous de ce seuil - marqué par un degré de structure précis qui peut être exprimé par un nombre de nœuds, ou de numéros d'ordre - la plante est inapte à fleurir; au-dessus, la floraison paraît inéluctable et correspond à une étape obligatoire de la morphogénèse dans les conditions normales de croissance de la plante.

Chez les plantes monocarpiques, cette première floraison signifie la mort de l'organisme. Mais chez toutes les plantes qui fleurissent plusieurs fois, la croissance reprend, et la sexualité réapparaît selon un gradient de floraison qui ne fait que traduire le déroulement de la même séquence entamée dès la formation des cotylédons. En fonction de ce même gradient, on aboutit à la périphérie de l'organisme toujours conforme à son modèle initial, à une stabilisation des structures qui portent la sexualité, et qui s'exprime à différents niveaux suivant les cas. Ceci peut concerner les feuilles et leur productions axillaires (*Noisetia*), ou la structure et le degré de sexualisation des branches latérales (*Symphonia*), et c'est ce que nous avons défini sous le terme de "module minimal" chez les plantes modulaires où ce phénomène s'exprime de façon évidente\*.

Mais plus intéressant encore est l'apparition de la réitération qui, dans cette séquence, intervient comme un véritable "rajeunissement", et qui reprend totalement ou en partie la séquence de différenciation de la plante jeune issue de la germination. De la même façon que celle-ci était caractérisée par une phase juvénile stérile, la floraison d'un complexe réitéré n'intervient automatiquement qu'après un certain seuil acquis au terme d'une phase végétative. Au sein de l'organisme entier, ce rajeunissement est néanmoins partiel, et la séquence de différenciation aboutissant à la floraison de ces complexes réitérés - conformément au même gradient de floraison qui détermine la formation des inflorescences sur les rameaux séquentiels - est parcourue d'autant plus vite que leur position est plus périphérique. Comme sur la plante jeune, le terme de ce processus, à la périphérie de l'organisme ayant atteint son développement maximal, se traduit par une stabilisation des structures qui portent la sexualité, et que nous avons appelées "unités minimales".

Si la croissance de la plante se poursuit, il est alors possible de discerner, au sein de la dislocation progressive de l'individu vieillissant, la formation de complexes réitérés en direction basipète. Ceux-ci répètent alors comme précédemment la séquence de différenciation élémentaire du végétal. Conformément au gradient de floraison acropète, cette séquence est d'autant plus brève et court-circuitée dans l'espace que les complexes réitérés naissent plus haut sur l'organisme. Mais, sous l'effet de l'âge de la plante, cette séquence est également court-circuitée pour les complexes réitérés apparaissant à un niveau donné par rapport à ce qu'elle était sur la plante plus jeune. Sous l'influence conjuguée de ces gradients, spatial et temporel, le même processus peut aboutir lorsqu'il s'exerce pleinement à une expression réduite à l'extrême de cette même séquence sur des

---

\* Notons que, bien que de tels cas n'aient pas été présentés ici, le même phénomène peut se retrouver chez les plantes monopodiales à croissance rythmique et floraison latérale, à l'échelle de l'unité de croissance qui, sur la plante adulte, présente une répartition très stable des inflorescences, qui se reproduit d'une unité à la suivante, comme le montrent par exemple, HALLE et MARTIN (1968) chez l'Hévéa.

complexes réitérés apparaissant directement sur la souche de l'individu sénescant, ce qui rappelle alors la situation qui s'observe parfois lors de la floraison néoténique des semis chez diverses espèces.

Bien sûr, toutes les plantes ne parcourent pas ce chemin dans sa totalité. Chaque organisme en fonction de ses propres potentialités morphogénétiques, ou de la possibilité que le milieu lui offre de les exprimer, ne pourra parcourir qu'une partie plus ou moins grande de la trajectoire.

Mais, quel que soit le terme de l'histoire, le développement de l'organisme végétal n'est que la traduction d'un "programme morphogénétique" plus profond au sein duquel chaque étape est conditionnée par la précédente et détermine la suivante. Au sein de cette succession d'étapes, dictée par un programme interne, la formation des structures reproductrices ne représente alors que l'un des épisodes de cette trajectoire parcourue par la plante de la germination jusqu'à sa mort, et la floraison n'est qu'une étape normale, automatique, du "mouvement morphogénétique" défini par NOZERAN.

Définissant la floraison comme une étape imposée de manière endogène par un programme morphogénétique interne, propre à l'organisation végétale, le concept de floraison automatique peut être rattaché à la notion beaucoup plus générale de chréode due à WADDINGTON (1957), et interprétée dès 1976 par MARESQUELLE dans le cadre de la floraison: "comme une chaîne de situations biologiques, se déterminant de proche en proche, et cela sous leur aspect formel, sans considération ni des structures élémentaires ni des influences extérieures." De même, ce concept nous semble s'inscrire dans la "théorie des catastrophes" développée par THOM (1972, 1974).

## **2. INFLUENCE DES FACTEURS EXTERNES ET DEROULEMENT DE LA FLORAISON AUTOMATIQUE.**

### **2. 1. Introduction.**

Reconnue de longue date, l'influence des facteurs externes sur la floraison est indéniable, et un nombre considérable de travaux (voir par exemple les récentes synthèses de BERNIER et al., 1981a; 1981b; KINET et al., 1985 ), montrent qu'elle peut s'exercer à différentes étapes du développement, tant au niveau de l'induction florale, que lors du développement des primordia floraux en fleurs jusqu'à l'anthèse.

Le concept de floraison automatique ayant été défini dans le cadre de la plante entière poussant dans les conditions normales de son développement et de l'expression de sa sexualité, on peut alors se demander comment s'exerce l'influence des facteurs externes sur le mouvement morphogénétique global parcouru par la plante de la germination jusqu'à la mort, et quelle peut être l'interprétation de cette même influence dans le cadre du concept de floraison automatique?

Compte tenu de l'ampleur du sujet abordé, il est bien évident que, dans le peu de temps imparti à la présente étude, il était impossible d'analyser cet aspect en détail. Néanmoins, il a été possible au cours de ce travail, en comparant l'architecture des individus d'une même espèce poussant dans des milieux divers, de préciser l'influence de certains facteurs du milieu, sur l'architecture de la plante et la répartition de ses inflorescences, lors de l'apparition, puis des manifestations successives de la sexualité.

Ces premières observations, ne nous permettent pas d'effectuer une synthèse cohérente du rôle des facteurs externes sur le déroulement de la morphogénèse et de la floraison. Aussi, plus qu'une synthèse, qui serait prématurée, on trouvera ici l'exposé de quelques faits, et des réflexions qui en découlent, visant à dégager les bases d'une interprétation du rôle des facteurs externes dans le cadre du concept de floraison automatique.

### **2. 2. L'analyse de quelques faits d'observation.**

Chez *Trema micrantha*, les premières inflorescences apparaissent à partir d'un nombre de nœuds plus important sur des individus cultivés en serre sous un léger ombrage, que sur des individus poussant en plein soleil en Guyane française.

L'influence de l'intensité lumineuse se traduit chez *Rhynchantera grandiflora*, par une floraison moins abondante chez les plantes poussant sous ombrage, chez lesquelles, pour chaque zone florifère, les inflorescences présentent un degré de ramification plus faible que celui des plantes soumises à une intensité lumineuse maximale.

Beaucoup plus spectaculaires sont les modifications, en fonction des mêmes facteurs, de la taille des individus de *Symphonia globulifera*, au moment de l'apparition de la sexualité: les premières inflorescences n'apparaissent en forêt que lorsque l'arbre, atteint une quinzaine de mètres de haut, tandis que la sexualité peut se manifester en savane sur des individus ne mesurant que 7 à 8 mètres de haut.

Résultant de causes différentes, des effets analogues sur la taille de l'organisme lors de l'apparition de la sexualité ont pu être observés chez *Isertia coccinea*. Chez cette espèce, dans les conditions normales - c'est-à-dire en pleine lumière - la floraison n'apparaît que lorsque l'arbre atteint une douzaine de mètres de haut. Néanmoins, des individus, soumis aux mêmes conditions d'intensité lumineuse, mais poussant sur des sols entièrement érodés, sont florifères alors que leur hauteur n'excède pas 3 à 4 mètres.

L'analyse architecturale montre que, pour chaque espèce, indépendamment du mode d'expression des modifications observées et de la nature des facteurs envisagés, on retrouve chez tous les individus la même succession d'étapes morphogénétiques, conduisant à la sexualité.

- Chez *Trema micrantha*, quelles que soient les conditions lumineuses, cette séquence se traduit, à partir de la germination, par la formation de feuilles de plus en plus grandes, de branches latérales, puis, sur ces mêmes A2, d'inflorescences d'abord pauciflores puis de plus en plus ramifiées, et seule sa vitesse d'expression est modifiée.

- Chez *Rhynchantera grandiflora*, la floraison est moins abondante lorsque la plante pousse à l'ombre, mais comme chez les individus poussant en plein soleil, le nombre de fleurs développées par les inflorescences, et le nombre de nœuds florifères augmentent régulièrement d'une zone florifère à la suivante, et en fonction de l'ordre de ramification.

- Chez *Symphonia globulifera*, malgré l'énorme différence dans la taille de l'arbre lors de l'apparition de la sexualité selon qu'il pousse en savane ou en forêt, on observe toujours la même séquence morphogénétique et de floraison, et les premières inflorescences, dans les deux cas, n'apparaissent qu'après la formation des rameaux courts ultimes (A5) une fois qu'ils sont bien établis.

- De même, chez *Isertia coccinea*, quelle que soit la taille de l'arbuste lors de la formation des premières fleurs, ce dernier, à ce stade, a mis en place un tronc, des branches et des rameaux.

De l'analyse de ces quelques exemples, il ressort que l'influence des facteurs externes peut s'exercer sur l'abondance de la floraison (*Rhynchantera*), sur le nombre de nœuds émis nécessaires à l'apparition de la sexualité (*Trema*), ou encore sur la taille de l'organisme au moment de l'apparition de la sexualité (*Symphonia*, *Isertia*), mais, dans tous les cas, si elle agit sur la vitesse d'expression de la séquence de différenciation aboutissant à la formation des premières fleurs, elle n'en modifie pas la nature profonde; si l'influence des facteurs externes permet de réduire ou d'augmenter la taille de l'organisme ou le nombre de nœuds nécessaire pour parcourir cette séquence, un certain degré de différenciation est toujours nécessaire à la formation des premières fleurs.

\*

Les facteurs du milieu peuvent également influencer sur la durée de la phase juvénile d'une plante. Ainsi, plusieurs travaux montrent que l'apparition de la sexualité peut être accélérée ou retardée sous l'influence de divers facteurs. Dans bien des cas, seule est notée la durée de la phase juvénile, et la structure acquise par la plante au terme de celle-ci fait défaut, si bien qu'il est le plus souvent impossible de savoir si ces modifications de durée sont corrélées à des modifications dimensionnelles ou structurales. Le plus souvent néanmoins, il est admis qu'une croissance vigoureuse des semis, permet d'accélérer la transition vers l'état adulte (ZIMMERMAN, 1972), et des conditions favorables à la croissance permettent de franchir plus rapidement le chemin morphogénétique qui, partant de la germination, conduit jusqu'à la formation des premières fleurs. Le plus souvent, ce parcours est interprété en terme de taille et de dimension, mais nous avons vu qu'un même stade ontogénique pouvait être atteint pour des tailles différentes. De façon identique, un même stade ontogénique semble pouvoir être atteint à des âges très différents. Probablement doit-on interpréter ainsi les résultats obtenus par DOORENBOS (1965b), qui parvient à réduire la durée de la phase juvénile, chez diverses espèces et variétés de Rhododendron et d'Azalée à croissance rythmique, en augmentant, sous l'influence de certains facteurs, le nombre de cycles de croissance réalisés par la plante au cours d'une année.

De même, nous avons pu noter l'influence des facteurs externes sur la durée de la phase initiale de croissance végétative chez une herbacée rudérale pantropicale, *Stachytarpheta jamaïcensis* (L.) Vahl. (VERBENACEAE), que nous avons étudiée en Indonésie, en Guyane française, en Côte d'Ivoire, et que nous avons cultivée dans la serre du laboratoire, à Montpellier. Chez cette espèce, conforme au modèle de LEEUWENBERG, l'axe épicotylé après avoir produit une dizaine de paires de feuilles de taille croissante de la base au sommet de l'axe, développe automatiquement une



inflorescence terminale, et se ramifie simultanément à partir de l'aisselle de la (ou des deux) dernière(s) paire(s) de feuilles émises sous l'inflorescence terminale. La formation des relais sous l'inflorescence se répète ensuite d'un numéro d'ordre au suivant et, globalement, la croissance et la floraison de la plante sont continues. Cultivés en serre dans des conditions identiques, à partir de graines, et dans des pots suffisamment grands pour permettre un développement racinaire normal, tous les individus fleurissent à peu près en même temps, et après avoir émis un nombre semblable de nœuds foliaires quelques semaines après le semis. D'autres individus, semés à la même date, mais maintenus dans de petits godets, ont montré une croissance beaucoup plus lente et, à l'époque où les premières étaient en fleurs, ne montraient que deux à trois paires de feuilles. Six mois plus tard, ces individus, n'ayant montré qu'une croissance ralentie, étaient toujours stériles, et ne montraient que 3 à 4 paires de feuilles alors que les premiers, largement ramifiés, continuaient à produire des fleurs sans arrêt. Rempotés à ce stade dans de larges pots, les individus à croissance ralentie ont alors repris une croissance normale, et leur axe principal devait bientôt donner naissance à une inflorescence terminale après avoir formé un nombre de feuilles identique à celui des plantes ayant été placées dans de larges pots dès leur germination.

De cette série d'exemples, il ressort donc que, sous l'effet des facteurs externes, un même stade ontogénique peut être atteint pour des individus d'âge très différent. Comme précédemment, les facteurs externes n'agissent pas sur la séquence proprement dite, de différenciation conduisant à la formation des inflorescences, mais plutôt sur la vitesse d'expression de cette séquence.

Ainsi, quel que soit leur effet sur la taille de l'organisme, ou la durée des étapes morphogénétiques conduisant à la floraison, il semble que **les facteurs externes n'aient pas une action de "tout ou rien" sur la floraison mais, bien davantage, agissent comme des retardateurs ou des accélérateurs du mouvement morphogénétique, dont la floraison n'est qu'une étape automatique.**

De cette interprétation, nous semblent également à rapprocher les résultats concernant l'influence du froid sur la floraison de diverses céréales des zones tempérées rapportés par CHOUARD (1950) qui montrent que, chez le Seigle d'hiver, la vernalisation, ne peut pas ..."réduire à moins de 7 feuilles l'âge minimum de la maturité de floraison. Son absence ne peut pas non plus empêcher la naissance tardive des primordia floraux.

La vernalisation n'est donc *pas*, ici, l'expression de l'exigence *absolue* d'une température convenable à laquelle correspondrait, par tout ou rien, l'aptitude ou l'inaptitude à fleurir. Elle signifie que sur certaines variétés, un traitement par le froid

raccourcit le délai, dans le temps et dans l'évolution morphologique, au bout duquel la conception des ébauches florales est possible, pourvu toutefois que l'âge morphologique de la maturité de floraison soit atteint."

\*

De ce qui précède, il semble ressortir que l'influence des facteurs externes affecte essentiellement des aspects quantitatifs de l'architecture. Ceci toutefois ne doit pas être généralisé. Dans certains cas en effet, les modifications peuvent être plus profondes, et affecter la structure même de l'organisme.

- Chez le Pommier, *Malus pumila* Mill., RAIMBAULT (1984) montre que les premières fleurs apparaissent sur tous les axes d'individus ramifiés lorsqu'ils sont cultivés dès la germination en plein champ, alors que des individus cultivés en phytotron peuvent fleurir sur un axe non ramifié.

- Lorsque des individus d'*Isertia coccinea*, poussent à l'ombre de la canopée, l'apex de leur axe principal peut avoir une croissance pratiquement indéfinie, et, comparés à des individus poussant en plein soleil, les rameaux sont plus grêles et la floraison moins abondante. De telles modifications architecturales en fonction de l'intensité lumineuse ont également pu être observées chez *Isertia spiciformis* et d'autres espèces conformes au même modèle architectural de SCARRONE, tropicales ou tempérées, et ont également été décrites par divers auteurs (KAHN, 1975; NANDA, 1962; TEMPLE, 1975, 1977; HALLE, 1978).

Dans les cas d'*Isertia coccinea* et d'*Isertia spiciformis*, il semble qu'à l'échelle de la plante entière, tous les "degrés de modifications" puissent exister en fonction de la quantité d'énergie lumineuse reçue. En effet, nous avons signalé que dans des conditions d'intensité lumineuse faible, le fonctionnement de l'apex était "pratiquement indéfini". Mais cet apex ne finirait-il pas par se transformer en inflorescence si la mort de la plante ne venait interrompre le déroulement du mouvement morphogénétique global ? L'observation d'individus, poussant dans des conditions "intermédiaires" d'intensité lumineuse, permet de répondre par l'affirmative. Dans quelques cas en effet, des individus situés à l'ombre, présentent une floraison peu abondante, mais leur apex s'est néanmoins transformé en inflorescence même si cette transformation est intervenue pour une taille, et très probablement un âge et un nombre de nœuds supérieurs à celui des individus de plein soleil. Il est toutefois important de noter que, chez ces deux espèces, même lorsqu'elles se développent à l'ombre, on retrouve, à l'échelle de l'arbre et de ses

rameaux, les mêmes gradients de floraison que ceux analysés et décrits pour les arbres poussant en milieu ouvert, ceux-ci s'exprimant simplement de façon plus "lente" quand diminue l'énergie lumineuse. **L'influence des facteurs externes ne modifie donc pas la séquence de différenciation élémentaire, mais semble simplement pouvoir en moduler l'expression totale.**

- Enfin, un dernier cas de modification architecturale en fonction des facteurs externes a pu être observé chez *Cecropia obtusa* Trécul. (MORACEAE), qui est un petit arbre pionnier, fréquent dans les milieux ouverts en Guyane française.

Dans les conditions normales, *Cecropia obtusa* est un arbre ramifié, pouvant atteindre une quinzaine de mètres de haut, qui montre à la base de son tronc un cône de puissantes racines échasses se nourrissant de troncs pourrissant. Son mode de développement est conforme au modèle de RAUH et l'arbre adulte peut présenter jusqu'à 4 ou 5 ordres de ramification. A partir de la base, le tronc montre des entrenœuds de plus en plus volumineux associés à des feuilles de taille croissante. La ramification est rythmique et forme des étages de branches orthotropes, obliques dans leur partie proximale et très redressées vers leur extrémité. La floraison latérale apparaît au-dessus du premier, ou du deuxième étage de branches latérales, peu après leur formation, simultanément sur le tronc et les branches. Les premières inflorescences sont peu nombreuses et n'affectent qu'un nombre faible de nœuds successifs. Par la suite, le long de chaque axe, les zones florifères concernent, à chaque nouvelle vague de floraison, un nombre croissant de nœuds, des inflorescences finissant par être portées par tous les nœuds successifs dans la partie la plus distale de tous les rameaux de l'arbre âgé.

Dans quelques cas néanmoins un comportement différent a pu être observé chez des individus poussant sur des sols dénudés, érodés et dépourvus d'humus. Dans de telles conditions en effet, les arbres restent monocaules toute leur vie et ne développent plus de racines échasses mais, au contraire, forment un réseau de fines et longues racines qui courent sur le sol sur des dizaines de mètres. Bien que cet axe unique soit constitué par des entrenœuds beaucoup plus courts que ceux qui forment le tronc des plantes poussant dans de meilleures conditions, on note le long de cet axe, qui ne dépasse pas quelques mètres de haut, la même succession d'événements que celle décrite plus haut : les entrenœuds sont de plus en plus volumineux, et associés à des feuilles de taille croissante. Les premières inflorescences sont peu nombreuses, et l'envahissement de l'axe par la floraison se traduit par un nombre de nœuds florifères successifs croissant d'une zone de floraison à la suivante, les inflorescences finissant par se développer à l'aisselle de toutes les feuilles émises dans la partie apicale de la plante âgée qui meurt à ce stade sans s'être ramifiée.

De l'analyse de ces quelques cas, il ressort donc que, si les facteurs externes peuvent agir sur la vitesse d'expression du mouvement morphogénétique, ils peuvent également influencer sur son "ampleur", en permettant ou non l'expression totale de toutes les potentialités morphogénétiques d'une plante. Si elle ne s'exerce que pendant la phase juvénile, cette influence se traduit par une modification de la structure du végétal au moment de l'apparition de la sexualité (cf. RAIMBAULT, 1984). Mais si elle se poursuit tout au long de la vie, elle conditionne alors le développement global de l'organisme, soit en ralentissant la progression morphogénétique "normale" (*Isertia*), soit en ne permettant qu'une expression partielle des potentialités organogénétiques (*Cecropia*) dont l'évolution est "résumée" sur un seul axe en conditions contraignantes.

Cette influence des facteurs externes sur l'expression des potentialités morphogénétiques d'une espèce apparaît de façon évidente dans le cas de la ramification séquentielle chez *Cecropia obtusa*. Mais une telle influence, n'est pas sans rappeler les observations effectuées chez *Symphonia globulifera* dans le cadre d'une organisation structurale plus complexe faisant intervenir la réitération. Chez cette espèce, en effet, les potentialités réitératives sont nombreuses et variées, mais ne s'expriment pleinement que dans les conditions les plus favorables à la croissance. Ainsi, les individus qui poussent dans des conditions favorables sont ceux qui atteignent les plus grandes dimensions; ils réitèrent profusément, et la floraison des complexes réitérés s'effectue sous l'influence des mêmes gradients de floraison que ceux qui déterminent la répartition des inflorescences sur la ramification séquentielle. Lorsque les conditions sont défavorables à la croissance, la taille et le développement global de l'arbre sont bien plus réduits, et la plante ne réitère plus. Entre ces deux extrêmes, l'abondance de cette espèce sur le site d'étude, nous a permis d'observer toutes les situations intermédiaires. Mais, quel que soit le développement définitif de l'arbre, tous les individus, montrent une séquence de différenciation et un gradient de floraison identiques, et les facteurs externes s'ils agissent sur l'expression plus ou moins complète des potentialités - c'est-à-dire sur l'ampleur du mouvement morphogénétique - ne déterminent pas ce dernier qui est une propriété interne à la plante.

Le cas de *Symphonia* nous apparaît dès lors très semblable à celui de *Cecropia*. Une différence néanmoins sépare ces deux espèces:

- chez *Symphonia*, les modifications sont essentiellement quantitatives et quelles que soient les conditions externes, les inflorescences - sur la plante conforme à son modèle initial, comme sur la plante réitéré - n'apparaissent que sur les ordres ultimes de ramification (A5), qui sont des rameaux courts.

- chez *Cecropia* au contraire, les modifications en fonction du milieu sont plus profondes et affectent l'architecture même de la plante.

Il est alors intéressant de constater, que le "degré de paupérisation" qui s'observe en fonction des facteurs externes, est semblable à celui qui s'observe au cours de l'ontogénèse normale de l'organisme. Ainsi, chez *Symphonia globulifera*, à la périphérie de l'organisme ayant atteint son développement maximal, en conditions favorables à la croissance, les complexes réitérés les plus réduits (unités minimales) présentent toujours une architecture qualitativement semblable à celle de la plante conforme à son modèle initial. La situation paraît dès lors très différente chez *Cecropia obtusa*, où la réitération est rare et le plus souvent inexistante jusqu'à un âge et un degré de développement très avancés. Néanmoins, lorsque cet arbre n'est pas surcimé, il peut atteindre un âge et des dimensions exceptionnelles pour l'espèce; sur ces très vieux individus, il est alors possible d'observer de petits complexes réitérés qui sont de petits axes orthotropes monocaules dont la sexualité latérale peut n'apparaître qu'après la formation d'une dizaine à une quinzaine de nœuds. Or, les individus de *Cecropia*, comparés à ceux de *Symphonia*, présentent un degré bien moindre de différenciation entre leurs axes constitutifs qui sont tous orthotropes et florifères.

Ainsi, comme cela s'observe au cours de l'ontogénèse normale, la nature, "quantitative" ou "qualitative", de la paupérisation architecturale en fonction des conditions externes pourrait être liée au degré de différenciation entre les catégories d'axes qui caractérisent l'architecture élémentaire d'une plante, et les modifications structurales observées par RAIMBAULT (1984) chez le Pommier qui développe "naturellement" des rameaux courts florifères sur tous ses axes nous semblent aller dans le sens d'une telle interprétation. Bien sûr, ceci n'est qu'une simple hypothèse, mais qui, compte tenu de ces premières observations, nous semble intéressante à considérer et qui, dans tous les cas, suggère bon nombre d'observations et d'expériences à faire dans l'avenir.

Enfin, il nous semble important de considérer que même si ces cas de réduction structurale sous l'effet des conditions externes peuvent être apparentés à la néoténie, il s'agit d'un cas très différent de celui décrit sous le terme de "floraison néoténique", et qui se manifeste dans les conditions normales de croissance de l'organisme, puis est suivi par une période de croissance végétative stérile qui correspond à la période juvénile, tandis que dans les cas présentement étudiés, la floraison, même si elle apparaît de façon "précoce" sous l'influence des facteurs externes, se poursuit selon un "rythme" caractéristique de l'espèce. Ainsi, même si ces deux phénomènes sont souvent regroupés sous le même vocable de "floraison précoce", ils ne nous semblent pas recouvrir la même réalité.

### 2. 3. Conclusions.

Les facteurs externes, s'ils peuvent influencer sur la vitesse d'expression, ou sur l'expression plus ou moins complète, plus ou moins "court-circuitée" dans le temps et/ou l'espace, de la séquence de différenciation propre à chaque espèce, ne semblent pas modifier la nature profonde de cette séquence.

**Les conditions du milieu agissent comme des "retardateurs" ou des "accélérateurs" du mouvement morphogénétique, dont la floraison n'est qu'une étape automatique.**

Dans quelques cas, ces retards ou ces accélérations, permettent de masquer certaines des potentialités organogénétiques de la plante, et, modifiant l'ampleur de ce même mouvement, affectent la structure de l'organisme au moment de la formation des premières fleurs, ou des floraisons successives. De l'amplitude de ces variations spécifiques résulte la difficulté de déterminer la structure ou le nombre de nœuds minimal nécessaire à l'apparition de la sexualité, ceci ne pouvant être défini que dans les conditions les plus favorables à la floraison, qu'il n'est pas toujours possible d'appréhender. Dans le cadre de ces variations, la floraison traduit une parfaite adéquation entre les caractéristiques morphogénétiques propres à chaque espèce et l'influence des facteurs externes, et le concept de floraison automatique nous semble alors prendre tout son sens.

On peut ainsi penser que la connaissance de l'architecture, de la structure, du degré d'action des facteurs externes sur ces dernières, et des degrés d'adéquation entre ces divers paramètres, permette de rendre compte de la phénologie d'une espèce. Cela nous semble avoir été atteint dans le cas du Seigle, déjà cité. Un autre exemple nous permettra de mieux comprendre l'influence des facteurs externes sur le déroulement automatique de la floraison chez des ligneux, et sera emprunté aux travaux d'ABBOT (1970, 1977) relatifs au Pommier. L'induction florale d'un rameau court chez ce fruitier n'a lieu qu'après la formation d'un nombre minimal de nœuds. La floraison n'aura donc lieu, pour un rameau et une année donnés, que si la période de l'année où la croissance est possible, permet au rameau d'atteindre ce nombre critique de nœuds; la connaissance du plastochrone - dont l'importance a été montrée sur des plantes aussi bien tempérées (FULFORD, 1966) que tropicales (GILL et TOMLINSON, 1969, 1971) - peut alors devenir un élément de prédiction de la floraison d'une année à venir (LUCKWILL, 1974). COSTES (1988) propose une interprétation semblable pour expliquer l'irrégularité de production chez le Litchi.

L'idée d'un déterminisme endogène de la floraison, est donc loin d'être incompatible avec l'influence des facteurs externes, qui dans un certain sens nous semble même pouvoir paradoxalement constituer un argument en faveur du concept de floraison automatique.

De nos observations et de l'analyse bibliographique traitant de ce sujet, il ressort, que des conditions diverses peuvent entraîner des modifications semblables. Cette constatation assurément n'est pas nouvelle, et ressort de la plupart des travaux effectués par différents auteurs sur l'influence de divers facteurs sur la floraison de nombreuses espèces, ce que CHOULARD dès 1962 exprimait par l'existence,..."de processus vicariants pouvant conduire, par des voies détournées diverses, aux mêmes résultats,"... Et, comme le notait déjà MARESQUELLE (1976), il est intéressant de souligner, que les nombreux facteurs externes pouvant agir sur le déroulement de la floraison, "...ne font, par leur diversité même, que confirmer le caractère plus fondamental du mécanisme interne, propre à la plante."

\*

Comme nous l'avons vu, l'analyse de la perception par la plante des facteurs externes - principalement effectuée chez quelques espèces herbacées originaires des régions tempérées - a pu conduire à l'idée que les plantes sont incapables de fleurir tant qu'elles n'y sont pas induites par des facteurs externes favorables.

Mais n'est-ce pas là une vision de la floraison principalement dûe au fait que ces études ont pris naissance dans des zones du globe marquées par une forte saisonnalité annuelle?

Dans bien des cas en effet, l'analyse de la floraison des plantes tropicales nous a conduit à nous demander si ce n'étaient pas plutôt des conditions défavorables qui empêchaient la floraison?

- Les individus de *Stachytarpheta jamaicensis*, après avoir émis quelques paires de feuilles présentent une floraison continue; mais quand les conditions deviennent défavorables à la croissance, elles retardent, par leur effet même sur le déroulement de la morphogénèse, l'apparition de la sexualité.

- Chez plusieurs arbustes héliophiles à floraison continue pendant toute leur vie comme *Scævola frutescens* (Mill.) Krause (GOODENIACEAE) ou *Wormia suffruticosa* Griff. (DILLENIACEAE), observés en Asie du Sud-Est, nous avons pu noter qu'une intensité lumineuse très faible pouvait réduire la production de fleurs ou retarder leur apparition sur des individus issus de semis.

- Si l'on observe des Lauriers roses (*Nerium oleander* L. - APOCYNACEAE) à Montpellier, la floraison s'étale du printemps à l'automne tandis qu'elle peut s'étaler tout au long de l'année dans une zone proche de l'Equateur; mais si l'on observe la croissance de cet arbuste à Montpellier, on notera qu'elle est nulle ou fortement ralentie durant les mois les plus froids. Ainsi, durant les mois d'hiver, la plante ne fleurit pas simplement parce que les conditions ne lui permettent pas de pousser et ralentissent la progression morphogénétique qui conduit chez cette plante à la formation des inflorescences terminales.

Est-ce qu'un profond clivage sépare les plantes des deux latitudes?

Nous ne le pensons pas. Les études phénologiques en zone tropicale, montrent que les plantes à floraison continue sont rares, même sous les tropiques et, plus qu'un type de comportement, les plantes tropicales révèlent une extrême diversité. Ainsi, aux basses latitudes, l'influence d'une saison sèche, ou celle des facteurs biotiques, est souvent invoquée comme un facteur de synchronisation des floraisons, et, à en juger par les nombreux travaux récents traitant de ce sujet, pourrait être aussi importante que celle de facteurs abiotiques tels que la photopériode ou la thermopériode, aux hautes latitudes.

Nous avons signalé tout au long de ce travail quelques cas parmi beaucoup d'autres où le caractère automatique de la floraison apparaît de façon évidente. Chez d'autres plantes tropicales, il a pu être montré depuis longtemps déjà (COSTER, 1926), que l'induction primaire avait un caractère automatique mais que l'anthèse dépendait des conditions externes. Enfin dans quelques cas, concernant des espèces poussant aux hautes latitudes, mais également pensons-nous en régions tropicales, l'idée d'une induction de la floraison par des facteurs externes ne peut être écartée.

Mais, ne doit-on pas considérer certaines de ces espèces comme des exemples extrêmement évolués chez lesquels l'influence des facteurs externes sur la floraison se confond à un tel point avec celle qui permet la croissance, et donc l'expression du mouvement morphogénétique, qu'il devient pratiquement impossible de les dissocier?

A cet égard, il est intéressant de constater, que CHOUARD, dès 1950, note que: "toutes les plantes archaïques encore vivantes sur lesquelles" il a pu travailler, "telles que Fougères, Gymnospermes, reliques d'aires disjointes comme *Ramondia pyrenaica* ou *Dioscorea pyrenaica*, se révèlent indifférentes au photopériodisme."

Ainsi, ne peut-on pas envisager la floraison automatique comme le processus essentiel, fondamental, auquel des mécanismes plus complexes, plus sophistiqués, se soient superposés lors de l'évolution des végétaux?



## CONCLUSION GENERALE

L'architecture d'une plante est le résultat d'interactions multiples entre les diverses parties qui la composent, et les facteurs du milieu qui l'entourent.

L'analyse architecturale permet de définir, d'appréhender, de mieux comprendre les différents niveaux d'intégration de l'organisme. A cet égard elle ne fait que confirmer les résultats de la morphogénèse expérimentale qui montrent avec évidence, l'importance des corrélations dans le déroulement du "mouvement statique" d'une plante. L'architecture végétale est le reflet de ces corrélations qui peuvent s'exercer à courte ou à longue distance. Basée sur une observation globale, qui peut être affinée à tout instant, l'analyse architecturale permet d'appréhender directement les principaux réseaux de corrélation qui définissent la structure de la plante entière.

Les concepts de modèle architectural, de répétition, particulièrement efficaces dans l'étude des végétaux ligneux et tout particulièrement arborescents, permettent de simplifier la réalité complexe de l'organisation végétale. Ils nous permettent d'appréhender rapidement les principes essentiels de son fonctionnement, et fournissent le cadre à une analyse plus fine, physiologique ou biochimique, des mécanismes sous-jacents. Mais, n'est-ce pas déjà, la démarche suivie et appliquée lors de l'étude approfondie d'exemples tels que *Phyllanthus* spp., *Geum urbanum* L., *Scrofularia arguta* Soland.,...dont les résultats nous ont permis de mieux comprendre le déroulement de la morphogénèse et de la floraison ?

Permettant de définir la séquence d'axes conduisant à la sexualité, et sa répétition éventuelle au cours de l'ontogénèse, la méthode d'analyse architecturale, appliquée à l'étude de la floraison, nous semble contribuer à une meilleure connaissance des problèmes de jeunesse, de rajeunissement, et de vieillissement de l'organisme végétal. De même, les implications des résultats obtenus, dans les domaines de l'application et du contrôle de la floraison, chez des plantes "utiles" à l'homme nous semblent évidentes.

L'apport de la flore tropicale, également, nous paraît essentiel. Par la diversité de leurs formes, de leurs comportements,...les plantes tropicales, interpellent sans cesse notre désir de connaître et de comprendre. Dans les problèmes liés à la floraison, nous pensons qu'elles nous offrent des cas simples, fournissant les éléments de réflexion et les exemples nécessaires à la compréhension des cas les plus complexes. Leur analyse comparative, l'analyse approfondie de quelques cas, en collaboration avec d'autres disciplines, nous semble pouvoir éclairer d'un jour nouveau le problème complexe du déterminisme de la floraison des végétaux.

**REFERENCES**

**BIBLIOGRAPHIQUES**

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABBOTT, D. L. 1970 - The role of bud scales in the morphogenesis and dormancy of the apple fruit bud. *In* : Physiology of tree crops. Luckwill, L.C. et Cutting, C.V. eds, pp. 65-82, Academic Press, Londres.
- ABBOTT, D. L. 1977 - Fruit-bud formation in Cox's orange pippin. Ann. Rep. for 1976, Long Ashton Research Station: 167-176.
- AGHION-PRAT, D. 1965 - Neof ormation de fleurs *in vitro* chez *Nicotiana tabacum* L. *Physiol. veg.*, 3 (3) : 229-303.
- ALEXANDRE, D. Y. 1978 - Observations sur l'écologie de *Trema guineensis* en basse Côte d'Ivoire. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Biol.*, 13 (3) : 261-266.
- ALVIM, P. de T. 1964 - Tree growth periodicity in tropical climates. *In* : Formation of wood in forest trees, Zimmermann, M.H.ed., pp. 479-495. Academic Press, New York.
- ATLAS DE LA GUYANE. 1979 - Atlas des Départements d'Outre-Mer, vol. 4, C.N.R.S.- O.R.S.T.O.M., Paris, 36 planches, 80 p. commentaires.
- ATTIMS, Y. 1969 - Etude de la morphogénèse dans le genre *Gossypium* L. (Malvacées). *Cah. O.R.S.T.O.M, sér. Biol.*, 10 : 95-116.
- AUMEERUDDY, Y. 1984 - Etude de la régénération des arbres par rejet de souche. D.E.A., Ecologie, Univ. Montpellier II, 52p.
- BANCILHON, L. 1969 - Etude expérimentale de la morphogénèse et plus spécialement de la floraison d'un groupe de *Phyllanthus* (Euphorbiaceae) à rameaux dimorphes. *Ann. Sci. nat., Bot., sér. 12*, 10: 127-224.
- BANCILHON, L. 1971 - Contribution à l'étude taxonomique du genre *Phyllanthus* (Euphorbiacées). *Boissiera*, 18: 1-81, 12 ph. h. t.
- BARBOSA RODRIGUES, J. 1883 - Structure des Orchidées. Rio de Janeiro
- BARCELLOS DE SOUZA, I. 1984 - Aspects de la multiplication végétative chez *Callisia fragrans* Lindl. (Commelinacées). D.E.A., Univ. Paris VI, 101 p., 7 tabl.
- BARCELLOS DE SOUZA, I., LAURI, P.E. et BLANC, P. 1986 - Evolution de paramètres morphologiques au cours du cycle de croissance de *Callisia fragrans* (Commelinacées). *Can. J. Bot.*, 64 : 1664-1670.
- BARTHELEMY, D. 1985 - Premières observations sur les principaux modes de croissance des Orchidées terrestres tropicales. *In* : 9e. Colloq. sur les Orchidées, Montpellier, 26-28 Avril 1985, pp. 95-117. Société Française d'Orchidophilie (multigr.).
- BARTHELEMY, D. 1986a - Establishment of modular growth in a tropical tree : *Iseritia coccinea* Vahl. (Rubiaceae). *Phil. Trans. R. Soc. London. B*, 313 : 89-94.
- BARTHELEMY, D. 1986b - Relation entre la position des complexes réitérés sur un arbre et l'expression de leur floraison : l'exemple de trois espèces tropicales. *In* : C.R. Colloq. Int. l'Arbre, Montpellier, 9-14 Sept. 1985, pp. 71-100. *Naturalia Monspeliensa*, n° hors-sér.
- BARTHELEMY, D. 1987 - Un mode de développement remarquable chez une Orchidée tropicale: *Gongora quinquenervis* Ruiz. et Pavon. *C. R. Acad. Sc. Paris, sér. 3*, 304 (10) : 279-284.

- BAWA, K. S. 1983** - Patterns of flowering in tropical plants. *In* : Handbook of experimental pollination biology, Jones, C.E. et Little, R.J. eds, pp. 394-410. Von Nostrand Reinhold, New York.
- BECHTEL, H., CRIBB, P. et LAUNERT, E. 1985** - The manual of cultivated Orchids species. Blandford Press, Poole, Dorset, 444 p.
- BERNARD, N. 1909** - L'évolution de la symbiose. Les Orchidées et leurs champignons commensaux. *Ann. Sci. nat. Bot.*, 9 (9) : 1-196.
- BERNIER, G. 1964** - Etude histophysiologique et histochimique de l'évolution du méristème apical de *Sinapis alba* L., cultivé en milieu conditionné et en diverses durées de jour favorables ou défavorables à la mise à fleur. *Mém. Acad. R. Belg., Classe Sci.*, 16 (1): 1-150.
- BERNIER, G., KINET, J. M., et SACHS, R. M. 1981 a** - The physiology of flowering. Vol. I. The initiation of flowers. C.R.C. Press, Boca Raton, Florida, 168 p.
- BERNIER, G., KINET, J. M., et SACHS, R. M. 1981 b** - The physiology of flowering. Vol. II. Transition to reproductive growth. C.R.C. Press, Boca Raton, Florida, 248 p.
- BILLARD, J. P., BINET, P., BOUCAUD, J., COUDRET, A. et LE SAOS, J. 1976** - Halophilie et résistance au sel. Réflexion sur l'halophilie et quelques uns de ses aspects physiologiques. *In*: Etudes de Biologie Végétale. Hommage au Professeur Chouard. P. Jacques J. ed., pp. 39-55, Paris.
- BLANC, P. et ANDRAOS, K. 1982** - Etude macroscopique des phénomènes de ramification chez *Piper unguiculatum* Ruiz et Pav. (Piperaceae). *Rev. gén. Bot.*, 89 : 193-211.
- BLANC, P. et ANDRAOS, K. 1983** - Remarques sur la dynamique de croissance dans le genre *Piper* L. (Piperaceae) et les genres affines. *Bull. Mus. natl Hist. nat., Paris, 4e sér.*, 5, section B, Adansonia, 3 : 259-282.
- BOITEAU, P. 1981** - Apocynaceae ; flore de la Nouvelle Calédonie et dépendances, tome 9. *Mus. natl. Hist. nat., Paris*, 302 p. et pl. phot.
- BOOM, B. M. 1984** - A revision of *Iserfia* (Iserfiaceae: Rubiaceae). *Brittonia*, 36 (4) : 425-454.
- BORCHERT, G. 1983** - Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica*, 15(2) : 81-89.
- BORCHERT, R. 1976** - The concept of juvenility in woody plants. *Acta Hortic.*, 56 : 21-33.
- BORCHERT, R. 1980** - Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina paepigiana* O. F. Cook. *Ecology*, 61(5) : 1065-1074.
- BOUCAUD, J. et UNGAR, I. A. 1978** - Halophilie et résistance au sel dans le genre *Sueda* Forsk. *Bull. Soc. bot. Fr., Actual. Bot.*, 3-4 : 23-35.
- BORY, G. et CLAIR-MACZULAJTYS, D. 1977** - Germination et floraison des plantules chez l'*Ailanthus glandulosa* Desf. (Simaroubaceae). *Rev. Gén. bot.*, 84 : 201 - 211.
- BOYE, M., CABAUSSEL, G. et PERROT, Y. 1979** - Climatologie. *In* : Atlas de la Guyane. Collection des Atlas des Départements d'Outre-Mer. Coédition C. N. R. S. - O. R. S. T. O. M., Paris, pl. 7-8.
- BRIEGER, F. G. 1970-77** - Entwicklung, Aufbau und Struktur der Orchideen, *Neottoideae, Epidendroideae*. *In* : Die Orchideen. Brieger F. G., Maatsch R. et Senghas K. eds. Schlechter R., 576 p.
- BRUNAUD, A. 1970** - Une mise à fleur incomplète? La transformation en épine du méristème terminal chez une Apocynacée: *Carissa macrocarpa* Eckl. A. DC. *Rev. gen. Bot.*, 77 : 97-109.

- BRUNAUD, A. 1971 - Recherches sur les Apocynacées et les Asclepiadacées, contribution à l'étude de phénomènes fondamentaux de la morphogénèse chez les végétaux supérieurs. Th. Doct. Etat, Univ. Dijon, 155p.
- BRUNAUD, A. 1973 - Structure sympodiale dans la pousse fertile de Solanacées. Bull. Soc. bot. Fr., 120: 101-122.
- BURGEFF, H. 1936 - Die Samenkeimung der Orchideen. G. Fisher ed., Jena, 312 p.
- BUNNING, E. 1956 - Der tropische Regenwald. Springer Verlag, Berlin, 118 p.
- BURGEFF, H. 1959 - Mycorrhiza of Orchids. In : The Orchids, a scientific survey. C. L. Withner ed., pp. 361-395. The Royal Press Company, New York.
- CASTRO e SANTOS, A. de, 1977 - Tentative de classification des arbres selon leur capacité de réitération. D.E.A. Ecologie générale et appliquée, Botanique tropicale, Univ. Montpellier II, 44 p.
- CASTRO e SANTOS, A. de, 1981 - L'appareil végétatif des Monocotylédones, un essai de synthèse. Th. Doct. 3e cycle, Univ. Montpellier II, 249 p.
- CHAILAKHIAN, M. Kh. 1937 - Concerning the hormonal nature of plant development processes. C. R. (Dokl.) Acad. Sci. URSS, 16 : 227 - 230.
- CHAILAKHIAN, M. Kh. 1976 - Mecanisms of regulation of plant flowering. In : Etudes de Biologie végétale. Hommage au Professeur P. Chouard. J. Jacques Éd., pp. 287-300, Paris.
- CHAMPAGNAT, P. 1961 - Dominance apicale. Tropisme. Epinastie. In : : Encycl. Plant. Physiol., W. Rühland ed., vol. 14, pp. 872-908, Springer Verlag, Berlin.
- CHAMPAGNAT, P., PAYAN, E., CHAMPAGNAT, M., BARNOLA, P., LAVARENNE, S., BERTHOLON, C. 1986 - La croissance rythmique de jeunes chênes pédonculés cultivés en conditions contrôlées et uniformes. In : C.R. Colloq. Int. L'Arbre, Montpellier, 9-14 Sept. 1985, pp. 303-337. Naturalia Monspelienisa, n° hors-sér.
- CHARLES-DOMINIQUE, P., ATRAMENTOWICZ, M., CHARLES-DOMINIQUE, M. et al. 1986- Les Mammifères frugivores arboricoles nocturnes de la forêt guyanaise : inter-relations plantes-animaux. Rev. Ecol. (Terre Vie), 35 (3) : 341-435.
- CHARRIER, A. 1969 - Contribution à l'étude de la morphogénèse et de la multiplication végétative du Cacaoyer (*Theobroma cacao* L.). Café, Cacao, Thé, 13 (2) : 97-115.
- CHOUARD, P. 1950 - Pourquoi fleurissent les plantes. Conférence faite au palais de la Découverte, 29 Oct. 1949. Univ. Paris, 61 p.
- CHOUARD, P. 1951 - Réversion végétative de la fleur et néoténie provoquées expérimentalement, comme moyen physiologique d'investigation sur la phylogénie et l'ontogénie des plantes à fleurs. C. R. Acad. Sci., Paris, 233 : 86 - 88.
- CHOUARD, P. 1962 - Quelques réflexions sur la physiologie de la floraison. Bull. Soc. bot. Fr., 109 (9) : 219-241.
- CHOUARD, P. et AGHION, D. 1961 - Modalité de la formation de boutons floraux sur des cultures de segments de tige de tabac. C. R. Acad. Sci. , Paris, 252 : 3864 - 3866.
- CHOUARD, P. et LOURTILOUX, A. 1959 - Corrélations et réversions de croissance et de mise à fleurs chez la plante amphicarpique *Scrofularia arguta* Solander. C. R. Acad. Sci. , Paris, 249: 889 - 891.

- CHOUARD, P., NICOLAS-PRAT, D. et BRUNERYE-MONTEL, M. 1970** - Induction florale et propension à fleurir : deux processus de mise à fleurs chez le Tabac. *In* : Proc. Symp. Cellular and Molecular aspects of floral induction, Liège, 4-8 Sept. 1967, Bernier, G. ed., pp. 396-407, Longman, Londres.
- CHUAH, M.S. 1977** - Exemples de corrélations quantitatives entre quelques paramètres déterminant la forme végétale. Th. Doct. 3e cycle, Univ. Montpellier II, 99p.
- CLAIR-MACZULAJTYS, D. 1984** - Quelques aspects de la biologie de l'*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle. Etude de la double stratégie de reproduction par graine et par drageonnement en relation avec les métabolites de réserve. Th. Doct. Etat, Univ. Paris 7, vol. I texte, 441 p., vol. II, Planches 36 p.
- COOMBE, D. E. 1960** - An analysis of the growth of *Trema guineensis*. *J. Ecol.*, 48 : 219-231.
- CORNER, E. J. H. 1952** - Wayside trees of Malaya. The Government Printer, Singapore, 2 vol., 772 p.
- CORNER, E. J. H. 1966** - The natural history of Palms. Weidenfeld et Nocolson Ed., London, 393 p.
- COSTER, Ch. 1926** - Periodische Blüteerscheinungen in den Tropen. *Ann. Jard. bot. Buitenzorg, Java*, 35: 125 - 162 et pl.
- COSTERUS, 1904** - Rec. Trav. Bot. néerl., 1 : 128.
- COSTES, E. 1988** - Analyse architecturale et modélisation du Litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) - Contribution à l'étude de son irrégularité de production à l'île de la Réunion - Th. Doct., Univ. Montpellier II, 210 p., ann.
- CRABBE, J. 1987** - Aspects particuliers de la morphogénèse caulinaire des végétaux ligneux et introduction à leur étude quantitative. I.R.S.I.A., Presses Univ. Bruxelles, 116 p.
- CREMERS, G. 1973** - Architecture de quelques lianes d'Afrique Tropicale. *Candollea*, 28 : 249 - 280.
- CREMERS, G. 1983** - Architecture végétale et structure inflorescentielle de quelques Mélastomacées guyanaises. Th. Doct. 3e Cycle, Univ. L. Pasteur, Strasbourg, 152 pp., 49 fig.
- CRONQUIST, A. 1981** - An integrated system of classification of flowering plants. Columbia Univ. Press, New York, 1261 p.
- DARWIN, C. 1880** - L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle. Traduit de l'anglais par Ed. Barbier C., Reinwald, Paris, 604 p.
- DAUCHEZ, B. 1977** - De quelques Melastomaceae en Guyane. D.E.A., Ecologie générale et appliquée, option Botanique tropicale, Univ. Montpellier II, 29 p.
- DAUGET, J.M. 1981** - Essai sur l'architecture des coraux. D.E.A., Ecologie tropicale. Univ. Montpellier II. 38 p.
- DAUGET, J.M. 1986** - Application des méthodes architecturales aux coraux, quelques traits communs aux formes vivantes fixées. Th. Doct., Univ. Montpellier II, 245 p., 11 pl. h. t.
- DENFFER, D. von 1950** - Blühhormon oder Blühhemmung ? Neue Gesichtspunkte zur Physiologie der Blütenbildung. *Naturwissenschaften*, 37: 296-301 et 317-321.
- DIELS, L. 1906** - Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich. Bornträger, Berlin.
- DRANSFIELD, J. 1978** - Growth forms of rain forest palms. *In* : Tropical trees as living systems. Tomlinson, P.B. et Zimmermann, M.H. eds, pp. 247-268, Cambridge Univ. Press, Cambridge.

- DOORENBOS, J. 1965a - Juvenile and adult phases in woody plants. *In* : Handbuch. der Pflanzenphysiologie., W. Rühland ed., vol.15, n° 1, pp. 1222-1235, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- DOORENBOS, J. 1965b - Shortening the breeding cycle of *Rhododendron*. *Euphytica*, 4: 141-146.
- DUNSTERVILLE, G. C. K. et GARAY, L. A. 1961 - Venezuelan orchids illustrated. A. Deutsch , London, T. 2, 360 p.
- ECOLE, D. 1974 - Fonctionnement sympodial chez deux Solanacées du genre *Lycopersicum*. *Rev. Cytol. Biol. vég.*, 37 : 127-160.
- EDELIN, C. 1977 - Images de l'architecture des Conifères. Th. Doct. 3e Cycle, Univ. Montpellier II, 255 p.
- EDELIN, C. 1981 - Quelques aspects de l'architecture végétative des Conifères. *Bull. Soc. bot. Fr., Lett. Botaniques*, 128 (3) : 177-188.
- EDELIN, C. 1984 - L'architecture monopodiale : l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale. Th. Doct. Etat, Univ. Montpellier II, 258 pp.
- EDELIN, C. 1986 - Stratégie de réitération et édification de la cime chez les Conifères. *In* : C.R. Colloq. Int. l'Arbre, Montpellier, 9-14 Sept. 1985: 139-158. *Naturalia Monspeliensa*, n° hors-sér.
- EICHLER, A. W. 1875 - Blütendiagramme, I. Leipzig.
- EMBERGER, L. 1960 - Les végétaux vasculaires. Tome II du *Traité de Botanique Systématique*, Chadefaud M. et Emberger L., Masson, Paris, 1540 p.
- EVANS, L. T. 1969 - The induction of Flowering. Some case Histories. Evans, L. T. Ed., Macmillan, Melbourne, 457 p.
- EWEL, J. 1980 - Tropical succession : manifold routes to maturity. *Biotropica*, 12 (2) : 2-7.
- FABRE, J. H. 1856 - De la germination des Orchidées et de la nature de leurs tubercules. *Ann. Soc. bot.*, 4e Sér., 5 : 163-186.
- FERET, P. P. 1973 - Early flowering in *Ailanthus*. *Forest Sci.*, 19 (3) : 237 - 239.
- FORESTA, H. de, 1981 - Premiers temps de la régénération naturelle après exploitation papetière en forêt tropicale humide. *Arbocel*, Guyane Française. Th. Doct. 3e Cycle, Univ. Montpellier II, 114 p.
- FORESTA, H. de, 1983a - Le spectre architectural : Application à l'étude des relations entre l'architecture des arbres et l'écologie forestière. *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4e sér., 5, Section B, *Adansonia*, 3 : 295-302.
- FORESTA, H. de, 1983b - Hétérogénéité de la végétation pionnière en forêt tropicale humide : exemple d'une coupe papetière en forêt guyanaise. *Acta Ocol., Ocol. Applic.*, 4 (3) : 221-235.
- FORESTA, H. de, CHARLES-DOMINIQUE, P., ERARD, Ch. et PREVOST, M. F. 1984 - Zoochorie et premiers stades de la régénération naturelle après coupe en forêt guyanaise. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 39 : 269-400.
- FORESTA, H. de, et PREVOST, M.F. 1986 - Végétation pionnière et graines du sol en forêt Guyanaise. *Biotropica*, 18 (4) : 279-286.
- FORTANIER, E. J. 1957 - Die Beinbloeding van de bloei bij *Arachis hypogea* L. *Mededel. Landbouwhogeschool Wageningen*, 57 : 1-116.

- FOSTER, R. B. 1977 - *Tachigalia versicolor* is a suicidal neotropical tree. *Nature*, 268 (5621) : 624 - 626.
- FULFORD, R. M. 1966 - The morphogenesis of apple buds. III. The inception of flowers. *Ann. Bot.*, 30: 207 - 219.
- FÜRR, J. R., COOPER, W. C., et REECE, P. C. 1947 - An investigation of flower formation in adult and juvenile citrus tree. *Am. J. Bot.*, 3 (1) : 1-8.
- GALINAT, W. C. et NAYLOR, A. W. 1951 - Relation of photoperiod to inflorescence proliferation in *Zea mays* L. . *Am. J. Bot.*, 38: 38-47.
- GARNER, W. W. et ALLARD, H. A. 1920 - Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. *J. Agric. Res.*, 18(11) : 553-606.
- GARNER, W. W. et ALLARD, H. A. 1923 - Further studies in photoperiodism, the response of the plant to the relative length of day and night. *J. Agric. Res.*, 23(11): 871-920.
- GATSUK, L. E., SMIRNOVA, O. V., VORONTZOVA, L. I., ZAUGOLNOVA, L. B. et ZHUKOVA, L. A. 1980 - Age states of plants of various growth forms : a review. *J. Ecol.*, 68 : 675 - 696.
- GAUTIER, C. 1986 - Essai sur la timidité des cimes. D.E.A., Botanique Tropicale Appliquée, Univ. Montpellier II, 44 p.
- GELY, A. 1983 - La polyculture vivrière en Guyane française. Th. Doct. 3e cycle, Univ. P. Sabatier, Toulouse, 214 p. et annexes.
- GENTRY, A. M. 1974 - Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, 6(1): 64-68.
- GERMAIN, J. 1958 - Les fourches de Sauve. *Ann. Soc. d'Hort. Hist. nat. Hérault*, 98 : 71-82.
- GILL, A. M. et TOMLINSON, P. B. 1969 - Studies on the growth of Red-Mangrove (*Rhizophora mangle* L.). I. Habit and general morphology. *Biotropica*, 1 (1) : 1 - 9.
- GILL, A. M. et TOMLINSON, P. B. 1971 - Studies on the growth of Red Mangrove (*Rhizophora mangle* L.). 3. Phenology of the shoot. *Biotropica*, 3 (2) : 109 - 124.
- GOETHE, J. W. von 1790 - La métamorphose des plantes. Traduction de BIDEAU, H. ,1975, Editions Triades, Paris. 272 p.
- GOH, C. J. 1975 - Flowering gradient along the stem axis in an Orchid hybrid, *Aranda deborah*. *Ann. Bot.*, 39 : 931-934.
- HALLE, F. 1978 - Architectural variation at specific level of tropical trees. *In* : Tropical trees as living systems. Tomlinson, P.B. et Zimmermann, M.H. eds. ,pp. 209-221, Cambridge Univ. Press.
- HALLE, F. 1979 - Les modèles architecturaux chez les arbres tropicaux ; une approche graphique. *In* : Actes colloq. Elaboration et justification des modèles. Applications en biologie, t. II, pp. 537-550, Maloine, Paris.
- HALLE, F. 1986 - Deux stratégies pour l'arborescence : gigantisme et répétition. *In* : C.R. Colloq. Int. L'Arbre, Montpellier, 9-14 Sept. 1985, pp. 159-170. *Naturalia Monspeliansa*, n° hors-sér.
- HALLE, F. et MARTIN, R. 1968 - Etude de la croissance rythmique chez *Hevea brasiliensis* Müll. Arg. (Euphorbiaceae - Crotonoïdées). *Adansonia*, sér. 2, 8 (4) : 475-503.



- HALLE, F. et NG, F. S. P. 1981 - Crown construction in mature Dipterocarp trees. *Malays. For.*, 44 (2-3) : 222-233.
- HALLE, F. et OLDEMAN, R. A. A. 1970 - Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson, Paris, 178 p.
- HALLE, F., OLDEMAN, R. A. A. et TOMLINSON, P. B. 1978 - Tropical trees and forests. An architectural analysis. Springer Verlag. New York, Heidelberg, Berlin, 441 p, 111 Fig.
- HALLE, N. 1977 - Orchidaceae. *In* : Aubreville A. et Leroy J. F., Flore de la Nouvelle-Calédonie et dépendances, vol. 8, Museum d'Histoire naturelle, Paris, 565p.
- HARPER, J. L., ROSEN, B. R. et WHITE, J. eds. 1986 - The growth and form of modular organisms. Proceedings of a Royal Society discussion meeting, 27-28 June 1985. *Philos. Trans. R. Soc. London, series B*, 313 (1159), 250 p.
- HEIMBURGER, C. 1958 - Forest tree breeding and genetics in Canada. *Proc. Genet. Soc. Can.*, 3 : 41 - 99.
- HEYWOOD, V. H. Ed. 1978 - Flowering plants of the world. Oxford Univ. Press, Oxford, 335 p.
- HOLTTUM, R. E. 1940 - Periodic leaf-change and flowering of trees in Singapore. II. *Gardens' Bull. (Singapore) Straits Settlements*, 11 : 119 - 175.
- HOLTTUM, R. E. 1954 - Plant life in Malaysia. Longman Malaysia, Kuala Lumpur, 254 p.
- HOLTTUM, R. E. 1955 - Growth-habits of monocotyledons - Variations on a theme. *Phytomorphology*, 5 (4) : 399-413.
- HUC, R. 1977 - Introduction à l'étude de la transmission héréditaire des caractères architecturaux. Th. Doct. 3e Cycle. Univ. Montpellier II, 88 p, 8 pl.
- IRMISH, T. 1853 - Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Ambrosius A. ed., Leipzig, 82 p.
- JACOB, F. 1977 - Evolution and Tinkering. *Science*, 196 (4295) : 1161-1166.
- JAEGER, P. 1952 - Anthocinétiqne et mécanisme de pollinisation du *Datura metel* L. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 99: 260-262.
- JANZEN, D. H. 1976 - Why Bamboos wait so long to flower ? *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 7 : 347 - 391.
- JEAN, J. M. 1874 - L'exploitation de bois de Chênes verts dans le Gard et l'Herault. Le Vigan Imp. Argellies.
- JEANNODA-ROBINSON, V. 1977 - Contribution à l'étude de l'architecture des herbes. Th. Doct. 3e cycle, Univ. Montpellier II, 87p.
- JOHNSSON, H. 1949 - Hereditary precocious flowering in *Betula verrucosa* and *B. pubescens*. *Hereditas*, 35 : 112 - 114.
- JONKERS, H. 1958 - Accelerated flowering of strawberry seedlings. *Euphytica*, 7 : 41 - 46.
- KAHN, S. 1975 - Remarques sur l'architecture végétative dans ses rapports avec la systématique et la biogéographie. *Mém. D.E.A., Biologie végétale, Univ. Montpellier II*. 59 p., Annexes.
- KAZARJAN, 1969 - Le vieillissement des plantes supérieures. *Izd. Nauka, Moscou*, 275p.
- KEMMER, E. 1950 - Beitrag zur Frage der "Jugendform" bei Apfelgehölzen. *Züchter*, 20 (9-10) : 302-305.

- KEMMER, E. 1953 - Über das primäre und das fertile Stadium bei Apfelgehölzen. *Züchter*, 23 (4-5) : 122-127.
- KEMMER, E. 1958 - Studienbeobachtungen an Kernobstgehölzen. *Züchter*, 28 (8) : 367-377.
- KIEW, R. 1986 - Phenological studies of some rain forest herbs in Peninsular Malaysia. *Kew Bull.*, 41(3): 733-746.
- KINET, J. M., SACHS, R. M. et BERNIER, G. 1985 - The physiology of flowering. vol. III. The development of flowers. CRC. Press, Boca Raton, Florida, 320 p.
- KLEBS, G. 1913 - Physiologie der Fortpflanzung. *In: Handwörterb. d. Naturwiss.*, Bd 4 : 276-296.
- KLEBS, G. 1918 - Über die Blütenbildung von *Sempervivum*. *Flora*, 111 : 128-151.
- KNIGHT, R. L. 1966 - Progress in breeding apples and pears. *Proc. Balsgard Fruit Breed. Symp.* (1964). pp. 130 - 146.
- KOHYAMA, T. et HOTTA, M. 1986 - Growth Analysis of Sumatran *Monophyllaea*, Possessing Only One Leaf Throughout Perennial Life. *Pl. Sp. Biol.*, 1 : 117-125.
- KORIBA, K. 1958 - On the periodicity of tree growth in the tropics, with reference to the mode of branching, the leaf-fall, and the formation of the resting bud. *Garden's Bull.*, Singapore, 17(1) : 11-81.
- LAURENT, L. 1920 - Petite flore forestière de Provence, pour servir, au moyen des feuilles, à la détermination des principaux arbres, arbrisseaux et arbustes, spontanés ou cultivés, qui donnent leur aspect aux paysages provençaux. L. Laurent Ed. Muséum d'Hist. nat. Marseille. 79 p., pl. h.t.
- LAURI, P. E. 1982 - Corrélation entre paramètres structuraux chez les plantes vasculaires. Essai de vérification quantitative de la théorie du Durian. D.E.A., Ecologie Tropicale, Univ. Montpellier II, 39p
- LAURI, P. E. 1988 - Le mouvement morphogénétique - Approche morphométrique et restitution graphique. L'exemple de quelques plantes tropicales. Th. Doct., Univ. Montpellier II, 182 p., 165 fig., 30 pl. phot. h. t.
- LE FLOC'H, E. 1969 - Caractérisation morphologique des stades et phases phénologiques dans les communautés végétales. Doc. n°45, C.N.R.S., C.E.P.E., Montpellier, 136 p.
- LENT, R. 1966 - The origin of the cauliflorous inflorescence of *Theobroma cacao*. *Turrialba*, 16 (4) : 352 - 358.
- LESCURE, J. P. 1985 - La reconstitution du couvert végétal après agriculture sur brûlis chez les Wayapi du Haut Oyapock (Guyane française). Th. Doct. Univ., Univ. Paris 6, 142 p.
- LESCURE, J. P., PUIG, H., RIERA, B., LECLERC, D., BEEKMAN, F. et BENETEAU, A. 1983 - La phytomasse épigée d'une forêt dense en Guyane française. *Acta Œcol.*, Œcol. Gener. 4 (3) : 237-251.
- LIM AH-LAN, 1986 - The comparative inflorescence structure in five Malaysian species of *Arthrophyllum* (Araliaceae). *Kew Bull.*, 41(4): 769-780.
- LINNE, C. von 1753 - *Species plantarum*. 2 vol. Stockholom
- LINNE, C. von 1754 - *Genera plantarum*. Lugd. Bat. Ed 5, 500 p.
- LONA, F. 1948 - La fioritura delle brevidurne a notte continua. *Nuov. G. Bot. Ital.*, n. s., 56(4): 479-515.

- LONGMAN, K. A. et WAREING, P. F. 1959 - Early induction of flowering in birch seedlings. *Nature*, 184 : 2037 - 2038.
- LOROUGNON, G. 1971 - Morphogenèse et multiplication végétative de quelques Cypéacées. Th. Doct., Univ. Abidjan. Publiée dans *Ann. Sci. nat., Bot.*, 12<sup>e</sup> série, 11 : 179 - 232.
- LUCKWILL, L. C. 1974 - A new look at the process of fruit bud formation in apple. *Proc. 19th Intern. Hortic. Congress, Varsovie*, 11-18 sept. 1974, vol 3, pp. 237-245.
- LYSSENKO, T. D. 1935 - Theoretical bases of vernalization (en russe), Moscou.
- MAC CLURE, F. A. 1966 - The Bamboos, a fresh perspective. Harvard Univ. Press., Cambridge, 347p.
- MAC DANIEL, C. N. et HSU, F. C. 1976 - Position - dependant development of tobacco meristems. *Nature*, 259 : 564 - 565.
- MARESQUELLE, H. J. 1976 - La notion de programme morphogénétique examinée dans le cas de la floraison. *In* : Etudes de Biologie végétale. Hommage au Professeur P. Chouard. J. Jacques Ed., Paris, pp. 277 - 285.
- MEDARD, R. 1974 - Mise en évidence chez le manioc (*Manihot esculenta*, Crantz, Euphorbiaceae Crotonoidées) d'une mémoire de ramification. *J. Agric. trop. Bot. appl.*, 21 (10 - 11 - 12) : 351 - 360.
- MEDWAY, LORD 1972 - Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biol. J. Linn. Soc.*, 4 : 117-146.
- MICHALOUD, G. 1988 - Aspects de la reproduction des Figueiers monoïques en forêt équatoriale africaine. Th. Doct. univ., Univ. Montpellier II, (en prep.).
- MICHURIN, I. V. 1949 - Selected works. Foreign Languages Publishing House, Moscow, 496 p.
- MIGINIAC, E. 1970 - Influence des corrélations entre organes sur la croissance et le développement floral des bourgeons cotylédonaire chez le *Scrofularia arguta* Sol. *Biol. Plant.*, (Praha), 12 (1) : 64 - 70.
- MIGINIAC, E. 1973 - Mise à fleurs et corrélations entre organes chez le *Scrofularia arguta* Sol. Th. Doct. Etat, Univ. Paris 6, 172 p.
- MIGINIAC, E. 1974 - Flowering and Correlations Between Organs in *Scrofularia arguta* Sol. *In* Mechanisms of Regulation of Plant Growth, Bielecki, R. L., Ferguson, A. R. and Cresswell M. M. eds. Bulletin 12, The Royal Society of New Zealand, Wellington, 539 -545.
- MIGINIAC, E. et LACOMBE, N. 1973 - Influence des phénomènes d'antagonisme entre organes et entre régulateurs sur le développement floral de bourgeons cotylédonaire chez le *Scrofularia arguta*. *Can. J. Bot.* 51 :465- 473.
- MOORE, H. E. 1973 - The Major Groups of Palms and Their Distribution. *Gentes Herbarum*, 11 (2) : 27- 141.
- MURNEEK, R. E. et WHYTE, R. O. 1948 - Vernalization and photoperiodism, a symposium. Ed. Chron. Bot., Lotsya, Waltham, 196 p.
- NANDA, K. K. 1962 - Some observations on growth, branching behavior and flowering of teak (*Tectona grandis*) in relation to light. *Ind. For.*, 88 : 207 - 218.
- NG, F. S. P. 1977 - Shyness in trees. *Nature Malays.*, 2 (2) : 34-37.
- NG, F. S. P. 1984 - Plant phenology in the humid tropics. Research pamphlet n°96, Forest Research Institute, Kepong, Malaisie. 72 p.

- NOZERAN, R. 1978a - Réflexions sur les enchaînements de fonctionnements au cours du cycle des végétaux supérieurs. Bull. Soc. bot. Fr., 125 : 263-280.
- NOZERAN, R. 1978b - Polymorphisme des individus issus de la multiplication végétative des végétaux supérieurs avec conservation du potentiel génétique. Physiol. vég., 16 (2) : 117-194.
- NOZERAN, R. 1984 - Integration of organismal development. In : Positional control in plant development. Barlow P.W. and Carr D.J.eds., pp. 375-401, Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- NOZERAN, R. 1986 - Le mouvement morphogénétique spécialement chez les végétaux supérieurs pérennes. In : C. R. Colloq.Int. L'Arbre, Montpellier, 9-14 Sept. 1985, pp. 415-430. Naturalia Monspelienisa, n° hors-sér.
- NOZERAN, R. et BANCILHON, L. 1972 - Les cultures *in vitro* en tant que techniques pour l'approche de problèmes posés par l'amélioration des plantes. Ann. Amélior. Plant., 22 : 167-185.
- NOZERAN, R. et BANCILHON, L. 1977 - La multiplication végétative chez les végétaux vasculaires. Colloque de morphogenèse : multiplication végétative chez les végétaux, 7-8 Mars 1974, Orsay, Mém. Soc. bot. Fr., 124 : 59-96.
- NOZERAN, R., BANCILHON, L. et NEUVILLE, P. 1971 - Intervention of internal correlations in morphogenesis of higher plants. Adv. Morphog., 9 : 1-66.
- NOZERAN, R., DEMNI, S., BOUZID, S. et ROSSIGNOL- BANCILHON, L. 1983 - Analyse du comportement morphogénétique de jeunes Bigaradiers (*Citrus aurantium* L., Rutaceae). Bull. Soc. bot. Fr., Lett. Bot., 130 (2) : 109-129.
- NOZERAN, R., DUCREUX, G. et ROSSIGNOL-BANCILHON, L. 1982 - Réflexions sur les problèmes de rajeunissements chez les végétaux. Bull. Soc. bot. Fr., Lettres Bot., 129 (2) : 107-130.
- NOZERAN, R., ROSSIGNOL-BANCILHON, L. et MANGENOT, G. 1984 - Les recherches sur le genre *Phyllanthus* (EUPHORBIACEAE) : acquis et perspectives. Bot. Helv., 94 (1) : 199 - 233.
- NUMATA, M., IKUSIMA, I. et OHGA, N. 1974 - Ecological aspects of bamboo flowering. Ecological studies of bamboo forest in Japan. XIII Bot. Mag. Tokyo, 87 : 271-284.
- OLDEMAN, R. A. A. 1971 - Un *Eschweilera* (Lecythidaceae) à pneumatophores en Guyane française. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Biologie, 15 : 21-27.
- OLDEMAN, R. A. A. 1972 - L'architecture de la forêt guyanaise. Th. Doct. Etat., Univ. Montpellier II, 247 p.
- OLDEMAN, R. A. A. 1974 - L'architecture de la forêt guyanaise. Mémoire n° 73, O.R.S.T.O.M., Paris, 204 p.
- PASSECKER, F. 1944 - Jugend und Altersformen bei den Obstgehölzen. Gartenbauwissenschaft, 18 (2) : 219-230.
- PASSECKER, F. 1958 - Zur frage des "primären" und "fertilen" Stadiums bei Apfelsämlingen. Mitt. Klosterneuburg, Ser. B, 8 : 116-117.
- PFITZER, E. 1882 - Grundzüge einer vergleichenden Morphologie der Orchideen. C. Winters Universitätsbuchhandlung, Heidelberg, 196 p.
- PFITZER, E. 1888-89 - Orchidaceae. In : Die natürlichen Pflanzenfamilien. Engler A. and Prantl K. Eds., Leipzig, 2 (6) pp. 52-224, .
- PICARD, C. 1965 - Contribution à la connaissance de la vernalisation, de ses particularités et de sa signification chez *Cenothera biennis* var. *sulfura* De Vries. Ann. Sci. nat. (Bot.), 12 (6) : 197-314.

- PINGLO, F. 1985 - Quelques phytotechniques pour les régions tropicales. D.E.A., Ecologie, option Ecologie tropicale, Univ. Montpellier II, 75 p.
- PRAT, D. 1976 - L'organogénèse *in vitro*. In : Hommage au Professeur P. Chouard. J. Jacques Ed., Paris, pp. 231-241.
- PREVOST, M. F. 1967 - Architecture de quelques Apocynaceae ligneuses. Bull. Soc. bot. Fr., 114: 24-36.
- PREVOST, M. F. 1972a - Ramification en phase végétative chez *Tabernaemontana crassa* Benth. (Apocynaceae). Ann. Sci. nat., Bot. et Biol. gén., sér. 12, 13(2) : 119-127.
- PREVOST, M. F. 1972b - Rythme d'allongement des articles de *Tabernaemontana crassa* Benth. (Apocynaceae). Candollea, 27 (2) : 219-227.
- PREVOST, M. F. 1978 - Modular construction and its distribution in tropical woody plants. In : Tropical trees as living systems. Tomlinson, P.B. and Zimmermann, M.H., eds., pp. 223-231, Cambridge Univ. Press.
- PREVOST, M. F. 1983 - Les fruits et les graines des espèces végétales pionnières de Guyane française. Rev. Ecol. (Terre Vie), 38 : 121-145.
- PRILLIEUX, E. et RIVIERE, A. 1856 - Observations sur la germination et le développement d'une Orchidée (*Angraecum maculatum*). Ann. Sci. Nat. Bot., 5 (4) : 119-136.
- PUIG, H. 1981 - Rythmes de floraison, de fructification et de défoliation d'*Eperua falcata* Aubl. en forêt guyanaise. In : Actes 106° Congr. natl. Soc. Savantes, Perpignan, fasc. 2, pp. 139-148.
- PUNDIR, Y. P. S. 1975 - Cauliflory in *Ficus pomifera* Wall. J. Indian. Bot. Soc., 54 : 259 - 267.
- PURVIS, O. N. 1934 - An analysis of the influence of temperature during germination on the subsequent development of certain winter cereals and its relation to the effect of length of day. Ann. Bot., 48 : 919 - 955.
- PUTZ, F. E. 1979 - Aseasonality in Malaysian tree phenology. Malays. For., 42 (1): 1--23.
- RAIMBAULT, P. 1984 - Localisation des premières fleurs sur des semis de pommier *Malus pumila* Mill. D.E.A., Biol. et Physiol. vég., Univ. Clermont Ferrand II, 38 p., ann.
- RASMUSSEN, H. 1982 - Branching pattern and inflorescence bud displacement in *Flinckingeria* (Orchidaceae). Nordic. J. Bot., 2 : 235-248.
- RASMUSSEN, H. 1986 - The vegetative architecture of Orchids. Lindleyana, 1 (1) : 42-50.
- RASMUSSEN, F. N. et RASMUSSEN, H. 1979 - Notes on the morphology and taxonomy of *Diceratostele gabonensis* (Orchidaceae). Bull. Jard. Bot. natl. Belg., 49 (1/2) : 139-148.
- REMY, P. 1951 - L'étude de la période juvénile chez les arbres fruitiers. Rev. hortic., 123: 543-547.
- RICHARDS, P. W. 1952 - The tropical rain forest. An ecological study. Cambridge Univ. Press, 450 p.
- RIERA, B. 1983 - Chablis et cicatrisation en forêt guyanaise. Th. Doct. 3e Cycle, Univ. P. Sabatier, Toulouse, 163 p.
- RIGHTER, F. I. 1939 - Early flower production among the pines. J. Forest. 37 : 935 - 938.
- ROBBINS, W. J. 1957 - Physiological aspects of aging in plants. Am. J. Bot., 44 : 289-294.
- ROBBINS, W. J. 1961 - Juvenility and the induction of flowering. Recent Adv. Bot., 2 : 1647-1652

- ROBINSON, L. W. et WAREING, P. F. 1969 - Experiments on the juvenile - adult phase change in some woody species. *New Phytol.*, 68 : 67 - 78.
- ROUX, J. 1966 - Sur le comportement des axes aériens chez quelques plantes à rameaux polymorphes; le concept de rameau plagiotrope. Th. Doct. 3e cycle, Univ. Paris-Orsay, 355 p.
- SABATIER, D. 1983 - Fructification et dissémination en forêt guyanaise. Th. Doct. 3e Cycle, Univ. Montpellier II, 2 vol., 238 p. et 37 pl.
- SABATIER, D. 1985 - Saisonnalité et déterminisme du pic de fructification en forêt guyanaise. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 40 : 289-320.
- SALISBURY, R. A. 1804 - On germination of the seeds of Orchidaceae. *Trans. Linn. Soc. London*, 7 : 29-32.
- SANOJA, E. J. 1985 - Contribution à la définition des arbres pionniers des tropiques humides. D.E.A., Ecologie, option Botanique Tropicale, Univ. Montpellier II, 46 p.
- SANSONNENS, B. 1986 - Analyse architecturale de quelques Annonacées. D.E.A., Botanique Tropicale Appliquée, Univ. Montpellier II, 76 p.
- SAURE, M. 1970 - Beiträge zur Frühselektion beim Apfel. I. Beziehungen zwischen dem Eintritt der Blühfähigkeit und der Wuchsleistung von Apfelsämlingen. *Mitt. Obst Versuchsringes, Jork*, 25 : 156 - 161.
- SAWHNEY, V. K. et GREYSON, R. I. 1972 - On the initiation of the inflorescence and floral organs in tomato (*Lycopersicon esculentum*). *Can. J. Bot.*, 50 : 1493-1495.
- SCARRONE, F. 1969 - Recherches sur les rythmes de croissance du Manguier et de quelques végétaux ligneux malagasy. Th. Doct. Etat, Univ. Clermont- Ferrand, vol I, texte, 438 p.; vol II, illustrations, 265 figs.
- SCHAFFALITZKY de MUCKADELL, M. 1954 - Juvenile stages in woody plants. *Physiol. Plant.*, 7 : 782 - 796.
- SCHAFFALITZKY de MUCKADELL, M. 1959 - Investigations on ageing of apical meristems in woody plants and its importance in silviculture. *Forstl. Forsogsvags, Dan.*, 25 : 310 - 455.
- SCHÄFER, P. A. 1974 - Contribution à l'étude de la systématique des Orchidées (Orchidaceae A. L. Jussieu 1789) des zones tempérées de l'hémisphère Nord. Th. Doct. Univ., Univ. Montpellier II, 93 p.
- SCHANDER, H. 1962 - Variationsstudie über den Eintritt des Blühbeginns bei Apfelsämlingen. *Tagungsber. Dtsch. Akad. Landwirtschaftwiss. Berl., Tagungsber.*, 35 : 111 - 121.
- SCHEEPERS, J. C., VAN DER SCHIJFF, H. P. and KEET, J.M.D. 1978 - Ecological account of the *Trema* plantations of Westfalia estate. *Tydskr. Natuurwet.*, 8 : 105-120.
- SCHIMPER, A. F. W. 1903 - Plant geography upon a physiological basis (Translated by W. R. Fisher), Oxford. P. Groom et I. B. Balfour eds: pp. 189, Clarendon Press.
- SCHMIDT, H. 1970 - Beiträge zur Züchtung apomiktischer Apfelunterlagen. II. Dauer der juvenilen Periode in *Malus* - Kreuzungen. *Z. Pflanzenzücht.*, 63 : 89 - 101.
- SCHMIDT, M. 1947 - Beiträge zur Zuchtungsformschung beim Apfel. I. Phaenologische, morphologische und genetische Studien an Nachkommenschaften von Kulturesorten. *Züchter*, 17/18 : 161 - 224.
- SCHNELL, R. 1970-1977 - Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Gauthier-Villard, Paris, 4 volumes.

- SCHWABE, W. W. 1976 - Applied aspects of juvenility and some theoretical considerations. *Acta Hort.*, 56 : 45-56.
- SELL, Y. 1969 - Etude de quelques thèmes de variabilité dans la famille des Acanthacées. Th. Doct., Univ. Strasbourg, 120 p., 120 fig., 10 pl. photo.
- SHUSHAN, S. 1959 - Developmental anatomy of an Orchid, *Cattleya x Trimos*. In : *The Orchids, a scientific survey*. Withner C. L. ed., pp. 45-72. The Royal Press Company, New York.
- SPÄTH, H. 1912 - Der Johannistrieb : ein Beitrag zur Kenntnis des Periodizität und Jahresringbildung sommergrün Holzgewächse. P.Parey ed., Berlin, 91 p.
- STOKES, P. et VERKERK, K. 1951 - Flower formation in Brussels sprouts. *Meded. Landbouwhoges. Wageningen*, 50 : 143-160.
- STOUTEMEYER, V. T. 1964 - Juvenility and flowering potential in woody plants. *Am. Hort. Mag.*, 43: 161-167.
- SUESSENGUTH, K. 1925 - Ueber die Blüteperiod der Bambuseen. *Flora Allg. Bot. Z.*, 118 : 503-535.
- TANIMOTO, S. et HARADA, H. 1979 - Influences of environmental and physiological conditions on floral bud formation of *Torenia* stem segments cultured *in vitro*. *Z. Pflanzenphysiol.*, 95 : 33 - 41.
- TAY, E.P. 1978 - Systématique, Morphologie et Ecologie du phénomène de la cauliflorie. D.E.A., Ecologie générale et appliquée, Univ. Montpellier II, 49p.
- TEICH, A. H. et HOLST, M. J. 1969 - Genetic control of cone clusters and precocious flowering in *Pinus sylvestris*. *Can. J. Bot.*, 47 : 1081 - 1084.
- TEMPLE, A. 1975 - Ericaceae. Etude architecturale de quelques espèces. D.E.A., Botanique Tropicale, Univ. Montpellier II, 95 p.
- TEMPLE, A. 1977 - Ericaceae : polymorphisme architectural d'une famille des régions tempérées et tropicales d'altitude. C.R. Acad. Sci., Paris, sér. D, 284 : 163-166.
- THIEL, J. 1984 - Fiches de reconnaissance pratique des arbres sur pied de la forêt guyanaise. *Bois For. Trop.*, 203 : 44-62.
- THOM, R. 1972 - Stabilité structurale et morphogénèse. W. A. Benjamin Inc. Eds. Massachusetts, 362 p.
- THOM, R. 1974 - Modèles mathématiques de la morphogénèse. Coll. 10/18, Union Générale d'édition, Paris.
- TOMLINSON, P. B. 1971 - Flowering in *Metroxylon* (the Sago palm). *Principes*, 15 (2) : 49 - 62.
- TOMLINSON, P. B. 1979 - Juvénilité des plantes ligneuses en Nouvelle - Zélande. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 126, Actual bot., 3 : 151 - 154.
- TOMLINSON, P. B. 1986 - Plagiotropy. C.R. Colloq. Int. L'Arbre, Montpellier, 9-14 Sept.1985, pp 451-463. *Naturalia Mospeliensa*, n° hors-sér.
- TOMLINSON, P. B. et ESLER, A. E. 1973 - Establishment growth in woody Monocotyledons native to New-Zeland. *New-Zeland J. Bot.*, 11 : 627-644.
- TOMLINSON, P.B. et GILL, A. M. 1973 - Growth habit of tropical trees : some guiding principles. In : *Tropical forest ecosystems in Africa and South America : a comparative review*. Meggers J. B., Ayensu E. S. et Duckworth W. D. eds., pp. 129-143. Smithsonian Inst. Press. Washington.
- TOMLINSON, P. B. et SODERHOLM, P. K. 1975 - The flowering and fruiting of *Corypha elata* in South Florida. *Principes*, 19 (3) : 83-99.

- TOMLINSON, P. B. ET ZIMMERMANN, M. H. 1966** - Anatomy of the palm *Raphis excelsa*. III. Juvenil phase. *J. Arnold Arboret.*, 47 (4) : 301 - 312.
- TORQUEBLAU, E. 1979** - The reiteration of an architectural model : a demographic approach of the tree. D.E.A., Univ. Montpellier II, 51 p.
- TOURNOIS, J. 1912** - Influence de la lumière sur la floraison du houblon japonais et du chanvre. C. R. Acad. Sci., Paris, 155: 297-300.
- TRAN THAN VAN, M. 1973** - Direct flower neoformation from superficial tissue of small *Nicotiana tabacum* L. *Planta*, 115 : 87 - 92
- TRAN THANH VAN et LE KIEM NGOC, M. 1965** - La vernalisation du *Geum urbanum* L. Etude expérimentale de la mise à fleur chez une plante vivace en rosette exigeant le froid vernalisant pour fleurir. *Ann. Sci. nat., Bot.*, 12° sér., 6: 373-594.
- TRAN THAN VAN, M. , NGUYEN THI DIEN et CHLYAH, A. 1974** - Regulation of organogenesis in small explants of superficial tissue of *Nicotiana tabacum* L. *Planta*, 119 : 87 - 92.
- TREJO-PEREZ, L. 1976** - Diseminacion de semillas por aves en Los Tuxtlas, Veracruz. *In* : Regeneracion de selva. Gomez-Pompa A. et al. eds. pp. 457-470. Comanaria Editoria Continental S. A., Mexico.
- TROLL, W. 1969** - Die Inflorescenzen - Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers, vol. II, part 1. G. Fischer Verlag, Jena, 630 p.
- TROUSLOT, M. F. 1973** - Biologie et tubérisation de quelques *Nervilia* de Côte-d'Ivoire. C. R. Acad. Sci., Paris, sér. D, 276 : 533-535.
- URANOV, A. A. 1975** - Age spectrum of the phytocœnopopulation as a function of time and energetic wave processes. *Biologischeskie Nauki*, 2 : 7 - 34 (en russe).
- VAN ROOSMALEN, M. G. M. 1985** - Fruits of the guianan flora. Institute of Systematic Botany. Utrecht Univ., 483 p.
- VAN ROSSEN, A. et BOLHUIS, G. G. 1954** - Some observations on the generative development of the peanut. *Neth. J. Agric. Sci.*, 2 : 302-303
- VAN STEENIS, C. G. G. J. 1954** - General considerations. *In* : Flora Malesiana, Van Steenis, C. G. G. J. Ed., Sér. 1, vol. 4, pp. XIII - LXIX, Noordhoff, Groningen.
- VASQUEZ-YANES, C. 1977** - Germination of a pioneer tree (*Trema guineensis*) from equatorial Africa. *Turrialba*, 27 (3) : 301-302.
- VEILLON, J. M. 1971** - Une Apocynacée ligneuse de Nouvelle Calédonie, *Cerberiopsis candelabrum* Vieill. *Adansonia*, sér.2, 11 (4) : 625-639.
- VEILLON, J. M. 1976** - Architecture végétative de quelques arbres de l'archipel Néo-Calédonien. Th. Doct. Univ., Univ. Montpellier II, 300 p., 34 pl. h.t.
- VEILLON, J. M. 1978** - Architecture of the New Caledonian species of *Araucaria*. *In* : Tropical trees as living systems. Tomlinson P. B. et Zimmermann M. H. eds, pp. 233-245. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- VEILLON, J. M. 1980** - Architecture des espèces néo-calédoniennes du genre *Araucaria*. *Candollea*, 35 (2) : 609-640.
- VERGARA, B. S., CHANG, T. T. et LILIS, R. 1969** - The flowering reponse of the rice plant to photoperiode. A review of the literature. *Int. Rice Res. Inst. Tech. Bull.*, 8, 31p.



- VEYRET, Y. 1965 - Embryogénie comparée et blastogénie chez les Orchidaceae-Monandreae. Mémoire n° 12, O.R.S.T.O.M., Paris, 106 p.
- VISSER, T. 1964 - Juvenile phase and growth of apple and pear seedlings. *Euphytica*, 13 : 119-129.
- VISSER, T. 1965 - On the inheritance of the juvenile period in Apple. *Euphytica*, 14 : 125 - 134.
- VISSER, T. et DE VRIES, D. P. 1970 - Precocity and productivity of propagated apple and pear seedlings as dependent on the juvenile period. *Euphytica*, 19: 141-144.
- WAREING, P. F. 1959 - Problems of juvenility and flowering in trees. *J. Linn. Soc. London, Bot.*, 56 : 282-289.
- WAREING, P. F. 1961 - Juvenility and induction of flowering. *Recent Adv. Bot.*, 2 : 1652-1654.
- WADDINGTON, C. H. 1957 - Strategy of the genes. Allen and Unwin Eds., London.
- WAY, R. D. 1971 - Hastening the fruiting of apple seedling. *J. Am. Soc. hortic. Sci.*, 96 : 384 - 389.
- WELLENSIECK, S. J. 1976 - A genetical look on flower formation in *Silene armeria* L. In : *Etudes de Biologie végétale. Hommage au Professeur P. Chouard*. J. Jacques Ed., Paris. pp.301 - 312.
- WHITE, J. 1979 - The plant as a metapopulation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 10 : 109-145.
- WHITEMORE, T. C. 1975 - Tropical rain forest of the Far East. Oxford Univ. Press, 282 p.
- WILLIAMS, B. et KRAMER, J. 1983 - Les Orchidées. Comment connaître et cultiver les 200 plus belles espèces. Solar ed., Paris, 208 p.
- WILLIS, J. C. 1973 - A dictionary of the flowering plants and ferns. 8e. Ed., Revue par Shaw H.K.A., Cambridge Univ. Press, 1245 p.
- ZEEVAART, J. A. D. 1962 - The juvenile phase in *Briophyllum daigremontianum*. *Planta*, 58 : 543-547.
- ZIMMERMAN, R. H. 1972 - Juvenility and Flowering in Woody Plants: a Review. *Hortscience*, 7 (5): 447-455.

# **ANNEXE BIBLIOGRAPHIQUE**

**LISTE DES PRINCIPAUX TRAVAUX**

**REALISES EN ARCHITECTURE VEGETALE**

## ANNEXE BIBLIOGRAPHIQUE

### Liste des principaux travaux réalisés en architecture végétale

#### OUVRAGES GENERAUX

- HALLE, F. et OLDEMAN, R. A. A. 1970 - Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson, Paris. 178 p.
- HALLE, F., OLDEMAN, R. A. A. et TOMLINSON, P. B. 1978 - Tropical trees and forests. Springer Verlag, Berlin. 441 p.
- OLDEMAN, R. A. A. 1974 - L'architecture de la forêt guyanaise. Mém. n°73, O.R.S.T.O.M., Paris. 204 p.

#### REITERATION ET CONSTRUCTION DES CIMES

- BARTHELEMY, D. 1986 - Relation entre la position des complexes réitérés sur un arbre et l'expression de leur floraison : l'exemple de trois espèces tropicales. *In* : C. R. Colloq. Int. L'arbre, Montpellier, 9-14 sept. 1985, pp. 71-100. Naturalia Monspeliensia, n° hors-sér.
- CASTRO e SANTOS, A. de 1980 - Essai de classification des arbres tropicaux selon leur capacité de réitération. *Biotropica*, 12 (3) : 187-194.
- DRENOU, C. 1988 - Etude de l'architecture d'un arbre guyanais : l'Angélique, *Dicorynia guianensis* Amshoff Caesalpiniaceae, Mém. D.E.A., Bot. Trop. Appliquée, Univ. Montpellier II, 43 p.
- EDELIN, C. 1984 - L'architecture monopodiale : l'exemple de quelques arbres d'Asie Tropicale. Th. Doct. Etat, Univ. Montpellier II. 258 p.
- GAUTIER, C. 1986 - Essai sur la timidité des cimes. Mém. D.E.A., Botanique Tropicale Appliquée, Univ. Montpellier II. 40 p.
- HALLE, F. et NG, F. S. P. 1981 - Crown construction in mature Dipterocarp trees. *Malays. For.*, 44 (2-3) : 222-223.
- MUNSCH, V. et BUJADOUX, S. 1981 - Réitération et construction des cimes chez quelques arbres de Malaisie. Mém. D.E.A., Ecologie tropicale, Univ. Montpellier II. 39 p.
- NG, F. S. P. 1977 - Shyness in trees. *Nat. Malays.*, 2 (2) : 34-37.
- TORQUEBLAU, E. 1979 - The réitération of the architectural model. A demographic approach to the tree. Mém D.E.A., Ecologie générale et appliquée, Univ. Montpellier II. 51 p.

## ARCHITECTURE ET SYSTEMATIQUE

- BARTHELEMY, D. 1985** - Premières observations sur les principaux modes de croissance des Orchidées terrestres tropicales. *In* : 9e. Colloq. sur les Orchidées, Montpellier, 26-28 avril 1985, pp. 95-117. Société Française d'Orchidophilie (multigr.).
- BARTHELEMY, D. 1986** - Establishment of modular growth in a tropical tree: *Iseria coccinea* Vahl. (RUBIACEAE). *In* : The growth and form of modular organisms, Harper J. L. Rosen B.R. et White J. eds, pp. 89-94. Philos. Trans. R. Soc. London, sér. B, vol. 313.
- BARTHELEMY, D. 1987** - Un mode de développement remarquable chez une nouvelle Orchidée tropicale : *Gongora quinquenervis* Ruiz et Pavon. C.R. Acad. Sci., Paris, sér. 3, 304 (10) : 279-284.
- BLANC, P. 1978** - Aspects de la ramification chez des Aracées tropicales. Th. Doct. 3e Cycle, Biologie végétale, Univ. Paris VI, 83 p., 30 pl. hors-t.
- BLANC, P. 1986** - Edification d'arbres par croissance d'établissement de type monocotylédonien : l'exemple de Chloranthaceae. *In* : C. R. Colloq. Int. l'Arbre, Montpellier, 9-14 sept. 1985, pp. 101-123. Naturalia Monspeliensia, n° hors-sér.
- BLANC, P. et ANDRAOS, K. 1983** - Remarques sur la dynamique de croissance dans le genre *Piper* L. (Piperaceae) et les genres affines. Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., 5, sect. B, Adansonia, 3: 259-282.
- BLANC, P. et ANDRAOS, K. 1984** - Remarques sur la dynamique de croissance dans le genre *Peperomia* Ruiz et Pav. (Piperaceae). Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., 6, sect. B, Adansonia, 1 : 41-56.
- CARAGLIO, Y. 1985** - Architecture de quelques espèces du genre *Ficus* L. Mém. D.E.A., Ecologie, Univ. Montpellier II. 73 p., 2 pl. hors-t.
- CARAGLIO, Y. 1986** - Apparition du port buissonnant chez certains *Ficus*. *In* : C.R. Colloq. Int. l'Arbre, Montpellier, 9-14 sept. 1985, pp. 125-137. Naturalia Monspeliensia, n° hors-sér.
- CASTRO e SANTOS, A. de 1981** - L'appareil végétatif des monocotylédones. Un essai de synthèse. Th. Doct. 3e Cycle, Ecologie Terrestre, Univ. Montpellier II. 249 p.
- CREMERS, G. 1975** - Sur la présence de dix modèles d'architecture végétative chez les Euphorbes malgaches. C.R. Acad. Sci., Paris, sér. D, 281 (21) : 1575-1578.
- CREMERS, G. 1983** - Architecture végétative et structure inflorescentielle de quelques Melastomaceae guyanaises. Th. Doct. 3° Cycle, Biologie et physiologie végétales, Univ. Louis Pasteur, Strasbourg. 2 vol., 137 p. + 49 pl.
- DAHLAN, Z. et VALADE, I. 1987** - Données sur la croissance et l'architecture d'un bambou à rhizome leptomorphe. *Phyllostachys viridis* (Young) Mc Clure. Mém. D.E.A., Botanique Tropicale Appliquée, Univ. Montpellier II., 49 p., pl. hors-t., bibliogr.
- DAUCHEZ, B. 1977** - De quelques Melastomaceae en Guyane. Mém. D.E.A., Ecologie générale et appliquée, Univ. Montpellier II. 29 p., 5 pl. hors-t.
- EDELIN, C. 1977** - Images de l'architecture des Conifères. Th. Doct. 3° Cycle, Biologie végétale, Univ. Montpellier II. 255 p.
- EDELIN, C. 1981** - Quelques aspects de l'architecture végétative des Conifères. Bull. Soc. bot. Fr., 128, Lett. bot., 3 : 177-188.
- EDELIN, C. 1986** - Stratégie de réitération et édification de la cime chez les Conifères. *In* : C.R. Colloq. Int. l'Arbre, Montpellier, 9-14 sept. 1985, pp. 139-158. Naturalia Monspeliensia, n° hors-sér.

- EDELIN, C. et HALLE, F. 1985 - Architecture et évolution chez deux genres d'arbres tropicaux : *Diospyros* et *Cordia*.. Actes du 110e congrès Sociétés Savantes, Montpellier, 1985, Sect. Sci, fasc. 2, pp. 255-265. Comité Travaux Historiques et Scientifiques, Minist. Educ. Natl., Paris.
- GUILLAUMET, J. L. 1973 - Formes et développement des *Pandanus* malgaches. *Webbia*, 28 : 495-519.
- HALLE, F. 1979 - Premières données architecturales sur les Dipterocarpaceae. *Mem. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, sér. B, 26 : 20-34, 2 pl. h. t.
- HALLE, F. 1980 - Vegetative architecture (Loganiaceae). *In* : Leeuwenberg A.J.M. Ed., *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, vol. 28 b1, Angiospermae : Ordnung Gentianales, Fam. Loganiaceae, pp. 97-111. Duncker und Humblot, Berlin.
- HIBBS, D. E. 1981 - Leader growth and the architecture of three North American hemlocks. *Can. J. Bot.*, 59 (4) : 476-480.
- JEANNODA, V. 1974 - Architecture végétative de quelques espèces d'*Utricularia* (Lentibulariaceae). *Mém. D.E.A., Biologie végétale, Univ. Montpellier II*, 24 p., 5 pl. h.t.
- KAHN, S. 1975 - Remarques sur l'architecture végétative dans ses rapports avec la systématique et la biogéographie. *Mém. D.E.A., Biologie végétale, Univ. Montpellier II*. 59 p., Annexes.
- LOUP, C. 1983 - Premières données sur l'architecture des Cactaceae. *Mém. D.E.A., Ecologie, Univ. Montpellier II*. 42 p., 4 pl. h.t.
- MABBERLEY, D. J. 1974 - The pachycaul *Lobelia* of Africa and St. Helena. *Kew Bull.*, 29 (3) : 535-583.
- MABBERLEY, D. J. 1975 - The pachycaul *Senecio* species of St Helena, "*Cacalia paterna*" and "*Cacalia materna*". *Kew Bull.*, 30 (2) : 413-420.
- NOZERAN, R., ROSSIGNOL-BANCILHON, L. et MANGENOT, G. 1984 - Les recherches sur le genre *Phyllanthus* (Euphorbiaceae) : acquis et perspectives. *Bot. Helv.*, 94 (1) : 199-233.
- OLDEMAN, R. A. A. et FUNDTER, J. M. 1986 - On diptero-Vochysian tree strategies. *In* : C.R. Colloq. Int. l'Arbre, Montpellier, 9-14 sept. 1985, pp. 191-208. *Naturalia Monspeliensia*, n° hors-sér.
- PHILIPSON, W. R. 1978 - Araliaceae : growth forms and shoot morphology. *In* : Tomlinson P.B. et Zimmermann M.H. eds. *Tropical trees as living systems*, p.p. 269-284. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- PREVOST, M. F. 1967 - Architecture de quelques Apocynacées ligneuses. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 114, Lett. bot. : 24-36.
- PREVOST, M. F. 1978 - Modular construction and its distribution in tropical woody plants. *In* : Tomlinson P.B. et Zimmermann M.H. eds., *Tropical trees as living systems*, pp. 223-231. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- SANSONNENS, B. 1986 - Analyse architecturale de quelques Annonacées (Annonaceae A.L. de Jussieu 1789 nom. conserv.) *Mém. D.E.A., Botanique Tropical Appliquée, Univ. Montpellier II*. 76 p., 2 p. annexes.
- TEMPLE, A. 1977 - Ericaceae : polymorphisme architectural d'une famille des régions tempérées et tropicales d'altitude. *C.R. Acad. Sci., Paris, sér. D*, 284 : 163-166.
- TCHIAPKE, L. 1980 - A comparative study of architectural analysis of a tropical plant family : Icacinaceae. *Mém. D.E.A., Ecologie générale et appliquée, Univ. Montpellier II*. 39 p.

- VEILLON, J. M. 1976a - Architecture végétative de quelques arbres de l'archipel Néo-Calédonien. Th. Doct. Univ., Univ. Montpellier II. 300 p., 34 pl. hors-t.
- VEILLON, J. M. 1976b - Note relative à l'architecture des *Rauwolfia* Néo-Calédoniens. *Adansonia*, sér. 2, 16 (1) : 61-63.
- VEILLON, J. M. 1978 - Architecture of the New-Caledonian species of *Araucaria*. In : Tomlinson P.B. et Zimmermann M.H. eds. *Tropical trees as living systems*, pp. 233-245. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- VEILLON, J. M. 1980 - Architecture des espèces néo-calédoniennes du genre *Araucaria*. *Candollea*, 35 (2) : 609-640.

## ARCHITECTURE DES ARBRES TEMPEREES

- DONOGHUE, M. 1981 - Growth patterns in woody plants with examples from the genus *Viburnum*. *Arnoldia*, 41 (1) : 2-23.
- PAYRI, C. 1980 - L'architecture de quelques arbustes du campus. *Spartium*, *Cercis*, *Nerium*, *Pittosporum*, *Syringa*. *Naturalia Monspelienisia*, 1 :39-61.
- RAMAROSON-RAMPARANY, L. 1978 - Contribution à l'étude architecturale de quelques espèces ligneuses de région tempérée. Th. Doct. 3e Cycle, Sciences Biologiques, Univ. Montpellier II. 98 p., 3 pl. hors-t.
- THIEBAUT, B. et PUECH, S. 1983 - Développement du hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) Morphologie et architecture de l'arbre. 1. Le développement des plants. *Rev. for. Fr.*, 35 (6) : 443-451.
- THIEBAUT, B. et PUECH, S. 1984 - Développement du hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) Morphologie et architecture de l'arbre. 2. Le développement des arbres. *Rev. for. Fr.*, 36 (1) : 45-47.

## ARCHITECTURE DES HERBES

- BUDELMAN, A. 1974 - Vertegenwoordigers van de Familie de Compositae als onderdeel van de pionier vegetatie in het Surinaanse binnenland. Rep. Cent. Landbouwk. Onderz. Suriname (CELOS) n° 97. 46 p. (Multigraph.).
- JEANNODA-ROBINSON, V. 1977 - Contribution à l'étude de l'architecture des herbes. Th. Doct. 3° Cycle, Sciences Biologiques, Univ. Montpellier II. 87 p.

## ARCHITECTURE DES LIANES

- COUDURIER, T. 1986 - Etude architecturale d'une liane ligneuse tropicale du genre *Bauhinia*. Mém. D.E.A., Biologie végétale tropicale, Univ. Montpellier II. 30 p.
- CREMERS, G. 1973 - Morphologie de quelques lianes d'Afrique tropicale. 1. *Candollea*, 28 : 249-280.
- CREMERS, G. 1974 - Architecture de quelques lianes d'Afrique tropicale. 2. *Candollea*, 29 : 57-110.
- ETIFIER, E. 1981 - Données sur la stratégie de croissance de quelques lianes tropicales. Mém. D.E.A., Ecologie tropicale, Univ. Montpellier II. 56 p.

HUC, R. 1975 - Contribution à l'étude de la métamorphose chez quelques angiospermes lianescentes. Mém. D.E.A., Botanique tropicale, Univ. Montpellier II. 36 p., 8 pl. hors-t.

## ARCHITECTURE DU SYSTEME RACINAIRE

ATGER, C. 1986 - Quelques liens architecturaux entre réitérations aériennes et racinaires (le cas de quatre espèces guyanaises). Mém. D.E.A., Botanique Tropicale Appliquée. Univ. Montpellier II. 49 p.

KHAN, F. 1975 - Le chevelu racinaire et la feuille. *In* : Gagnaire Michard J. et Riedacker A. eds. C.R. Sémin. Groupe Etud. Racines. Nancy, 24-25 oct 1974. Grenoble, 22 oct. 1975. Tome 2. Méthodologie. Morphogénèse. pp. 73-83.

KHAN, F. 1977 - Analyse structurale des systèmes racinaires des plantes ligneuses de la forêt tropicale dense humide. *Candollea*, 32 (2) : 321-358.

KHAN, F. 1978 - Architecture et dynamique spatiale racinaires chez les plantes ligneuses des zones forestières tropicales humides. Projet Tai n°7, ORSTOM, Abidjan, 17 p., 21 pl. hors-t. (Multigr.).

KHAN, F. 1980 - Comportements racinaires et aériens chez les plantes ligneuses de la forêt tropicale humide (Sud-ouest de la Côte d'Ivoire). *Adansonia*, sér. 2, 19 (4) :413-427.

KHAN, F. 1983 - Architecture comparée de forêts tropicales humides et dynamiques de la rhizosphère. Th. Doct. Etat, Univ. Montpellier II. 426 p.

## ARCHITECTURE DES ARBRES FOSSILES

CHALONER, W. G. 1986 - The lepidodendrid tree. *In* : C.R. Colloq. Int. l'Arbre, Montpellier, 9-14 sept. 1985, pp. 475-486. *Naturalia Monspelienisia*, n° hors-sér.

GALTIER, J. 1986 - Morphologie végétative des Progymnospermes et Pteridospermes du Paleozoïque. *In* : C.R. Colloq. Int. l'Arbre, Montpellier, 9-14 sept.1985, pp. 495-505. *Naturalia Monspelienisia*, n° hors-sér.

## ARCHITECTURE DES ORGANISMES ANIMAUX

DAUGET, J. M. 1981 - Essai sur l'architecture des coraux. Mém. D.E.A., Ecologie tropicale, Univ. Montpellier II. 38 p.

DAUGET, J. M. 1985 - La réaction aux traumatismes : comparaison entre les arbres et les coraux. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 40 : 113-118.

DAUGET, J. M. 1986 - Application des méthodes architecturales aux coraux, quelques traits communs aux formes vivantes fixées. Th. Doct., Biologie et Physiologie des organismes et des populations. Univ. Montpellier II. 245 p., 11 pl. h. t.

HALLE, F. 1979 - Les modèles architecturaux chez les arbres tropicaux ; une approche graphique. *In* : Actes Colloq. Elaboration et justification des modèles. Application en biologie, t. II, pp. 537-550. Maloine, Paris.

## ARCHITECTURE ET ECOLOGIE

- FOURNIER, A. 1979 - Is architectural radiation adaptive ? Mém. D.E.A., Ecologie générale et appliquée, Univ. Montpellier II. 51 p.
- KAHN, F. 1986 - Adaptations en forêt tropicale humide : le cas des palmiers amazoniens. *In* : C.A. Colloq. Int. L'arbre, Montpellier, 9 - 14 Sept. 1985, pp. 117-189. *Naturalia Monspelienisa*, n° hors-sér.
- OLDEMAN, R. A. A. 1972 - L'architecture de la végétation ripicole forestière des fleuves et criques guyanais. *Adansonia*, sér. 2, 12 (2) : 253-265.

## ARCHITECTURE ET GENETIQUE

- HALLE, F. 1978 - Architectural variation at the specific level in tropical trees. *In* : Tomlinson P. B. et Zimmerman M.H. eds., *Tropical trees as living systems*, pp. 209-221. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- HUC, R. 1977 - Introduction à l'étude de la transmission héréditaire des caractères architecturaux. Th. Doct. 3e Cycle, Sciences biologiques, Univ. Montpellier II. 88 p., 8 pl. h.t.

## ARCHITECTURE ET CORRELATIONS ENTRE PARAMETRES STRUCTURAUX

- BARCELLOS DE SOUZA, I. 1984 - Aspects de la multiplication végétative chez *Callisia fragrans* Lindl. (Commelinaceae). Mém. D.E.A., Biologie végétale tropicale, Univ. Paris VI. 101 p., 7 tabl. h.t.
- BARCELLOS DE SOUZA, I., LAURI, P. E. et BLANC, P. 1986 - Evolution de paramètres morphologiques au cours du cycle de croissance de *Callisia fragrans* (Commelinaceae). *Can. J. Bot.*, 64 : 1664-1670.
- CHUAH, M. S. 1977 - Exemples de corrélations quantitatives entre quelques paramètres déterminant la forme végétale. Th. Doct. 3e Cycle, Sciences biologiques, Univ. Montpellier II, 99 p.
- LAURI, P. E. 1982 - Corrélations entre paramètres structuraux chez les plantes vasculaires - essai de vérification quantitative de la théorie du Durian. Mém. D.E.A., Ecologie Tropicale, Univ. Montpellier II. 39 p.

## ARCHITECTURE ET PLANTES CULTIVEES

- BUISSON, D. 1985 - Analyse architecturale de quelques espèces d'arbres fruitiers tropicaux. Mém. D.E.A., Ecologie, Univ. Montpellier II. 67 p.
- BUISSON, D. 1986 - Analyse architecturale de quelques espèces de fruitiers tropicaux. *Fruits*, 41 (7 - 8): 477-499.
- COSTES, E. 1983 - Traumatismes destinés à améliorer la production des arbres fruitiers tropicaux. Traditions et avenir des techniques de taille. Mém. D.E.A., Ecologie tropicale, Univ. Montpellier II. 81 p., 4 pl. h. t.
- HALLE, F. et EDELIN, C. 1987 - L'analyse architecturale des arbres. *In* : 6e Colloq. sur les Recherches Fruitières, Bordeaux, 10-11 Déc. 1986, pp. 5-19. C.T.I.F.L., Pont de la Maye et I.N.R.A., Paris.



- HALLE, F. et MARTIN, R. 1968 - Etude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Mull. Arg. - Euphorbiaceae- Crotonoïdées). *Adansonia*, 8 (4) : 475-503.
- REY, J. Y. 1987 - Etude architecturale de la partie aérienne du goyavier. Mém. D.E.A., Univ. Montpellier II. 25 p., 22 p. ann.
- VILLEMUR, P., NSEIR, S. et BELLABAS, A. 1986 - Complexes gemmaires et ramifications en relation avec la floraison - fructification chez l'olivier (*Olea europaea* L.) et le clémentinier (*Citrus reticulata* Blanco). In : C.R. Colloq. Int. L'arbre, Montpellier, 9 -14 Sept. 1985, pp. 455-472. *Naturalia Mospeliensa*, n° hors-sér.

## ARCHITECTURE ET MODELISATION MATHEMATIQUE

- BELL, A. D. 1979 - The hexagonal branching pattern of rhizomes of *Alpinia speciosa* L. (Zingiberaceae). *Ann. Bot.*, 43 : 209-223.
- BELL, A. D., ROBERTS, D. et SMITH, A. 1979 - Branching patterns : the simulation of plant architecture. *J. théor. Biol.*, 81 : 351-375.
- DABADIE, P. 1987 - Transposition en 2 D du programme de modélisation des végétaux de l'A.M.A.P. Mém. D.E.A., Botanique tropicale appliquée, Univ. Montpellier II. 35 p.
- FISHER, J. B. 1978 - A quantitative study of *Terminalia* branching. In : Tomlinson P.B. et Zimmermann M.H. eds. *Tropical trees as living systems*, pp. 285-320. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- FISHER, J. B. et HONDA H. 1977 - A computer simulation of branching pattern and geometry in *Terminalia* (Combretaceae), a tropical tree. *Bot. Gaz.*, 138 (4) : 377-384.
- REFFYE, Ph. de 1976 - Modélisation et simulation de la verse du caféier, à l'aide de la théorie de la résistance des matériaux. *Café, Cacao, Thé*, 20 (4) : 251-272.
- REFFYE, Ph. de 1979 - Modélisation de l'architecture des arbres par des processus stochastiques. Simulation spatiale des modèles tropicaux sous l'effet de la pesanteur. Application au *Coffea robusta*. Th. Doct. Etat, Univ. Paris Sud, Orsay, 194 p.
- REFFYE, Ph. de 1981 - Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier robusta 2- Etude de la mortalité des méristèmes plagiotropes. *Café, Cacao, Thé*, 25 (4) : 219-230.
- REFFYE, Ph. de 1981 - Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier robusta 1- Etude du fonctionnement du méristème et de la croissance des axes végétatifs. *Café, Cacao, Thé*, 25 (2) : 83-103.
- REFFYE, Ph. de 1982 - Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier robusta .3 - Etude de la ramification sylleptique des rameaux primaires et de la ramification proleptique des rameaux secondaires. *Café, Cacao, Thé*, 26 (2) : 77-96.
- REFFYE, Ph. de 1983 - Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier robusta .4 - Programation sur micro-ordinateur du tracé en trois dimension de l'architecture d'un arbre. *Café, Cacao, Thé*; 27 (1) : 3-20.
- REFFYE, Ph. de, EDELIN, C., JAEGER, M. et CABART, C. 1986 - Simulation de l'architecture des arbres. In : C.R. Colloq. Int. L'Arbre, Montpellier, 9-14 sept. 1985, pp. 223-240. *Naturalia Mospeliensa*, n° hors sér.
- REFFYE, Ph. de, et SNOECK, J. 1976 - Modèle mathématique de base pour l'étude et la simulation de la croissance et de l'architecture du *Coffea robusta*. *Café, Cacao, Thé*, 20 (1) : 11-31.

**ILLUSTRATION**

**PHOTOGRAPHIQUE**

## PLANCHE I

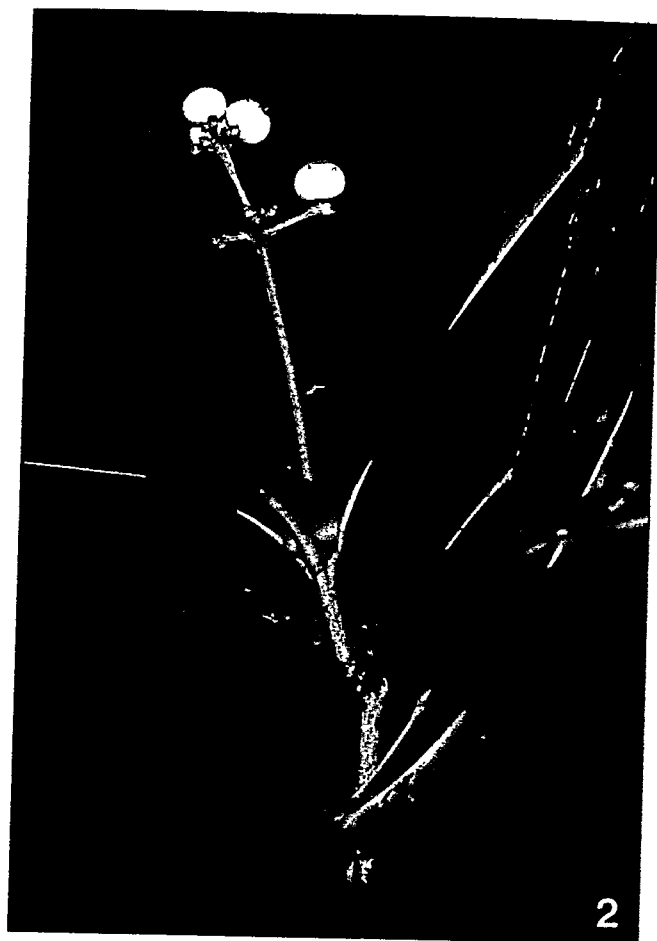
(*Psychotria sp.* et *Encyclia vespa*)

**FIGURE 1 :** *Psychotria sp.* - vue générale (photo J. L. BOMPAR).

**FIGURE 2:** *Psychotria sp.* - partie sommitale d'un individu adulte constituée par une succession de modules tous équivalents (photo J. L. BOMPAR).

**FIGURE 3 :** *Encyclia vespa* - inflorescence.

**FIGURE 4 :** *Encyclia vespa* - vue générale d'un module florifère.



## PLANCHE II

(*Noisettia longifolia* et *Solanum subinerme* )

FIGURE 1 : *Noisettia longifolia* - premières aisselles florifères à inflorescences pauciflores chez un individu issu de graine.

FIGURE 2 : *Noisettia longifolia* - inflorescences "adultes".

FIGURE 3 : *Solanum subinerme* - jeune individu issu de graine.

FIGURE 4 : *Solanum subinerme* - ramification proleptique.



1



2



3



4

### PLANCHE III

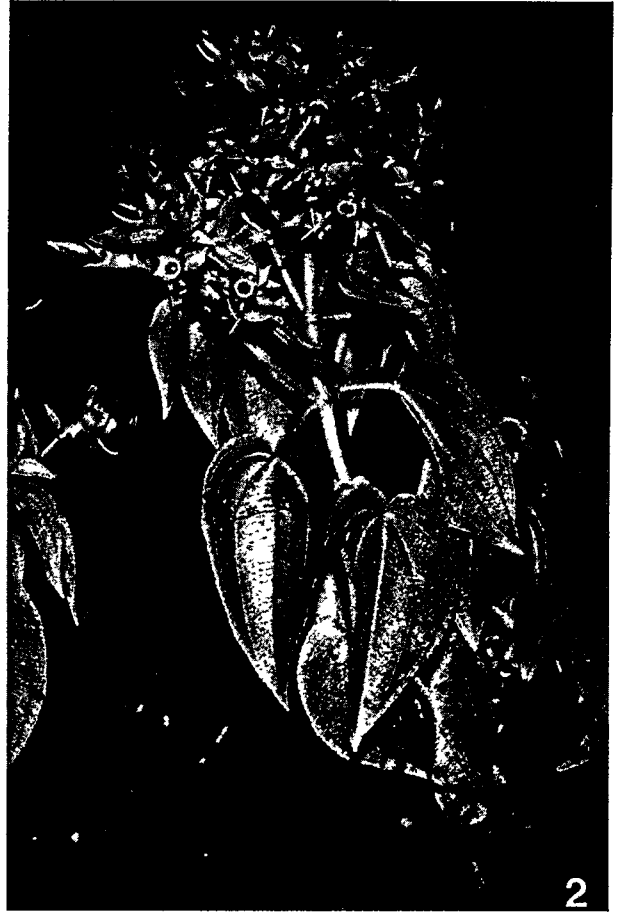
( *Solanum subinerme* , *Rhynchantera grandiflora* et *Trema micrantha* )

FIGURE 1 : *Solanum subinerme* - ramification sylleptique (photo J. L. BOMPAR).

FIGURE 2 : *Rhynchantera grandiflora* - structure des inflorescence à la périphérie d'une plante âgée (photo J. L. BOMPAR).

FIGURE 3 : *Rhynchantera grandiflora* - jeune individu présentant trois ordres de ramification (photo J. L. BOMPAR).

FIGURE 4 : *Trema micrantha* - ramification sylleptique au sommet d'un jeune individu  
stérile.





## PLANCHE IV

(*Trema micrantha* et *Piper cf. hispidum*)

FIGURE 1 : *Trema micrantha* - branche adulte fructifère (photo M. F. PREVOST).

FIGURE 2 : *Piper cf. hispidum* - vue générale.

FIGURE 3 : *Piper cf. hispidum* - ramification basitone.



## PLANCHE V

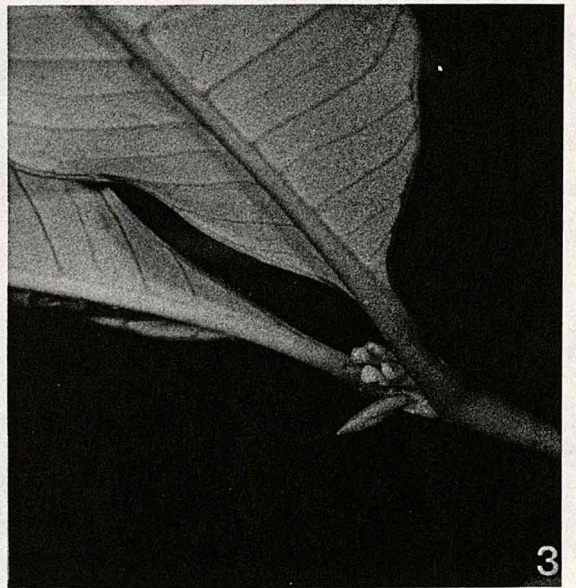
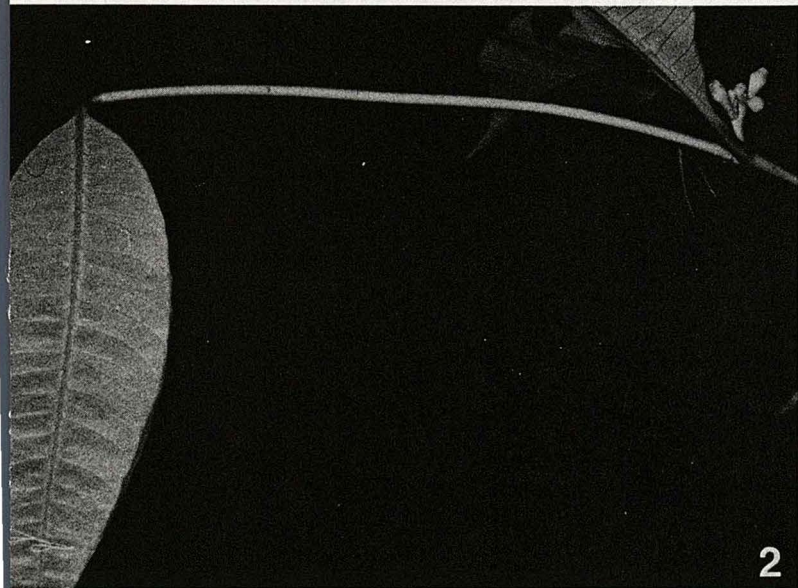
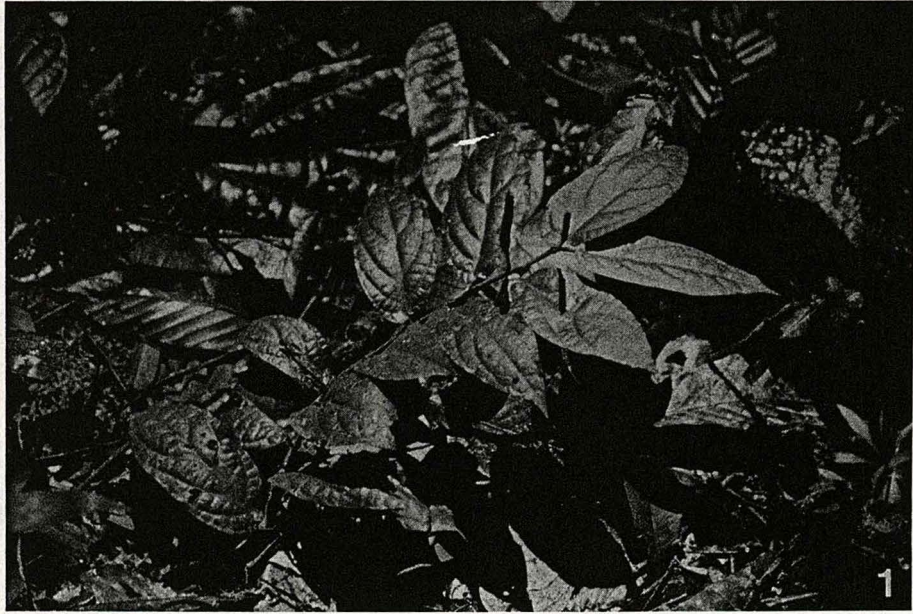
(*Piper paramaribense* et *Tabernæmontana undulata*)

**FIGURE 1 :** *Piper paramaribense* - vue générale.

**FIGURE 2 :** *Tabernæmontana undulata* - module en fin d'élongation.

**FIGURE 3 :** *Tabernæmontana undulata* - module au début de sa croissance.

**FIGURE 4 :** *Tabernæmontana undulata* - structure des branches lors de l'anthèse.



**PLANCHE VI**  
(*Isertia coccinea* et *Isertia spiciformis*)

**FIGURE 1 :** *Isertia coccinea* - vue générale d'un arbre entièrement sexualisé.

**FIGURE 2 :** *Isertia coccinea* - détail des modules florifères.

**FIGURE 3 :** *Isertia spiciformis* - vue générale d'un individu réitéré  
(photo J. L. BOMPAR).

**FIGURE 4 :** *Isertia spiciformis* - inflorescence terminale (photo J. L. BOMPAR).



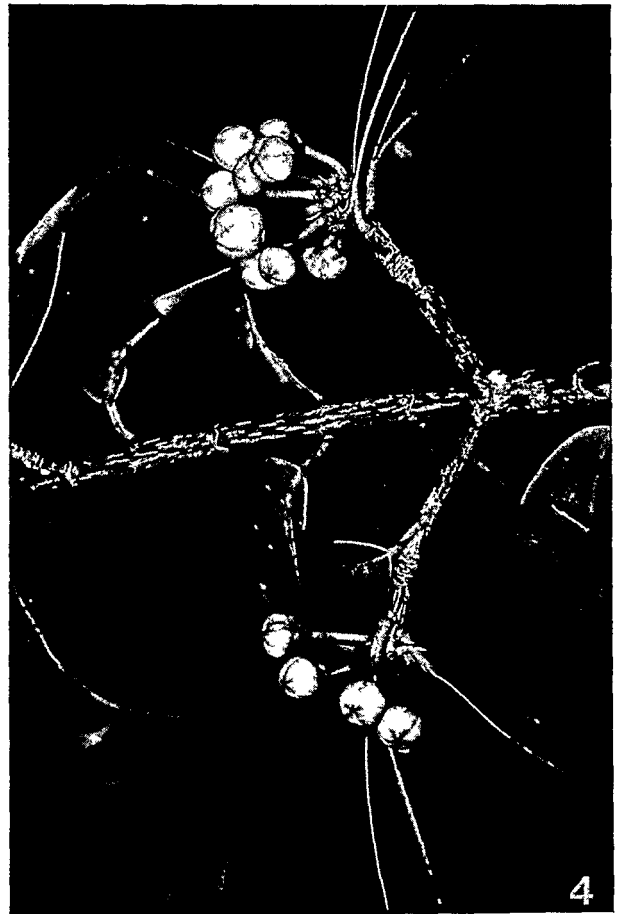
**PLANCHE VII**  
*(Symphonia globulifera )*

**FIGURE 1 :** ramification sylleptique sur les branches.

**FIGURE 2 :** architecture de l'arbre jeune lors de l'apparition de la sexualité.

**FIGURE 3 :** individu âgé abondamment réitéré ( photo F. HALLE).

**FIGURE 4 :** détail des rameaux courts florifères.





## PLANCHE VIII

(*Anaxagorea dolichocarpa* et *Amphirrhox surinamensis*)

**FIGURE 1 :** *Anaxagorea dolichocarpa* - apparition de la sexualité sur une branche latérale.

**FIGURE 2 :** *Anaxagorea dolichocarpa* - cauliflorie à la base d'un individu âgé.

**FIGURE 3 :** *Amphirrhox surinamensis* - rameau court proleptique florifère à la base d'un individu âgé.

**FIGURE 4 :** *Amphirrhox surinamensis* - inflorescence se développant directement sur le tronc.



