



HAL
open science

Approche architecturale pour l'étude des arbres de la forêt tropicale humide guyanaise.

Patrick Heuret, Eric Nicolini, Claude Edelin, Jean-Christophe Roggy

► To cite this version:

Patrick Heuret, Eric Nicolini, Claude Edelin, Jean-Christophe Roggy. Approche architecturale pour l'étude des arbres de la forêt tropicale humide guyanaise.. *Revue forestière française*, 2003, 55 (sp), pp.158-178. 10.4267/2042/5769 . hal-03449471

HAL Id: hal-03449471

<https://hal.science/hal-03449471>

Submitted on 25 Nov 2021

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

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

APPROCHE ARCHITECTURALE POUR L'ÉTUDE DES ARBRES DE FORÊT TROPICALE HUMIDE GUYANAISE

PATRICK HEURET - ÉRIC NICOLINI - CLAUDE EDELIN - JEAN-CHRISTOPHE ROGGY

L'analyse architecturale permet d'interpréter la structure globale de l'arbre et de comprendre les mécanismes morphologiques qui lui ont donné naissance. Inspirés par les travaux du botaniste E.J.H. Corner (1953, 1954a, 1954b), Hallé et Oldeman en ont jeté les bases conceptuelles majeures dans le courant des années 1970 (Hallé et Oldeman, 1970 ; Hallé *et al.*, 1978) à partir de l'étude des formes de jeunesse de nombreuses espèces tropicales (Côte d'Ivoire, Guyane française...). Ces auteurs ont montré qu'indépendamment des espèces ou des familles les plantes pouvaient être regroupées en fonction de leur mode de développement. La considération des modalités de croissance, de ramification, la différenciation morphologique des axes ou la position de la sexualité, leur ont permis de dégager 23 modes d'organisation simples qui rendaient compte de l'architecture et du développement de l'ensemble des plantes observées : les "modèles architecturaux".

Alors que l'analyse morphologique classique n'était jamais parvenue à décrire des structures arborescentes en raison du niveau extrêmement fin des informations habituellement recueillies, le modèle architectural s'est avéré, en tant que concept synthétique, être un outil efficace pour l'étude du mode de développement des grands organismes de la forêt exhibant une organisation complexe et tourmentée. La possibilité d'analyse des structures arborescentes étant ouverte, d'autres découvertes suivirent.

Oldeman (1974) constata que beaucoup de plantes dupliquaient leur modèle de base de manière spontanée ou à l'occasion d'un événement particulier pour pouvoir poursuivre leur développement, construire leur couronne et accéder au stade mature. Il proposa le concept de "réitération du modèle architectural". Edelin (1977) constata que, quel que soit le modèle architectural, l'architecture d'une plante peut être considérée comme un système ramifié hiérarchique dans lequel les axes peuvent être groupés en catégories selon leurs caractéristiques morphologiques et fonctionnelles (le nombre de catégories d'axes étant déterminé pour une espèce donnée). "L'unité architecturale" fut alors définie comme un stade précis du développement où toutes les catégories d'axes sont exprimées (Barthélémy *et al.*, 1989). Sur la base de ces concepts majeurs, de nombreuses études, réalisées notamment en Guyane française, ont enrichi la discipline par l'apport de nouvelles connaissances sur divers aspects du développement des plantes : les modalités d'expression de la floraison (Barthélémy, 1988), le développement des systèmes racinaires (Atger, 1992), la sénescence des arbres (Drénou, 1994), leurs réponses aux traumatismes (Genoyer, 1994), le déterminisme de la variabilité architecturale (Loup, 1994), la phénologie et notamment les rythmes de croissance (Comte, 1993 ; Loubry, 1994).

Ces travaux ont permis d'établir un cadre méthodologique et conceptuel dédié à l'étude de l'évolution de la structure d'un organisme végétal tout au long des phases successives de son développement. Cette analyse architecturale repose sur l'étude d'individus parvenus à des âges

différents, dans des environnements variés, en considérant l'organisme à différentes échelles depuis le niveau d'organisation du phytomère⁽¹⁾ à celui de la plante entière. Par l'étude des caractères invariants, l'ensemble de ces observations permet de préciser la séquence de développement optimale d'une espèce donnée et de comprendre comment cette séquence est modulée par les contraintes du milieu environnant (Barthélémy *et al.*, 1995 ; Barthélémy *et al.*, 1997).

Inspiré des travaux de Hallé et Oldeman, de Reffye va donner un cours nouveau à l'analyse architecturale des végétaux par la transcription mathématique des concepts architecturaux et par la réalisation d'un modèle mathématique de développement du Caféier (de Reffye, 1979). Ce mouvement s'est maintenu dans les années 1980, au sein de l'Unité de modélisation des plantes du CIRAD, structure regroupant botanistes, agronomes, mathématiciens et informaticiens (Barthélémy *et al.*, 1995). Dès lors, les efforts se sont portés sur les plantes des climats tempérés (Nicolini, 1997 ; Sabatier, 1999 ; Heuret, 2002 ; Grosfeld, 2002) et les descriptions architecturales, jusqu'alors très qualitatives, incluent de plus en plus de critères quantitatifs nécessaires à toute modélisation et simulation du développement des arbres (Barthélémy *et al.*, 1995). Ce n'est que très récemment que l'architecture des plantes guyanaises est abordée par une approche couplant description qualitative et quantitative de la structure de l'arbre et aspects fonctionnels (Leroy, 2000 ; Roggy *et al.*, soumis). D'autre part, la compréhension des interactions entre l'organisation des forêts hétérogènes (structure spatiale, horizontale et verticale, et diversité spécifique), leur fonctionnement et leur dynamique repose notamment sur l'étude des stratégies de développement des espèces d'arbres et des mécanismes de compétition pour l'acquisition des ressources (lumière, eau, nutriments). Ainsi, plusieurs travaux tendent à intégrer l'information relative à la structure de l'arbre vers l'échelle du peuplement pour comprendre comment des communautés d'espèces exploitent et structurent le milieu.

La forêt tropicale humide guyanaise est aujourd'hui au cœur de plusieurs problématiques majeures dans l'étude de la structure des arbres. Dans cet article, les concepts majeurs de l'architecture végétale seront illustrés par le développement de deux espèces forestières guyanaises : *Laetia procera* (Poeppig) Eichler, *Flacourtiaceae* et *Dicorynia guianensis* Amshoff, *Caesalpinaceae*. Dans un deuxième temps, nous présenterons les méthodes employées pour quantifier la structure des arbres et les difficultés rencontrées dans les forêts tropicales humides. Une troisième partie discutera des approches permettant d'intégrer les critères architecturaux dans un diagnostic à l'échelle du peuplement. Enfin, nous présenterons les différents programmes de recherches engagés et les perspectives des études en architecture végétale.

L'ANALYSE ARCHITECTURALE DES PLANTES. ÉDIFICATION DE L'UNITÉ ARCHITECTURALE ET DIFFÉRENTS MODES DE CONSTRUCTION DE LA COURONNE D'UN ARBRE

L'exemple de *Laetia procera*

Laetia procera ("Bois jacquot" en Créole, "Caïma oudou" en Saramaka) est une espèce pionnière et post-pionnière de canopée. Elle a fait l'objet de nombreuses études [système racinaire (Atger, 1992) ; sénescence (Drénou, 1994) ; phénologie (Loubry, 1994) ; variabilité architecturale (Loup, 1994)]. Au travers de ces travaux, une centaine d'individus de toute taille, allant de la plantule jusqu'aux arbres sénescents, a été observée au moyen de dessins tant en bord de pistes qu'en forêt. Ainsi, pour chaque stade, un schéma synthétique représentant le comportement moyen de l'espèce à une étape de son développement est établi. La juxtaposition de ces schémas et leur comparaison permettent de caractériser l'architecture de l'espèce, de suivre son développement

(1) Ensemble formé par le nœud associé à la (aux) feuille(s), sa (ses) production(s) axillaire(s) et son entre-nœud sous-jacent.

et de révéler les processus biologiques qui l'accompagnent. La description qui suit est le résultat d'une telle analyse. On distinguera 5 stades principaux durant l'ontogenèse de cette espèce, chacun défini par des caractères morphologiques précis.

• *Édification de l'unité architecturale*

Stade 1. Après une très brève phase initiale non ramifiée, *Laetia procera* se présente sous forme d'un petit arbre au tronc vertical et aux branches horizontales à obliques (figure 1A, ci-dessous). Le tronc (axe A1), monopodial, à direction de croissance verticale, à phyllotaxie alterne spiralée et à croissance rythmique, est constitué d'une succession d'unités de croissance (UC, ou portions de tige mises en place au cours d'une période d'allongement ininterrompue). Deux méristèmes latéraux sont présents à l'aisselle de chaque feuille. Le premier se présente sous la forme d'un bourgeon latent minuscule tandis que le second donne systématiquement naissance à une branche (ramification continue) dont le développement se produit sans repos préliminaire du méristème édificateur (ramification immédiate). Les branches (axes A2) sont monopodiales, à direction de croissance horizontale et à phyllotaxie alterne distique. Leur croissance est rythmique et chaque feuille axiale un bourgeon latent unique.

Stade 2. Les arbres de 2 à 7 mètres de hauteur et constitués de 3 catégories d'axes, présentent une structure un peu plus complexe (figure 1B, ci-dessous). Le tronc (A1) et les branches (A2) sont semblables, à la taille près, à ceux décrits précédemment ; les A2 sont cependant ramifiés. Des rameaux latéraux (A3) sont disposés par groupes à l'aisselle de quelques feuilles successives des axes A2 (ramification rythmique)

(figure 1B', ci-contre). Ce sont des axes de petite taille à entre-nœuds assez courts et à faible durée de vie (une ou deux unités de croissance).

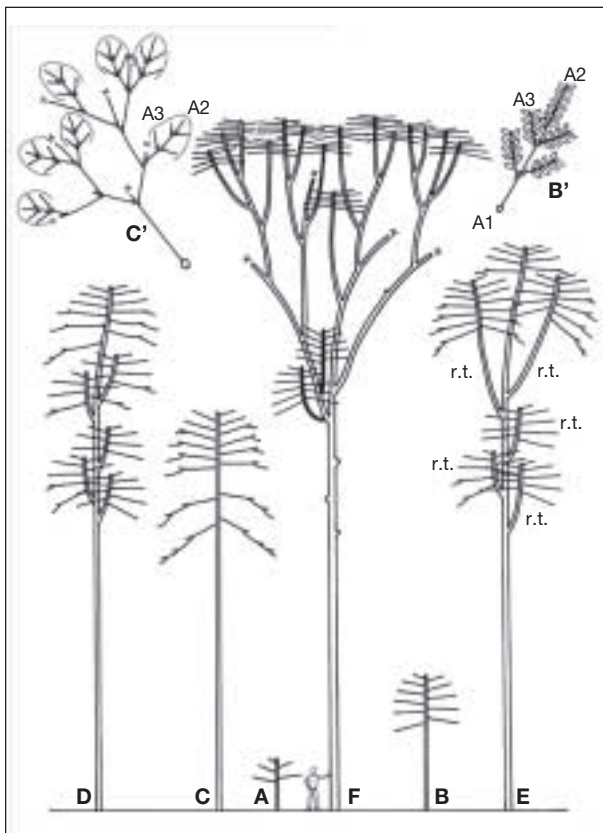


FIGURE 1

- (A) Jeune plant à deux catégories d'axes
- (B) Jeune arbre au stade de l'unité architecturale
- (B') Vue en plan d'une branche de l'arbre au stade de l'unité architecturale
- (C) Jeune arbre en phase de réitération partielle
- (C') Vue en plan d'une branche réitérée ; les réitérats partiels sont délimités par des lignes en pointillés
- (D) Apparition des premiers réitérats totaux
- (E) Individualisation des branches maîtresses de premier ordre (r.t. : réitérat total)
- (F) Arbre adulte ; les branches maîtresses sont toutes des réitérats totaux présentant la même unité architecturale que l'arbre jeune

TABLEAU I

**Tableau récapitulatif des caractéristiques de l'Unité architecturale
de *Laetia procera* (Poeppig Eichler)**

Les marqueurs morphologiques indiqués en caractères gras font ressortir
les principaux éléments distinctifs des diverses catégories d'axes

Structure		A1	A2	A3
		Monopode	Monopode	Monopode
Croissance I	Modalité	rythmique	rythmique	rythmique
	Direction	verticale	horizontale	horizontale
	Durée de vie ou longueur	indéfini	défini à long terme	défini à court terme
Croissance II	Modalité	forte	faible	sub-nulle
Structure des Unités de Croissance (UC)	Marqueur des arrêts de croissance	raccourcissement des entre-nœuds	raccourcissement des entre-nœuds et de la taille des feuilles	raccourcissement des entre-nœuds et de la taille des feuilles
	Nombre d'entre-nœuds	indéfini	7-8 UC	2 UC
Ramification	Modalité	continue	rythmique	non ramifié
	Chronologie	immédiate	différée	—
	Élagage	pérenne	élagage à long terme	élagage avec les A2
Symétrie		radiale	bilatérale	bilatérale
Phyllotaxie		spiralee (2/5)	distique	distique
Floraison	Modalité	non florifère	non florifère	florifère
	Localisation	—	—	inflorescences latérales
Réitération	Modalité	totale	partielle	non réitéré
	Chronologie	différée	immédiate	—
	Localisation	latérale	subterminale	—
	Origine	à partir de bourgeons latents	à partir d'axes en croissance	—
Nature		Tronc	Branches	Rameaux courts

Ils sont à direction de croissance horizontale et leur phyllotaxie est alterne distique. Ils portent de petites inflorescences axillaires lorsque l'arbre atteint sa maturité reproductrice. Ces rameaux se développent à partir de bourgeons latents, restés au repos durant 2 à 3 ans (ramification différée).

Cette architecture à 3 catégories d'axes correspond à "l'unité architecturale" de *Laetia procera* (tableau I, ci-dessus). Aucune autre catégorie n'apparaîtra durant l'ontogenèse. Au sein de l'unité architecturale, la disposition des catégories est rigoureuse. Au centre du système ramifié se trouve un axe unique, pérenne et multi-fonctionnel : il assure la cohésion mécanique de l'organisme, le transfert des informations et des nutriments entre les différentes parties de la plante et accumule des réserves. À la périphérie de l'unité architecturale, les rameaux (A3) sont nombreux, mais à courte durée de vie et aux fonctions très spécialisées : l'assimilation photosynthétique et la reproduction. Les axes de type A2 ont des propriétés intermédiaires.

- *Développement des branches par réitération partielle*

Stade 3. Ce stade (figure 1C, p. 160) s'observe chez des arbres qui mesurent entre 7 et 15 mètres. Ils possèdent un tronc grêle et élevé qui porte dans son tiers supérieur une couronne ogivale. Dans sa partie haute, celle-ci est constituée de branches simples (A2 + A3) semblables en tout point à celles précédemment décrites. En revanche, dans sa partie basse, les branches rencontrées, éparses, montrent de grandes fourches pendantes fortement lignifiées (figure 1C'). Les éléments constituant ces fourches ont la même organisation. Ils comportent deux types d'axes : l'axe A_n est horizontal à phyllotaxie distique, à croissance rythmique indéfinie et à ramification rythmique. Les axes A_{n+1} , nés d'un bourgeon latent, ont une direction de croissance horizontale et leur phyllotaxie est distique. Ils portent des inflorescences latérales. Leur durée de vie est courte.

En d'autres termes, ces systèmes ramifiés sont identiques aux branches A2 + A3 de l'unité architecturale bien qu'ils soient portés à un ordre de ramification supérieur. Leur expression est le fruit d'une duplication (réitération) spontanée de la branche au cours de son développement. Cette réitération ne répliquant qu'une partie de l'unité architecturale, elle est appelée "réitération partielle". Les grandes branches fourchues de *Laetia procera* sont donc des ensembles de "complexes réitérés" partiels ; ils dérivent les uns des autres par ramification médiane à subterminale de l'axe porteur.

- *Construction de la couronne par réitération totale différée*

Stade 4. Les arbres mesurant une vingtaine de mètres ont une structure bien différente des stades précédents. Le tronc est légèrement incurvé dans sa partie terminale. La cime, allongée sur environ la moitié de la hauteur de l'arbre, est hétérogène et ouverte. Dans sa partie terminale, elle est formée de branches à direction de croissance horizontale simples ou fourchues semblables à celles observées au stade précédent. Plus bas en revanche, elle est constituée d'axes verticaux portés par le tronc et munis de branches horizontales-obliques (figure 1D, p. 160). Ces axes à direction de croissance verticale sont issus de bourgeons latents surnuméraires portés par l'axe A1, bourgeons dont la présence a été signalée précédemment (cf. stade 1). Leur phyllotaxie est spiralée et leur ramification est continue et immédiate. Leurs branches sont horizontales à phyllotaxie distique, à croissance et ramification rythmiques. Elles portent des rameaux à développement différé, à direction de croissance horizontale, distiques et à entre-nœuds courts ; leur durée de vie est brève et ils portent des inflorescences latérales. Ces systèmes ramifiés ont donc une architecture identique à celle de l'arbre jeune décrit au stade 2. Ils sont issus d'une "réitération totale" conduisant à la duplication de la totalité de l'unité architecturale.

Les réitérats totaux (ou complexes réitérés totaux) ainsi formés ont une durée de vie relativement courte et ne restent pas longtemps en place. Après quelques années, ils laissent juste une grosse cicatrice sur le tronc, seule trace de leur ancienne insertion. Deux ou trois d'entre eux, parfois un peu plus, peuvent cependant se maintenir (figure 1E, p. 160). Ce sont en général les derniers parus, ceux situés notamment au-dessus de la canopée. La croissance de ces réitérats est comparable à celle du tronc et, comme lui, ils présentent une partie terminale incurvée. Ils constituent les premières branches maîtresses pérennes de l'arbre.

Stade 5. L'arbre adulte présente un tronc vertical sur les deux tiers de sa longueur et incurvé dans sa partie terminale. Son extrémité est morte et souvent brisée. La cime est formée de branches maîtresses (= complexes réitérés totaux) qui dérivent les unes des autres par réitération (figure 1F, p. 160). La pérennité de ces branches maîtresses tient au fait qu'elles correspondent, d'un point de vue structurel, à des troncs et non aux branches qui, chez cette plante, s'élaguent à moyen terme. On peut ainsi compter jusqu'à 5 ordres de réitérats totaux. Les plus récents ont une physionomie très reconnaissable avec leur "tronc" vertical et leurs branches à

2 ordres d'axes à direction de croissance horizontale. Ils ont une architecture identique à l'arbre jeune à deux différences quantitatives près : les entre-nœuds de ces "troncs" sont courts de sorte que les branches sont très resserrées ; les branches portent peu de réitérats partiels.

- *Le vieillissement de la couronne par réduction des complexes réitérés*

Au cours du vieillissement de l'arbre, on peut assister à une régression de son architecture avec notamment la formation de réitérats totaux tardifs à la base des branches maîtresses (figure 1F, p. 160). Ils préfigurent un processus de dégénérescence de la cime originelle qui accompagne fréquemment la sénescence de l'arbre.

En résumé, *Laetia procera* est une plante conforme au modèle architectural de Roux (tronc monopodial à direction de croissance verticale, ramification continue, branche à direction de croissance horizontale, sexualité latérale). Son édification se fait en trois phases principales : la mise en place de l'unité architecturale à 3 catégories d'axes, la réitération partielle (développement de branches avec fourches), et la réitération totale (mise en place de la couronne). En regard de ces modalités de croissance, de ramification et de réitération, cette plante peut se décomposer en 5 niveaux d'organisation (Barthélémy, 1991) : l'arbre entier (réitéré), l'unité architecturale, l'axe, l'unité de croissance et le phytomère.

L'exemple de l'Angélique

Construction de la couronne par réitération totale immédiate

L'Angélique est une espèce de canopée. Son aire de répartition comprend tout le bassin amazonien et les trois Guyanes. Cet arbre peut atteindre 40 mètres de hauteur et plus d'un mètre de diamètre. En Guyane française, l'Angélique figure parmi les essences les plus exploitées et son bois est un matériau de choix pour les charpentes, escaliers, parquets, ébénisterie, déroulage... La séquence de développement architectural de cette espèce a été étudiée par Drénou (1988, 1994), et certains aspects quantitatifs ont été étudiés par la suite par Leroy (2000), Caraglio *et al.* (2000) et Nicolini *et al.* (2003).

- *Édification de l'unité architecturale*

Stade 1. À la germination, la plantule est constituée d'un axe vertical non ramifié portant 2 cotylédons et 2 feuilles simples opposées-décussées (figure 2, A1, p. 164). Ces dernières, situées au sommet de l'axe, enserrant un méristème terminal entrant en activité quelques semaines plus tard et présentant un fonctionnement rythmique (formation d'unités de croissance). Les feuilles, disposées selon un arrangement alterne spiralé, évoluent progressivement d'une forme simple à une forme composée portant 3, 5 puis 7 folioles. Parallèlement, le nombre de nœuds par unité de croissance et la longueur des entre-nœuds augmentent progressivement (figure 2, A1 à A2, B1 à B2). Durant plusieurs années, la plante croît sans se ramifier. Le méristème terminal de l'axe principal se nécrose parfois et la continuité du développement est assurée par un bourgeon latéral qui assure la fonction de relais (développement défini et sympodial). La portion de tige ainsi mise en place entre deux mortalités apicales est appelée "module".

Stade 2. En forêt, l'expression des premières branches a lieu généralement lorsque l'Angélique atteint une hauteur de deux à trois mètres (figure 2, A3). La ramification est acrotone et différée. Les unités de croissance de l'axe principal sont constituées de 3 à 4 nœuds associés à des entre-nœuds d'environ 6 cm (figure 2, B3). Ces premières branches sont peu développées, non ramifiées avec une direction de croissance horizontale et un développement monopodial.

Au stade de l'unité architecturale, l'Angélique est constituée de 3 catégories d'axes. Le tronc (axe A1) est constitué d'unités de croissance composées de 4 à 6 nœuds associés à des entre-

FIGURE 2A SÉQUENCE DE DÉVELOPPEMENT ET STADES CLEFS DE L'ANGÉLIQUE

(1) stade de la plantule, (2) jeune arbre non ramifié, (3) apparition des premières branches, (4) expression de la réitération séquentielle immédiate, (5) stade adulte réitéré

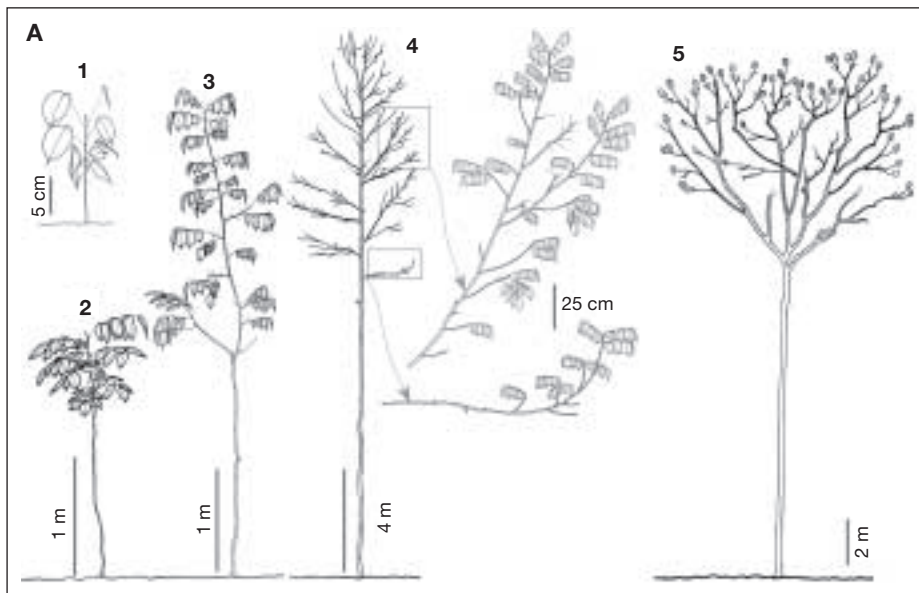
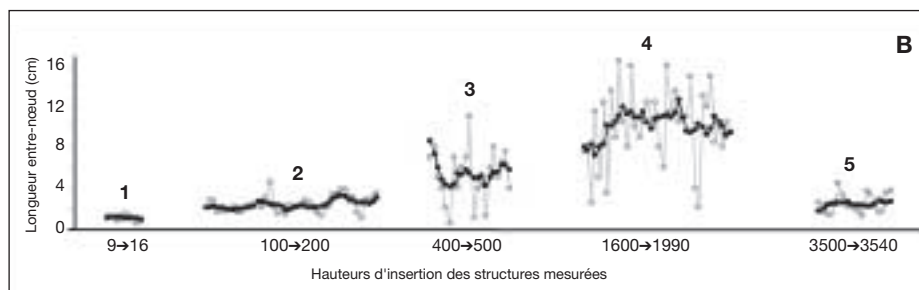


FIGURE 2B ÉVOLUTION DE LA LONGUEUR DES ENTRE-NŒUDS en fonction de leur rang sur l'axe principal pour différentes hauteurs (correspondant à des individus représentatifs de stades de développement variés)



nœuds de 7 à 9 cm. Les branches (axes A2) sont horizontales à leur insertion et se redressent vers leur extrémité. Elles sont ramifiées et portent des rameaux (axes A3) non ramifiés et à développement réduit.

- *Construction de la couronne par réitération totale immédiate*

Stade 3. L'arbre, haut d'une vingtaine de mètres, a son sommet proche de la canopée (figure 2, A4). Les structures ramifiées situées à la base du houppier sont similaires aux A2 décrits précédemment (direction de croissance horizontale et portant des rameaux non ramifiés). Par contre, les branches situées dans la partie médiane du houppier sont plus développées et très redressées. Leur développement est monopodial à la base puis devient sympodial vers les parties les plus distales. Elles sont ramifiées et portent des rameaux vigoureux qui ont la même structure

que les branches portées à la base du houppier. Vers le sommet du houppier, les branches ont une structure semblable à l'axe principal et forment ainsi des fourches. À partir de ce stade, la cime de l'arbre s'arrondit et son houppier, jusqu'à présent hiérarchisé autour de l'axe principal, se structure autour des nombreuses branches maîtresses par duplication de son architecture.

Cette évolution graduelle et continue de la ramification traduit la lente "métamorphose" de la plante, phénomène au terme duquel l'Angélique sort de son architecture élémentaire pour entrer dans un mode d'organisation plus complexe, celui de l'architecture réitérée (figure 2, A5, p. 164). La duplication est qualifiée de "réitération immédiate" (au contraire de la réitération différée observée chez le *Laetia*) et s'effectue de manière progressive, à partir du méristème terminal d'un axe déjà existant et fonctionnel, dans la continuité de la phase de développement élémentaire. Elle est "totale" lorsqu'une branche haute duplique la structure de l'axe principal, et "partielle" lorsqu'un A₃ porté par une branche médiane duplique la structure d'une branche de la base du houppier. Cette phase qui correspond au début de la formation de la couronne est accompagnée d'une diminution des accroissements de l'ensemble des axes principaux du houppier (figure 2, B5, p. 164), d'un appauvrissement de leur ramification, et de l'apparition de la floraison qui perdurera tout au long de la vie de l'arbre. Ce sont les rameaux d'ordre ultime, axes monopodiaux à phyllotaxie spiro-distique et portés à la périphérie de la couronne, qui portent la sexualité terminale.

Par conséquent, l'Angélique est intermédiaire entre le modèle architectural de Rauh et celui de Scarrone (axes à direction de croissance verticale, à développement sympodial, ramification rythmique, sexualité terminale). L'édification de sa couronne se fait au cours d'une métamorphose architecturale dont la réitération totale immédiate est le moteur. Cette plante peut se décomposer en 6 niveaux d'organisation : l'arbre entier (réitéré), l'unité architecturale, l'axe, le module, l'unité de croissance, le phytomère.

Conclusion

Ces deux exemples couplés à d'autres travaux montrent que le développement architectural d'une plante est jalonné par une succession de phases qui traduisent une modification dans l'expression du fonctionnement des méristèmes au cours de l'ontogénie (voir synthèse Hallé *et al.*, 1978 ; Barthélémy *et al.*, 1997). Le développement d'une plante correspond ainsi à une séquence précise et ordonnée de différenciations, au cours de laquelle la répétition d'entités élémentaires homologues s'accompagne d'une évolution coordonnée de leurs caractéristiques morphologiques s'exprimant sous forme de gradients au niveau de la plante entière. Au cours de cette séquence de différenciation, des stades clefs peuvent être identifiés : ils correspondent le plus souvent à un degré de complexité de la structure de la plante ou à l'apparition de certains événements comme la floraison plus qu'à des dimensions globales comme la hauteur ou le diamètre basal.

DYNAMIQUE DE CROISSANCE D'UNE PLANTE, MESURES RÉTROSPECTIVES, ET INTÉGRATION AU NIVEAU DU PEUPEMENT

Les forêts hétérogènes sont des milieux complexes présentant une grande diversité spécifique (jusqu'à 300 espèces d'arbres par hectare ; Sabatier, 2001). Leur gestion passe par la compréhension de leur organisation et de leur dynamique ainsi que par l'identification des mécanismes responsables de leur biodiversité. L'étude d'un écosystème forestier ne peut pas se satisfaire d'approches basées sur une échelle unique d'observation. La difficulté réside alors dans le fait d'intégrer les observations de différentes natures (approche pluridisciplinaire) recueillies à différentes échelles. Les différentes stratégies d'occupation de l'espace sont directement liées à l'ac-

quisition des ressources et, en retour, les ressources disponibles influent directement sur les possibilités qu'a l'arbre pour se développer et étendre sa structure.

En forêt hétérogène, rares sont les arbres qui présentent un développement régulier. Dans la majorité des cas, les arbres du sous-bois forestier, soumis au jeu du renouvellement incessant du couvert (chablis, volis et morts sur pied) qui module les conditions environnementales, ont une expansion ponctuée de ruptures (axes cassés), de ralentissements (arbres sous le couvert ne possédant pas suffisamment de lumière pour leur développement) ou bien d'accélération (arbres bénéficiant de toutes les conditions requises pour leur croissance) de leur dynamique de développement (figure 3, ci-dessous ; Hallé *et al.*, 1978). En comparaison avec les forêts gérées en milieux tempérés, cette hétérogénéité spatiale et temporelle de la structure forestière associée à l'absence fréquente de marqueurs morphologiques ou anatomiques temporels implique une approche architecturale différente pour caractériser le développement des arbres du peuplement.

FIGURE 3 **REPRÉSENTATION SCHEMATIQUE DES DIFFÉRENTES PHASES PLAUSIBLES DE LA VIE D'UN ARBRE EN FORÊT**
(d'après Hallé *et al.*, 1978)

Cette séquence de développement peut être ponctuée de ruptures, de ralentissements ou bien d'accélération.



Dynamique de croissance d'une plante et mesures rétrospectives

Chez les arbres poussant en région tempérée, le fonctionnement des méristèmes, synchronisé par les pauses hivernales forcées, aboutit chaque année à la mise en place d'une pousse sur l'ensemble des axes de l'arbre. À cette régularité temporelle se superpose, dans la majorité des cas, une régularité spatiale et l'observation de marqueurs morphologiques ou macro-anatomiques (cicatrices de cataphylles, variation du diamètre de la moelle, présence de cernes de croissance annuels... ; Edelin, 1993 ; Caraglio et Barthélémy, 1997 ; Heuret *et al.*, 2000) permet généralement de localiser *a posteriori* les arrêts de croissance annuels des années passées sur les axes. Cette référence temporelle permet d'estimer rétrospectivement l'âge d'un axe et d'avoir une idée précise de l'évolution de la forme de la plante. Elle permet également de quantifier les caracté-

ristiques des pousses annuelles et de les comparer selon leur position dans l'individu ou bien à celles formées par d'autres individus du peuplement.

En forêt tropicale humide, les plantes peuvent se développer suivant des schémas plus diversifiés qui posent de nombreux problèmes et limitations à la reconstitution *a posteriori* de la croissance d'un individu dans le temps. En Guyane, les différents travaux menés en phénologie ont permis de caractériser une grande diversité des mode et rythme de développement. Nous citerons ici quelques exemples issus des travaux de Comte (1993) et Loubry (1994) :

— Certaines plantes présentent parfois des arrêts de croissance complets ou bien des ralentissements de croissance sans véritable arrêt, si bien qu'il existe un réel gradient entre la croissance rythmique et la croissance continue.

— Lorsque la croissance est rythmique, les alternances de phases d'allongement et de phase de repos peuvent s'effectuer de façon périodique ou bien sans aucune régularité temporelle. Par exemple, *Astrocaryum sciophilum* (Miq.) Pulle (*Arecaceae*), petit palmier de sous-bois, présente la particularité de mettre en place une seule feuille par an (Sabatier, 2001). Chez des individus semenciers de *Ryana speciosa* var. *subuliflora* (Sandwith) Monachin (*Flacourtiaceae*), deux vagues d'allongement s'effectuent de façon régulière chaque année uniquement en mars et en juin. Chez *Lacistema aggregatum* (Berg.) Rusby (*Lacistemataceae*), 120 ± 20 jours séparent avec constance deux vagues successives de croissance quels que soient l'axe et le stade de l'individu considéré. À l'opposé, sur l'axe principal de jeunes *Virola michelii* Heckel (*Myristicaceae*), deux vagues de croissance peuvent être séparées par un laps de temps très variable de 265 à 400 jours.

— Au niveau de l'individu, les axes peuvent s'allonger de manière synchrone ou bien chacun peut croître à un rythme qui lui est propre. Dans le premier cas, l'axe porté et son axe porteur au-dessus de son insertion forment le même nombre d'unités de croissance (± 1 UC près selon le caractère immédiat ou différé de la ramification) : chez *Lacistema aggregatum* ou *Ryana speciosa*, tous les axes s'allongent simultanément. En revanche, chez *Leandra rufescens* (DC) Cogn. (*Melastomaceae*), tous les axes s'allongent de manière rythmique, mais les allongements des différents axes sont asynchrones. Un synchronisme dans l'allongement des axes peut également se manifester ou non à l'échelle du peuplement.

— Enfin les différentes propriétés évoquées ci-dessus ne sont pas figées pour une espèce mais doivent être considérées pour des catégories d'axes ou bien des stades de développement donnés, des modifications de comportement pouvant intervenir au cours de l'ontogénie. Par exemple chez *Xylopiya cayennensis* Maas (*Annonaceae*), les rythmes d'allongement des axes A1, A2 ramifiés et A2 ou A3 feuillés ne sont pas synchrones entre eux, mais sont synchrones pour chaque ordre de ramification. Les jeunes individus de *Ryana speciosa* présentent une seule vague d'allongement par an tandis que l'arbre adulte en a deux. Chez *Eperua falcata* Aublet (*Caesalpinaceae*), le jeune plant possède des axes qui se mettent en place de manière asynchrone et sans aucune régularité temporelle marquée. À des stades plus avancés, l'allongement est parfaitement synchrone entre tous les axes, mais une irrégularité temporelle persiste.

En plus de cette diversité de fonctionnement, les marqueurs morphologiques ou macro-anatomiques de la croissance primaire ne sont pas toujours présents. Si certaines plantes à croissance rythmique présentent des marqueurs permettant d'identifier *a posteriori* les limites d'UC, d'autres plantes, comme *Lacistema aggregatum*, ne laissent aucune trace des arrêts de croissance qu'elles effectuent. Les mêmes remarques peuvent être émises pour la croissance secondaire : si la plupart des espèces ont un accroissement en diamètre rythmique et forment des cernes de bois successifs plus ou moins visibles, la périodicité de ces anneaux ne correspond pas forcément à un rythme annuel ou à une période de temps fixe. De plus, les cernes sont souvent absents ou peu marqués dans les phases juvéniles de croissance.

Ainsi, il apparaît que les plantes poussant sous les milieux tempérés sont généralement un cas particulier de ce que peut être la croissance d'une plante : leur croissance est souvent rythmique, périodique, synchrone à l'échelle de l'année pour l'ensemble des axes d'un individu ou d'un peuplement et présente bien souvent des marqueurs qui permettent de caractériser *a posteriori* la croissance de l'arbre. Dans les forêts tropicales humides, bien que l'on puisse décrire la topologie de la plante à une échelle plus ou moins fine selon les marqueurs de croissance disponibles, il est difficile d'y superposer une connotation temporelle à partir d'observations rétrospectives, ce qui est problématique lorsqu'on veut étudier la dynamique d'un peuplement. Un suivi de croissance est alors nécessaire. Cependant les mesures *a posteriori* couplées à des méthodes d'analyse statistiques ou de modélisation permettent dans certains cas de caractériser assez précisément les rythmes de développement d'une plante tropicale. Nous illustrerons ce point sur le *Cecropia obtusa* Trécul. (*Cecropiaceae*).

- *Le cas du Cecropia. Datation des houppiers*

Le genre *Cecropia* Loefl. regroupe une centaine d'espèces néotropicales (Berg, 1978) réparties du Sud du Mexique au Nord de l'Argentine ainsi qu'aux Antilles (Wheeler, 1942). Ce sont des arbres pionniers, à croissance rapide, qui colonisent en cohortes importantes les aires défrichées et les milieux ouverts à fort ensoleillement (Whitmore, 1989 ; Alvarez-Buylla et Martinez-Ramos, 1992).

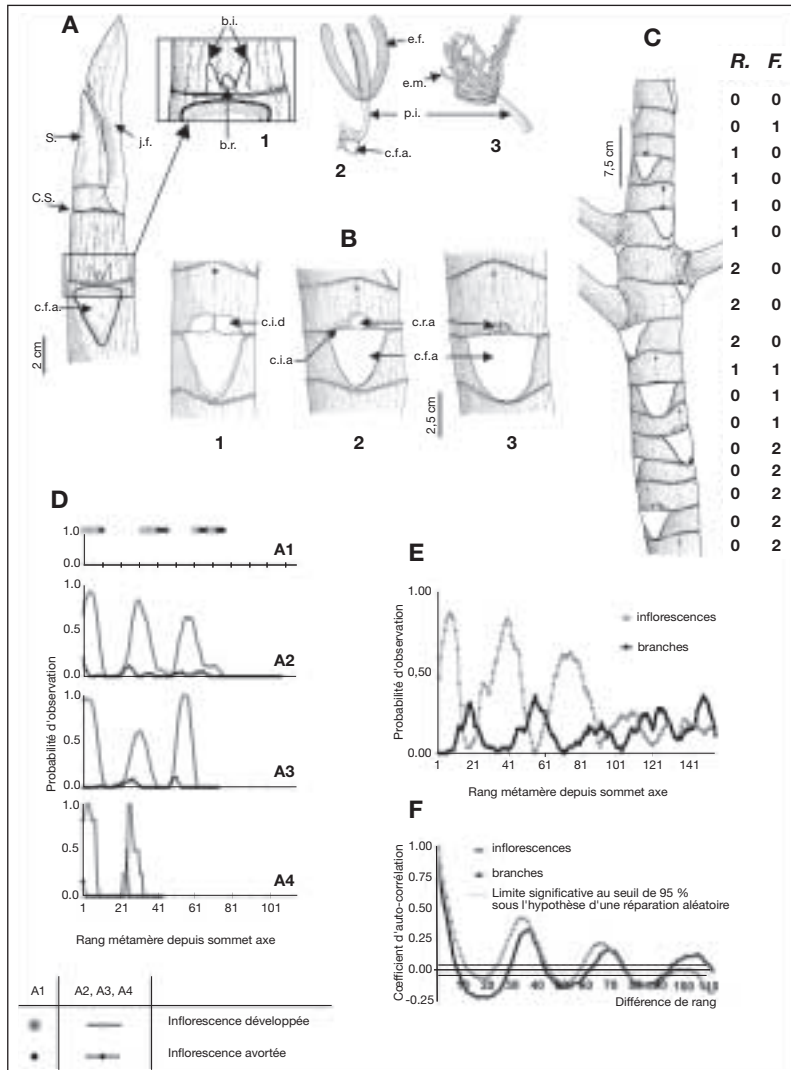
La possibilité d'estimer l'âge d'une population d'une espèce pionnière permet de dater la perturbation à l'origine de son installation, cette information étant nécessaire pour la compréhension de la dynamique forestière. Une étude récente (Heuret *et al.*, 2002) de la structure des représentants d'une espèce du genre, *Cecropia obtusa*, a montré que ce type d'information reste accessible rétrospectivement même en milieu tropical.

Cecropia obtusa présente une architecture très simple conforme au modèle de Rauh (Hallé *et al.*, 1978), tous les axes sont à direction de croissance verticale, monopodiaux et présentent des étages de branches bien marqués. Trois bourgeons sont présents à l'aisselle des feuilles (figure 4, A1, p. 169). Le bourgeon central est potentiellement à l'origine de la ramification. Les deux autres bourgeons, situés de part et d'autre, peuvent être à l'origine des inflorescences (figure 4, A2, A3, p. 169). Ces deux types de bourgeons peuvent rester latents ou bien donner respectivement des branches et des inflorescences, avortées ou développées, laissant des cicatrices caractéristiques (figure 4, B, p. 169). La description des axes de la couronne, sous forme de séquence de phytomères, où les différentes cicatrices visibles sont ordonnées en fonction du rang du nœud (figure 4, C, p. 169), a permis d'aboutir à certaines conclusions fondamentales ayant trait au mode de développement de cette espèce (Heuret, 2002) :

- Quel que soit l'axe considéré, son nombre de nœuds est très proche du nombre de nœuds de l'axe porteur au-dessus de son insertion. Cette corrélation tend à montrer que la mise en place de nouveaux nœuds s'effectue au même rythme sur l'ensemble des axes d'un individu. Ainsi, même en l'absence de données sur le rythme d'émission des nœuds, il est possible d'établir un lien entre topologie et rythme de croissance : 2 nœuds, appartenant à 2 axes différents sur un même arbre et ayant le même rang depuis le sommet de l'axe, sont susceptibles d'avoir été formés simultanément.

- Pour un individu donné, la considération de la probabilité de nœuds portant des branches et des inflorescences développées ou avortées selon le rang des phytomères depuis le sommet de l'axe révèle que branches et inflorescences se situent en alternance sur des zones précises et distinctes de rang identique quel que soit l'ordre de ramification (exemple floraison, figure 4, D, p. 169). Si l'on retient l'hypothèse qu'un nœud est formé en même temps sur tous les axes d'un arbre, la ramification et la floraison doivent affecter de manière synchrone tous les axes d'un arbre. Ces conclusions peuvent aussi être généralisées à l'échelle d'un même peuplement. Sur un

FIGURE 4 MORPHOLOGIE DE *CECROPIA OBTUSA* (d'après Heuret *et al.*, 2002)



Trois bourgeons sont présents à l'aisselle d'une cicatrice foliaire (A1) : le bourgeon central, à l'origine de la ramification et 2 autres, situés de part et d'autre, à l'origine des inflorescences mâles ou femelles, l'espèce étant dioïque (A2, inflorescence femelle ; A3, inflorescence mâle). Après abscission, les deux pédoncules inflorescentiels laissent 2 cicatrices identifiables *a posteriori* sur l'ensemble des parties de l'arbre. Certaines inflorescences sont abortives et tombent avant l'anthesis, laissant des cicatrices de petite taille (B1), différentes des cicatrices d'inflorescences totalement développées (B2). Les rameaux peuvent également avorter à un stade précoce : ils laissent de petites cicatrices circulaires (B3). Chaque axe a été décrit sous forme de séquences bivariées (C) : pour chaque nœud, il a été noté le type de production axillaire associé au bourgeon central et aux bourgeons inflorescentiels en retenant les modalités suivantes : (0) bourgeon non développé, (1) bourgeon avorté, (2) bourgeon développé ; (R. état du bourgeon à l'origine de la ramification, F. états des bourgeons à l'origine des inflorescences).

c.f.a. : cicatrice feuille axillante, s. : stipule, c.s. : cicatrice stipule, j.f. : jeune feuille, b.r. : bourgeon à l'origine des rameaux, b.i. : bourgeon à l'origine des inflorescences, p.i. : pédoncule inflorescentiel, e.f. : épi femelle, e.m. : épi mâle, c.r.a. : cicatrice rameau avorté, c.i.d. : cicatrice inflorescence développée, c.i.a. : cicatrice inflorescence avortée.

ensemble de troncs distincts décrits nœud à nœud depuis leur sommet, les branches et les inflorescences se situent toujours en alternance sur des zones situées à des rangs précis et cela sur plus d'une centaine de nœuds (figure 4, E, p. 169) : les processus de floraison et ramification se produisent en alternance et chacun affecte l'ensemble des arbres du peuplement en même temps.

— Les zones ramifiées ou fleuries sont régulièrement espacées (35 nœuds pour l'ensemble des arbres d'un peuplement, figure 4, F, p. 169). Lauri (1988) puis Belin-Depoux *et al.* (1997) estiment le plastochrone⁽²⁾ apparent entre 7 et 12 jours. L'émission d'un nouveau phytomère tous les 10 jours environ, de manière continue, correspond à la production de 36 nœuds au cours d'une année, ce qui coïncide avec la période observée entre 2 étages ramifiés chez *Cecropia obtusa*. D'autres travaux soulignant le caractère annuel de la floraison chez d'autres espèces du genre *Cecropia* (Fleming et Williams, 1990 ; Frankies *et al.*, 1974 ; Milton, 1991), le pas de temps annuel semble cohérent pour expliquer la rythmicité de la ramification et de la floraison chez *Cecropia obtusa*. Il est donc possible de dater précisément l'âge du houppier des arbres par simple comptage du nombre d'étages de branches.

Bien que les mesures soient effectuées *a posteriori*, ces résultats montrent que les régularités révélées dans les phénomènes de croissance, de ramification et de floraison peuvent permettre de préciser un pas de temps pertinent pour mieux comprendre ces phénomènes. Ces mesures rétrospectives pouvant s'effectuer sur une période relativement courte, elles permettent, conjointement aux analyses statistiques, de définir clairement une échelle de temps pertinente pour comprendre ou mieux caractériser les phénomènes sous-jacents aux organisations observées et ainsi d'optimiser des suivis de croissance souvent coûteux en temps. Cette approche expérimentale est directement dépendante de la possibilité de retrouver les cicatrices traduisant les différents événements botaniques, celles-ci s'estompant plus ou moins vite avec le temps.

Intégration du stade de développement de la plante à l'échelle du peuplement

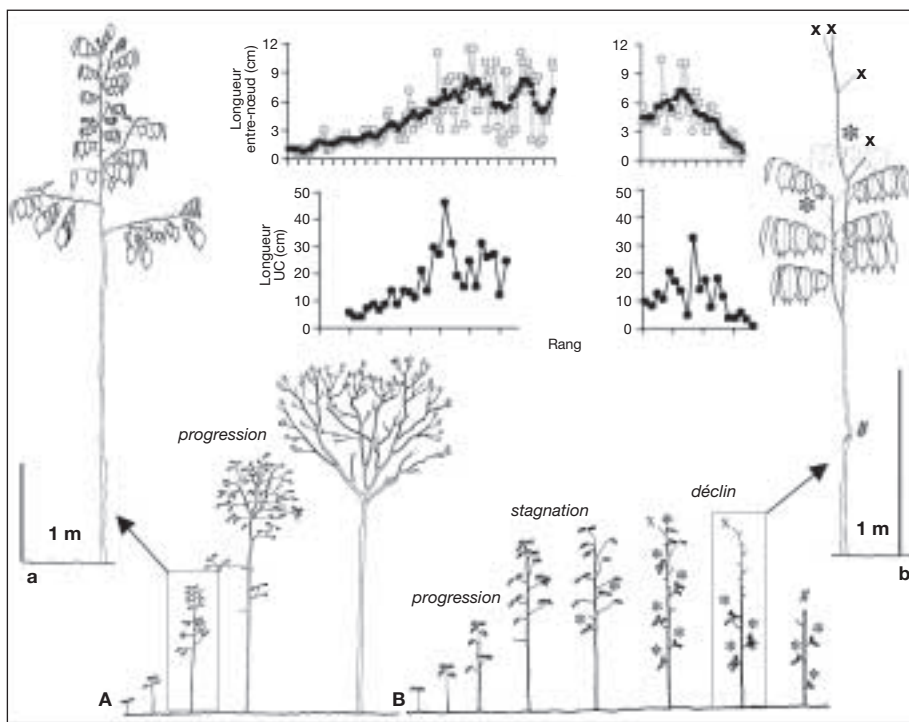
Si certaines espèces tropicales se prêtent bien à cet exercice de reconstruction d'une dynamique à partir d'un objet statique, ce n'est pas le cas d'un très grand nombre d'espèces, obligeant à rechercher d'autres voies d'accès à la dynamique du peuplement. Au sein du couvert forestier, cette quantification de l'architecture s'effectue d'une manière bien moins exhaustive puisqu'il est difficile de trouver un grand nombre d'individus de stade identique et dont le milieu dans lequel ils ont poussé soit resté homogène et comparable depuis leur établissement. Chaque arbre a une histoire qui lui est propre et qui peut être très différente de celle de son voisin immédiat. L'arbre, en tant qu'individu, prend une importance toute particulière au sein du peuplement. L'approche utilisée pour le décrire fait appel à l'observation simultanée de critères appartenant à des niveaux très différents (phytomère, axe, individu entier). L'objectif est en effet de vérifier s'il est envisageable, par le seul examen de la structure d'un individu, d'évaluer ses potentialités et son devenir à court et moyen terme. Leroy (2000) et Nicolini *et al.* (2003), au terme de la description d'un grand nombre d'individus de hauteurs et d'architectures différentes, parviennent à associer structure de l'arbre et dynamique de croissance de l'individu.

L'appréciation de l'état de développement d'une plante passe par l'étude de la structure et de la croissance des représentants de son espèce et de leurs capacités à s'adapter et à réagir face à des changements du milieu. Cette analyse architecturale exhaustive des individus d'une espèce et la reconstitution, *a posteriori*, de la croissance de chacun donnent lieu à la caractérisation de différents scénarios possibles de développement (figure 5, p. 171).

(2) Plastochrone : temps qui sépare l'apparition de deux feuilles successives.

FIGURE 5 DYNAMIQUE DE CROISSANCE DE L'ANGÉLIQUE

(A) Au cours de la séquence optimale de développement, l'arbre présenté en (a) ne présente pas de cassure majeure de son axe principal, il est ramifié mais ne présente pas de gourmand et 3 catégories d'axes sont différenciées. (B) Scénario d'individus ayant présenté une première phase de développement conforme à la séquence optimale, puis qui, après une phase de stagnation, montrent une phase de régression. L'arbre en (b) présente une partie sommitale morte et a régénéré sa couronne par réitération différée (présence de gourmands). Deux catégories d'axes sont différenciées. La longueur des unités de croissance et des entre-nœuds constituant l'axe principal de l'arbre en (b) diminue progressivement de la base vers l'apex de l'axe où elle devient presque nulle, ceci traduisant la faible vigueur de l'individu.



C'est cette première étape qui permet de déterminer les éléments architecturaux simples résumant le mieux la structure d'un individu et traduisant de manière efficace son état de croissance à un moment donné de sa vie. Pour n'en citer que quelques-uns, les critères qui ressortent comme les plus pertinents sont :

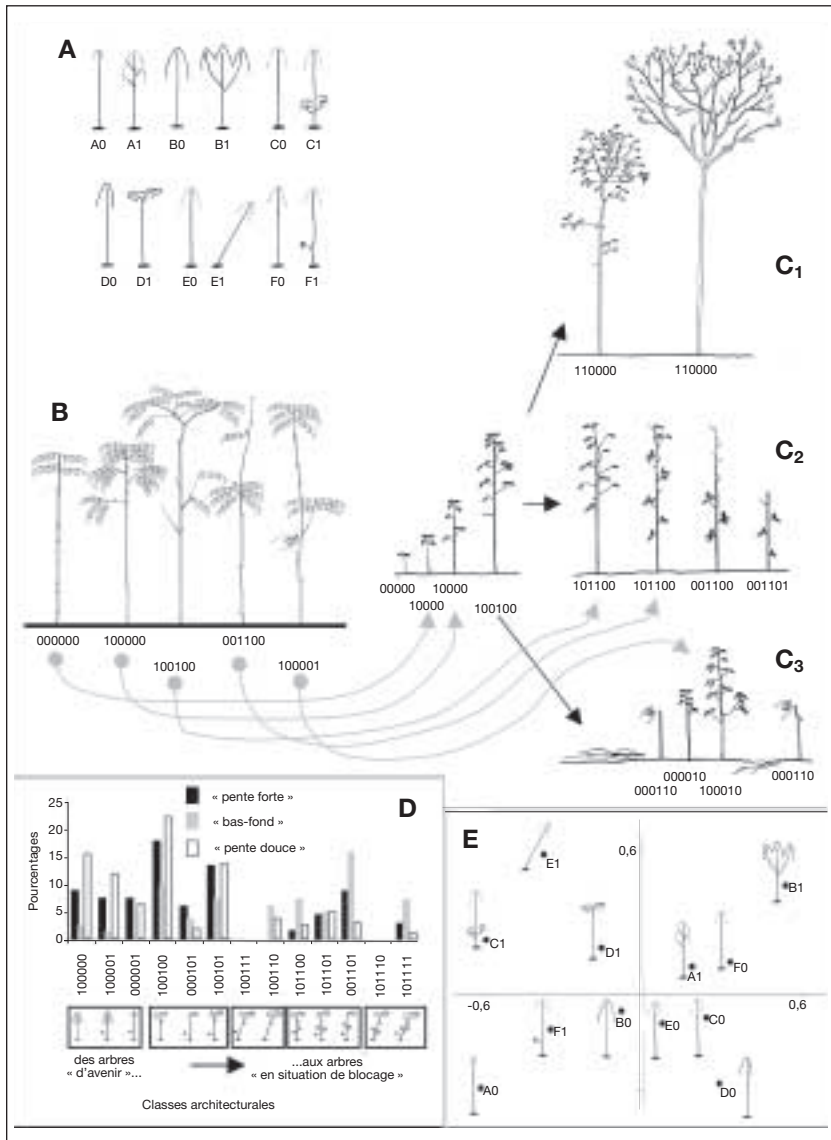
- la capacité ou non de la plante à former des rameaux séquentiels,
- la présence ou non de complexes réitérés séquentiels totaux,
- la présence ou non de complexes réitérés tardifs sur l'axe principal (rameau épïcormique),
- la structure de la "flèche" de l'arbre,
- l'inclinaison de l'arbre,
- et la présence ou non de traumatismes importants sur le tronc (figure 6, A, p. 172).

Ainsi, chaque individu peut être caractérisé par l'une ou l'autre des deux modalités de chaque descripteur retenu.

À chaque individu est attribué une étiquette résultant de la combinaison de chacune des modalités (100010, 001011, ..., figure 6, B, p. 172) : par exemple, les arbres ayant le label "100010"

FIGURE 6 CRITÈRES CARACTÉRISTIQUES DE L'ÉTAT DE VIGUEUR D'INDIVIDU

(A) Critères utilisés pour caractériser l'état architectural d'un individu pour l'Angélique : (A) : absence (0) ou présence (1) de rameaux ; (B) : absence (0) ou présence (1) de complexes réitérés totaux ; (C) : absence (0) ou présence (1) de rameaux tardifs (gourmands) ; (D) : (0) flèche sommitale verticale ou (1) flèche sommitale tabulaire ; (E) : arbre droit (0) ou penché (1) ; (F) : absence (0) ou présence (1) de traumatismes importants sur le tronc. (B) Utilisation de ces critères pour classer différentes formes d'arbres et positionnement dans différents schémas de développement : (C1) séquence optimale de développement ; (C2) stagnation puis régression due à un couvert trop fermé ; (C3) alternance entre des phases d'extension et de régression dues à l'attaque d'un longicorne sur trois stations différentes et pour toutes espèces confondues. (D) Fréquence des combinaisons des différents indicateurs architecturaux pour les arbres situés en station de pente douce, de pente forte et de bas-fond. (E) Analyse en composante principale (ACP) des différentes variables relatives à l'état architectural de l'arbre. Axe 1 (horizontal) : arbre en expansion suivant la séquence optimale de développement.



portent des branches séquentielles (1****, figure 6, A-A₁) sont constitués d'un houppier sans complexe réitéré total (*o****, figure 6, A-B₀), ne portent pas de rameau épécormique sur leur axe principal (**o****, figure 6, A-C₀), ont une flèche sommitale verticale (**o***, figure 6, A-D₀), sont obliques (****1*, figure 6, A-E₁) et ne présentent pas d'ancien traumatisme remarquable sur leur tronc (****o, figure 6, A-F₀). Un grand nombre de combinaisons (64) est possible, donnant de la souplesse à la méthode. À partir de là, il est possible de replacer chaque individu au sein d'un scénario de développement donné (flèche de B vers C).

L'application de cette méthode de description architecturale allégée à un grand nombre d'individus et d'espèces permet d'étudier les relations existant entre les différents descripteurs structuraux utilisés (figure 6, E, p. 172). Elle permet aussi, par la constitution d'un spectre des architectures restituant la fréquence de chaque type architectural observé (figure 6, D, p. 172), d'apprécier l'état structural d'un ensemble d'arbres, de fournir une idée générale de l'état "physiologique" du groupe, mais aussi de comparer différents peuplements forestiers ou d'établir un diagnostic sylvicole.

PERSPECTIVES

Les travaux en architecture végétale se poursuivent en Guyane dans un souci d'intégration de l'information relative à la structure de l'arbre vers l'échelle du peuplement ou bien vers l'étude des relations entre structure et fonctionnement [exemple : les traits fonctionnels relatifs aux performances photosynthétiques à l'échelle de la feuille comme la vitesse maximale de carboxylation du RuBP par la Rubisco (V_{cmax})⁽³⁾, la vitesse maximale de transfert d'électrons (J_{max}), l'allocation relative de l'azote foliaire aux différentes fonctions de la photosynthèse...]. Des premiers travaux (Roggy *et al.*, soumis) menés en ce sens ont montré, sur l'Angélique, qu'il est possible d'associer des marqueurs fonctionnels aux marqueurs architecturaux caractéristiques d'un stade de développement donné dans chacun des milieux étudiés. Ces premiers résultats mettent en évidence de façon très nette que la définition des différents stades de développement identifiés par l'analyse architecturale est pertinente : la variabilité intra-stade observée au niveau des marqueurs fonctionnels est très faible et il existe des différences significatives entre stades de développement. Ces stades ne se superposent pas aux classements dendrométriques habituels. Par ailleurs, la succession des stades peut marquer l'évolution du fonctionnement au cours de la croissance : pour l'Angélique, le "recrutement" de l'espèce se fait à un stade architectural donné en fonction du milieu correspondant à l'installation de l'espèce dans sa niche écologique vis-à-vis de sa nutrition azotée.

En ce qui concerne les critères utilisables pour caractériser l'état architectural de la plante, ceux utilisés dans le cadre de l'Angélique ne seront pas forcément pertinents pour d'autres espèces. L'étude préalable de la séquence de développement d'espèces clefs aux comportements différents s'avère nécessaire afin d'avoir une approche architecturale par regroupement d'espèces⁽⁴⁾. Des travaux sont menés en ce sens sur le Wacapou (*Vouacapoua americana* Aubl., *Caesalpinia-ceae*) et le Grignon franc (*Sextonia rubra* (Mez) van der Werff, *Lauraceae*), espèces considérées comme tolérantes à l'ombre, ainsi que sur un Tachigali (*Tachigali melinoni* (Harms) Zarucchi & Herend., *Caesalpinia-ceae*) considéré comme hémi-tolérante.

L'enjeu de telles recherches est de mieux appréhender la variabilité des différents traits de fonctionnement des nombreuses espèces guyanaises afin de comprendre les mécanismes respon-

(3) Ribulose 1,5 biphosphate (RuBP) : molécule intervenant dans le cycle de Calvin au cours du processus de photosynthèse.

(4) Cf. article sur la biodiversité de L. Blanc *et al.*, dans ce numéro (p. 131).

sables du maintien de cette si grande biodiversité et les évolutions possibles en fonction des changements du milieu ou de l'exploitation forestière.

Patrick HEURET – Jean-Christophe ROGGY
UMR Écosystème des Forêts guyanaises (ECOFOG)
CIRAD-ENGREF-INRA
BP 709
F-97379 KOUROU CEDEX
(heuret@cirad.fr)
(roggy.j@cirad.fr)

Éric NICOLINI – Claude EDELIN
UMR Botanique et Bioinformatique
de l'Architecture des Plantes (AMAP)
CIRAD-CNRS-INRA-UNIVERSITÉ MONTPELLIER 2
TA40/PS2, boulevard de La Lironde
F-34398 MONTPELLIER CEDEX 5
(eric-andre.nicolini@cirad.fr)
(edelin@cirad.fr)

Remerciements

Le travail réalisé sur l'architecture de l'Angélique a été réalisé avec l'aide de Yves Caraglio et Céline Leroy dans le cadre du projet "régénération" GIP-ECOFOR 99-09 coordonné par le Cirad-Forêt. Les résultats sur la variabilité des formes d'arbres au sein du peuplement sont issus du projet Silvolab "AME" mené avec les collaborations de Yves Caraglio, Daniel Sabatier, Jean-François Molino et Raphaël Pélissier. Les auteurs remercient Yves Caraglio et Xavier Morvan pour leur relecture critique du manuscrit.

GLOSSAIRE

Acrotonie : L'acrotonie est définie par Troll (1937) comme le développement préférentiel des rameaux placés au sommet de la tige porteuse, celle-ci restant toutefois la plus développée. Selon que le système est monopodial ou sympodial, c'est-à-dire que l'axe porteur est à croissance "indéfinie" ou "définie", Rauh (1939) puis Champagnat (1947) distinguent respectivement une **acrotonie primaire** et une **acrotonie secondaire**. Bell (1991) envisage la ramification acrotonie ("acrotonic branching") comme étant le développement des rameaux les plus distaux d'une tige porteuse sans que celle-ci soit obligatoirement la plus développée.

Allongement : L'allongement d'une tige est la manifestation directement observable de la croissance primaire. Il est essentiellement le résultat d'un allongement cellulaire qui prend naissance un peu en arrière du dôme apical, d'où le qualificatif de "subapical growth" employé par Hackett (1985). D'anciens auteurs, faisant allusion à une croissance qui éloignait les différentes pièces élaborées par la croissance terminale, parlaient de croissance intercalaire (Sachs, 1874). Cette expression a été conservée par Rivals (1966) et Kozłowski ("intercalary growth", 1971). Ce phénomène, qui concerne essentiellement l'étirement des entre-nœuds, est encore appelé croissance internodale (Van Tieghem, 1884 ; Rivals, 1966).

Croissance : Lorsque le méristème terminal d'un axe feuillé se transforme à un moment de sa vie en une structure incapable de poursuivre un fonctionnement végétatif ultérieur (fleur, inflorescence, épine, vrille, tissu parenchymateux,...) ou lorsqu'il meurt (seul, avec l'ensemble des pièces du bourgeon ou avec la portion distale de l'axe qui le porte), on parle de **croissance définie** ("definite extension" ; Bell, 1991). Si le méristème terminal garde la potentialité de fonctionner indéfiniment, on parle de **croissance indéfinie** ("indefinite extension" ; Bell, 1991). Impliquant une idée de durée potentielle du fonctionnement d'un méristème, ce qualificatif d'indéfinie est un abus de langage justifié par la nécessité d'opposer ce cas à la croissance définie (Guinochet, 1965). Dans la pratique, il n'est pas toujours facile de trancher entre ces deux expressions dont la qualification, se référant à une durée relative, est soumise dans une large mesure à la subjectivité de l'observateur. Hallé *et al.* (1978) distinguent :

- des axes qui ne présentent pas de périodicité d'allongement endogène marquée et qui sont dits à **croissance continue** ("continuous growth"),
- des axes qui montrent une périodicité d'allongement endogène marquée et qui sont dits à **croissance rythmique** ("rhythmic growth").

Méristème : Le méristème est l'ensemble des cellules situées à l'extrémité d'un axe qui par leur aptitude à se diviser génère les différentes parties du végétal (feuille, tige, racine, organe de reproduction). Chez l'em-

bryon, des cellules perdent leur aptitude à se diviser pour se spécialiser dans certaines fonctions, c'est le phénomène de différenciation tandis que d'autres conservent cette faculté de division, elles restent totipotentes et forment les tissus méristématiques caulinaires et racinaires.

Modèle architectural : La typologie des modèles architecturaux repose sur l'observation de quatre groupes principaux de caractères morphologiques : la croissance (rythmique ou continue), la ramification (absence ou présence, monopodiale ou sympodiale, rythmique, continue ou diffuse), la direction de croissance des axes et la position de la sexualité. Chaque modèle correspond à une combinaison particulière de ces caractères architecturaux : jusqu'à maintenant, 23 modèles ont été décrits pour l'ensemble du règne végétal (Hallé *et al.*, 1978).

Monopode : Dans la ramification **monopodiale** (Emberger, 1960) ou **monopodique** (Sachs, 1874), les rameaux latéraux se développent sans qu'il y ait arrêt définitif du fonctionnement du méristème de la tige principale : l'ensemble ramifié qui en découle est qualifié de **monopode**.

Phyllotaxie : Disposition des organes foliaires le long d'un axe. Lorsqu'une seule feuille est portée à chaque nœud, la phyllotaxie est qualifiée d'**alterne**. Dans ce cas, si les feuilles successives sont positionnées dans un même plan et qu'elles forment deux à deux un angle de 180°, la phyllotaxie est qualifiée d'**alterne distique**. À l'inverse, si les feuilles sont disposées dans plusieurs directions autour de l'axe selon une spire virtuelle unique, la phyllotaxie est qualifiée d'**alterne spiralée**. Lorsque plusieurs feuilles sont insérées à un même nœud, la phyllotaxie est qualifiée de **verticillée**. Un cas particulier de la phyllotaxie verticillée est la phyllotaxie **opposée** où deux feuilles sont insérées à un même nœud.

Phytomère : Ensemble formé par le nœud associé à la (aux) feuille(s), sa (ses) production(s) axillaire(s) et son entre-nœud sous-jacent.

Ramification : Pour Bugnon (1980), la ramification est « ... *le fait qu'une unité morphologique du corps [du végétal] donne naissance à une ou plusieurs unités nouvelles de même nature fondamentale qu'elle-même. En principe, l'unité génératrice et les unités apparues restent associées en un ensemble dit système ramifié* ». Si cette définition a le mérite d'éviter toute confusion entre la ramification (le processus) et le résultat de ce processus (le rameau ou le système ramifié), elle présente, en outre, l'avantage d'attirer notre attention sur la nécessité, pour décrire un système ramifié, de distinguer l'« *unité génératrice* » des « *unités apparues* ». La nécessité pour ces deux types d'entités d'être de même nature permet de faire une distinction nette entre la croissance d'un axe feuillé (ou élaboration de nouveaux phytomères par un méristème apical) et la ramification caulinaire qui correspond à la production d'un axe feuillé à partir d'un autre.

Le moment de développement d'un rameau latéral est qualifié de **différé** ou d'**immédiat**, selon le fait qu'il fait respectivement suite ou non à une phase de repos après l'initiation du méristème latéral par le méristème terminal.

Quand tous les méristèmes axillaires d'une tige donnent naissance à un rameau, la ramification est dite **continue** ; quand les rameaux sont regroupés en étages distincts, la ramification est qualifiée de **rythmique** ; enfin, lorsque la disposition des rameaux est différente des deux cas précédents, la ramification est qualifiée de **diffuse**.

Réitération : Même si quelques arbres restent conformes à leur unité architecturale tout au long de leur vie, il est facile de constater dans la nature que, chez la plupart des espèces, l'arbre jeune, pyramidal, entièrement hiérarchisé autour d'un tronc unique, cède la place, à des âges plus avancés, à un arbre plus complexe dont la cime s'arrondit et dont le houppier se structure autour de nombreuses et puissantes branches maîtresses. Cette transformation résulte, le plus souvent, d'une duplication de l'unité architecturale au cours de l'ontogénèse. Définie pour la première fois par Oldeman (1974) sous le terme de **réitération**, ce mode particulier de duplication peut être de natures diverses et revêtir bien des aspects chez les végétaux (Hallé *et al.*, 1978). Il n'en reste pas moins le processus essentiel par lequel s'édifie la cime de la plupart des arbres (Edelin, 1977, 1984 ; Barthélémy *et al.*, 1989) au cours d'une **métamorphose architecturale** (Hallé *et al.*, 1981 ; Edelin, 1984).

Sympode : Dans la ramification **sympodiale** (Emberger, 1960) ou **sympodique** (Sachs, 1874), le méristème terminal de l'axe porteur meurt ou se transforme en une structure qui perd sa faculté de croître végétativement. La poursuite de la croissance est alors assurée par le fonctionnement d'un ou de plusieurs méristèmes latéraux qui édifieront autant d'axes latéraux ou axes relais, et l'ensemble ramifié sera qualifié de **sympode**. Selon que cette ramification aboutit à la formation de un, deux ou plus de deux relais, on parlera respectivement de **sympode monochasial**, **dichasial**, ou **polychasial**.

Unité architecturale : La formation, par le méristème apical du tronc et des branches, de pousses annuelles de plus en plus vigoureuses au cours des premières étapes de l'ontogénèse, conduit les structures les plus "différenciées" à être "repoussées" à la périphérie de l'arbre. Quel que soit le mode de croissance spécifique, ce phénomène aboutit à un stade architectural relativement stable et fortement hiérarchisé au niveau duquel il est possible de distinguer un nombre fini de catégories d'axes différenciables entre elles par des caractéristiques morphologiques et fonctionnelles. Le nombre de ces catégories d'axes, leur nature et la manière

dont elles s'agencent entre elles définissent alors le « *diagramme architectural* » (Edelin, 1977) ou encore « *l'unité architecturale* » (Barthélémy *et al.*, 1989 ; Barthélémy, 1991) d'une espèce donnée.

Unité de croissance : L'unité de croissance (UC ; unit of extension) correspond à la structure mise en place par la tige au cours d'une phase d'allongement ininterrompue (Hallé et Martin, 1968). Sa détermination requiert la connaissance de l'aspect temporel de l'allongement, c'est-à-dire la cinétique de mise en place des éléments de la tige, elle est matérialisée ou non par des marqueurs morphologiques (cataphylles, entrenœuds courts...).

BIBLIOGRAPHIE

- ALVAREZ-BUYLLA (E.R.), MARTINEZ-RAMOS (M.). — Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree – an evaluation of the climax – pioneer paradigm for tropical rain forest. — *Journal of Ecology*, vol. 80, 1992, pp. 275-290.
- ATGER (C.). — Essai sur l'architecture racinaire des arbres. — Montpellier : Université des Sciences et Techniques du Languedoc - Montpellier II, 1992. — 287 p. (Thèse de Doctorat).
- BARTHÉLÉMY (D.). — Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales : le concept de floraison automatique. — Montpellier : Université des Sciences et Techniques du Languedoc - Montpellier II, 1988. — 262 p. (Thèse de Doctorat).
- BARTHÉLÉMY (D.). — Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. — *Acta Biotheoretica*, 39, 1991, pp. 309-323.
- BARTHÉLÉMY (D.), BLAISE (F.), FOURCAUD (T.), NICOLINI (E.). — Modélisation et simulation de l'architecture des arbres : bilan et perspectives. — *Revue forestière française*, vol. XLVII, n° spécial "Modélisation de la croissance des arbres forestiers et de la qualité des bois", 1995, pp. 71-96.
- BARTHÉLÉMY (D.), CARAGLIO (Y.), COSTES (E.). — Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique des végétaux. In : Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux / J. Bouchon, P. de Reffye, D. Barthélémy Eds. — Paris : INRA Editions, Science Update, 1997. — pp. 89-234.
- BARTHÉLÉMY (D.), EDELIN (C.), HALLÉ (F.). — Architectural concepts for tropical trees. In : Tropical forests : botanical dynamics, speciation and diversity / L.B. Holm-Nielsen, I.C. Nielsen, H. Balslev Eds. — San Diego : Academic Press, 1989. — pp. 89-100.
- BELIN-DEPOUX (M.), SOLANO (P.-J.), LUBRANO (C.), ROBIN (J.-R.), CHOUTEAU (P.), TOUZET (M.-C.). — La Fonction myrmécophile de *Cecropia obtusa* Trecul (*Cecropiaceae*) en Guyane française. — *Acta Botanica Gallica*, vol. 144, n° 3, 1997, pp. 289-313.
- BELL (A.D.). — Plant Form. An illustrated guide to flowering plant morphology. — Oxford (UK) : Oxford University Press, 1991. — 341 p.
- BERG (C.C.). — Espèces de *Cecropia* da Amazônia Brasileira. — *Acta Amazônica*, 8, 1978, pp. 149-182.
- CARAGLIO (Y.), BARTHÉLÉMY (D.). — Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires. In : Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux / J. Bouchon, P. de Reffye, D. Barthélémy Eds. — Paris : INRA Editions, Science Update, 1997. — pp. 11-87.
- CARAGLIO (Y.), NICOLINI (E.), PETRONELLI (P.). — First observations on the activity of a *Cerambycidae*, *Oncideres chevrolatii* Thomson on a *Caesalpinaceae* of French Guiana, *Dicorynia guianensis* Amshoff. — *Journal of Tropical Ecology*, 17, 2000, pp. 459-463.
- CHAMPAGNAT (P.). — Les principes généraux de la ramification des végétaux ligneux. — *Revue Horticole*, n° 2143, 1947, pp. 335-341.
- COMTE (L.). — Rythmes de croissance et structures spatiales périodiques d'arbres tropicaux. Exemple de cinq espèces de forêt équatoriale. — Montpellier : Université des Sciences et Techniques du Languedoc - Montpellier II, 1993. — 449 p. + annexes (Thèse de Doctorat).
- CORNER (E.J.H.). — The Durian theory extended - I. — *Phytomorphology*, vol. 3, 1953, pp. 465-476.
- CORNER (E.J.H.). — The Durian theory extended - II. — *Phytomorphology*, vol. 4, 1954a, pp. 152-165.
- CORNER (E.J.H.). — The Durian theory extended - III. — *Phytomorphology*, vol. 4, 1954b, pp. 263-274.
- DRÉNOU (C.). — Approche architecturale de la sénescence des arbres. Le cas de quelques Angiospermes tempérées et tropicales. — Montpellier : Université des Sciences et Techniques du Languedoc - Montpellier II, 1994. — 261 p. (Thèse de Doctorat).

- EDELIN (C.). — Aspects morphologiques de la croissance rythmique chez les arbres tropicaux. In : Le rythme de croissance, base de l'organisation temporelle de l'arbre. Comptes rendus du Séminaire du Groupe d'Étude de l'Arbre, Angers, 25-26 mars 1993, pp. 13-23.
- EDELIN (C.). — Images de l'architecture des Conifères. — Montpellier : Université des Sciences et Techniques du Languedoc - Montpellier II, 1977. — 278 p. (Thèse de Doctorat).
- EMBERGER (L.). — Les végétaux vasculaires. Tome II du traité de Botanique systématique / M. Chadeaud, L. Emberger. — Paris : Masson, 1960. — 1540 p.
- FLEMING (T.H.), WILLIAMS (C.F.). — Phenology, seed dispersal, and recruitment in *Cecropia peltata* (Moraceae) in Costa Rican tropical dry forest. — *Journal of Tropical Ecology*, 6, 1990, pp. 163-178.
- FRANKIES (G.W.), BAKER (H.G.), OPLER (P.A.). — Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. — *Journal of Ecology*, vol. 62, 1974, pp. 881-919.
- GENOYER (P.). — Contribution à l'étude de la régénération d'arbres traumatisés. — Montpellier : Université des Sciences et Techniques du Languedoc - Montpellier II, 1994. — 254 p. (Thèse de Doctorat).
- GROSFELD (J.). — Analisis de la variabilidad morfologica y arquitectural de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. Et Bizzarri, *Fitzroya cupressoides* (Molina) I. M. Johnst., *Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin y *Cupressus sempervirens* L. (Cupressaceae). — Universidad Nacional des Comahue ; Centro Regional Universitario Bariloche (Argentine), 2001. — 298 p. (Tesis).
- GUINOCHET (M.). — Notions fondamentales de botanique générale. — Paris : Masson, 1965. — 446 p.
- HACKETT (W.P.). — Juvenility, Maturation, and Rejuvenation in Woody Plants. — *Horticultural Reviews*, vol. 7, 1985, pp. 109-155.
- HALLÉ (F.), MARTIN (R.). — Étude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg. Euphorbiacées-Crotonoidées). — *Adansonia*, vol. 8, n° 4, 1968, pp. 475-503.
- HALLÉ (F.), NG (F.S.P.). — Crown construction in mature Dipterocarp trees. — *Malaysian Forest*, vol. 44, n° 2-3, 1981, pp. 222-233.
- HALLÉ (F.), OLDEMAN (R.A.A.). — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. — Paris : Masson & Cie, 1970. — 178 p.
- HALLÉ (F.), OLDEMAN (R.A.A.), TOMLINSON (P.B.). — Tropical Trees and Forests : an architectural analysis. — Berlin, Heidelberg, New York : Springer-Verlag, 1978. — 441 p.
- HEURET (P.). — Analyse et modélisation de séquences d'événements botaniques : applications à la compréhension des processus de croissance, de ramification et de floraison. — Université de Nancy I, 2002. — 144 p. (Thèse de Doctorat).
- HEURET (P.), BARTHÉLÉMY (D.), GUÉDON (Y.), COULMIER (X.), TANCRE (J.). — Synchronisation of growth, branching and flowering processes on an individual and stand level in the South American tropical tree *Cecropia obtusa* Trécul (Cecropiaceae). — *American Journal of Botany*, vol. 89, n° 7, 2002, pp. 1180-1187.
- HEURET (P.), BARTHÉLÉMY (D.), NICOLINI (E.), ATGER (C.). — Analyse des composantes de la croissance en hauteur et de la formation du tronc chez le Chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) (Fagaceae) en sylviculture dynamique. — *Canadian Journal of Botany*, vol. 78, 2000, pp. 361-373.
- KOZLOWSKI (T.T.). — Growth and Development in Trees. — New York, London : Academic Press, 1971. — Volume 1 : Seed Germination, Ontogeny, and Shoot growth. 443 p. ; Volume 2 : Cambial growth, Root Growth, and Reproductive Growth. 514 p.
- LAURI (P.-E.). — Le Mouvement morphogénétique, approche morphométrique et restitution graphique. L'exemple de quelques plantes tropicales. — Montpellier : Université des Sciences et Techniques du Languedoc - Montpellier II, 1988. — 282 p. (Thèse de Doctorat).
- LEROY (C.). — Caractérisation dendrométrique, architecturale et spatiale de 2 agrégats d'Angélique (*Dicorynia guianensis* Amshoff, *Caesalpinaceae*). — Université Nancy I, 2000. — 23 p. (Diplôme d'Études approfondies).
- LOUBRY (D.). — Déterminisme du comportement phénologique des arbres en forêt tropicale humide de Guyane française (5° lat. N). — Université de Paris VI, 1994. — 388 p. (Thèse de Doctorat).
- LOUP (C.). — Essai sur le déterminisme de la variabilité architecturale des arbres. Le cas de quelques espèces tropicales. — Montpellier : Université des Sciences et Techniques du Languedoc - Montpellier II, 1994. — 412 p. (Thèse de Doctorat).
- MARTINEZ-RAMOS (M.), ALVAREZ-BUYLLA (E.), SARUKHAN (J.), PINERO (D.). — Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. — *Journal of Ecology*, vol. 76, 1988, pp. 700-716.
- MILTON (K.). — Leaf change and fruit production in six neotropical *Moraceae* species. — *Journal of Ecology*, vol. 79, 1991, pp. 1-26.

- NICOLINI (E.). — Approche morphologique du développement du Hêtre *Fagus sylvatica* L. — Montpellier : Université des Sciences et Techniques du Languedoc - Montpellier II, 1997. — 185 p. (Thèse de Doctorat).
- NICOLINI (E.), CARAGLIO (Y.), PELISSIER (R.), LEROY (C.), ROGGY (J.-C.). — Epicormic branches, a growth indicator for a tropical forest tree, *Dicorynia guianensis* Amshoff (*Caesalpinaceae*). — *Annals of Botany*, vol. 92, n° 1, 2003, pp. 97-105.
- OLDEMAN (R.A.A.). — L'Architecture de la forêt guyanaise. — Mémoire ORSTOM, n° 73, 1974. — 204 p.
- RAUH (W.). — Über Gesetzmässigkeit der Verzweigung und deren Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. — *Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft*, 52, 1939, pp. 86-111.
- REFFYE (P. de). — Modélisation de l'architecture des arbres par des processus stochastiques. Simulation spatiale des modèles tropicaux sous l'effet de la pesanteur : applications au *Coffea robusta*. — Université de Paris Sud Orsay, 1979. — 194 p. (Thèse de Doctorat d'État).
- RIVALS (P.). — Essais sur la croissance des arbres et sur leurs systèmes de floraison (Application aux espèces fruitières). — *J. Agr. Trop. Botan. Appl.*, 12, 1966, pp. 655-686.
- ROGGY (J.-C.), NICOLINI (E.), IMBERT (P.), CARAGLIO (Y.), BOSC (A.), HEURET (P.). — Tree architecture, leaf structure and function in the tropical tree *Dicorynia guianensis* (*Caesalpinaceae*). — 2004, soumis pour publication à *Annals of Forest Science*.
- SABATIER (D.). — Diversité du milieu guyanais. In : Guyane, le voyage écologique / R. Le Guen et C. Hansen Eds. — Panacoco, 2001. — pp. 22-31.
- SABATIER (S.). — Variabilité morphologique et architecturale de deux espèces de Noyers : *Juglans regia* L. et *Juglans nigra* L. et de deux Noyers hybrides interspécifiques. — Montpellier : Université des Sciences et Techniques du Languedoc - Montpellier II, 1999. — 140 p. (Thèse de Doctorat).
- SACHS (J.). — Traité de botanique, conforme à l'état présent de la science. Traduit par Ph. Van Tieghem. — Paris : Librairie F. Savy, 1874. — 1120 p.
- TROLL (W.). — Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. — Berlin : Borntraeger, 1937. — 2736 p.
- VAN TIEGHEM (Ph.). — Traité de botanique. — Paris : Masson et Compagnie, 1884. — 1000 p.
- WHEELER (W.M.). — Studies on neotropical ant-plants and their ants. — *Bulletin of the Museum of the Comparative Zoology Harvard*, vol. 90, n° 1, 1942, pp. 1-162.
- WHITMORE (T.C.). — Canopy gaps and the two major groups of forest trees. — *Ecology*, vol. 70, 1989, pp. 536-538.

APPROCHE ARCHITECTURALE POUR L'ÉTUDE DES ARBRES DE FORÊT TROPICALE HUMIDE GUYANAISE [Résumé]

Les forêts hétérogènes guyanaises sont des milieux complexes dont la gestion passe par la compréhension de leur organisation (structure spatiale, horizontale et verticale et diversité spécifique) et de leur dynamique. Dans ce contexte, l'étude des stratégies de développement et d'occupation de l'espace des arbres permet de mieux comprendre comment les différentes espèces exploitent et structurent l'hétérogénéité du milieu. Depuis une trentaine d'années, les travaux menés en architecture végétale ont permis d'établir un contexte méthodologique et conceptuel pour étudier la structure globale de l'arbre et pour comprendre les mécanismes morphologiques qui lui ont donné naissance. Après une présentation de concepts majeurs d'architecture végétale, cet article expose les méthodes employées pour quantifier la structure des arbres et les approches permettant d'intégrer les critères architecturaux dans un diagnostic à l'échelle du peuplement.

AN ARCHITECTURAL APPROACH TO THE STUDY OF TROPICAL RAIN FOREST SPECIES IN FRENCH GUIANA [Abstract]

The heterogeneous forests of French Guiana constitute complex environments. Their management requires an understanding of their organisation (spatial, horizontal and vertical structure, diversity of species) and dynamics. For that purpose, the study of development and spatial occupancy strategies of trees provide insight into the way in which various species exploit and structure the heterogeneity of the environment. For some thirty years, the research conducted on plant architecture has provided a methodological and conceptual basis for investigating the overall structure of trees and understanding the morphological mechanisms from which they originate. This articles first introduces the main concepts of plant architecture and then describes the methods used to quantify the structure of trees and approaches that incorporate architectural criteria for diagnostic purposes on a stand scale.