

TROIS JOURNEES D'ETUDE SUR LA MORPHOGENESE DES ARBRES.

Rapport de mission au Laboratoire de Physiologie
Végétale à Clermont-Ferrand, du 1^{er} au 3 Février 1973.

par Roelof A.A. OLDEMAN
Maître de Recherches contractuel
Centre ORSTOM de Cayenne.

INTRODUCTION.

L'étude de la morphogénèse des arbres et de l'une de ses composantes essentielles, la ramification, a fait l'objet de plusieurs approches différentes. Des différences assez profondes existent entre celles ayant comme point de départ les espèces des zones tempérées et celles qui ont d'abord concerné les arbres tropicaux.

La confrontation des idées découlant des unes ou des autres, ainsi que la création d'un début de synthèse ou au moins de meilleure compréhension réciproque, ont été les buts des trois journées d'étude organisées à Clermont-Ferrand par le Professeur P. CHAMPAGNAT, du 1^{er} au 3 Février 1973.

Liste des participants :

Ont participé à la plupart des discussions :

M. P. CHAMPAGNAT, Professeur à Clermont-Ferrand, organisateur,
M. CRABBE, Professeur à Gembloux (Belgique),
M. F. HALLE, Maître de Conférences à Montpellier,
M. ARIAS, de l'Université de Costa Rica, actuellement à Gembloux,
M. MENG, du Cambodge, actuellement à Clermont-Ferrand,
M. et Mme. LAVARENNE-ALLARY, de l'Université de Clermont-Ferrand,
M. BARNOLA, de l'Université de Clermont-Ferrand,
M. OLDEMAN, du Centre ORSTOM de Cayenne.

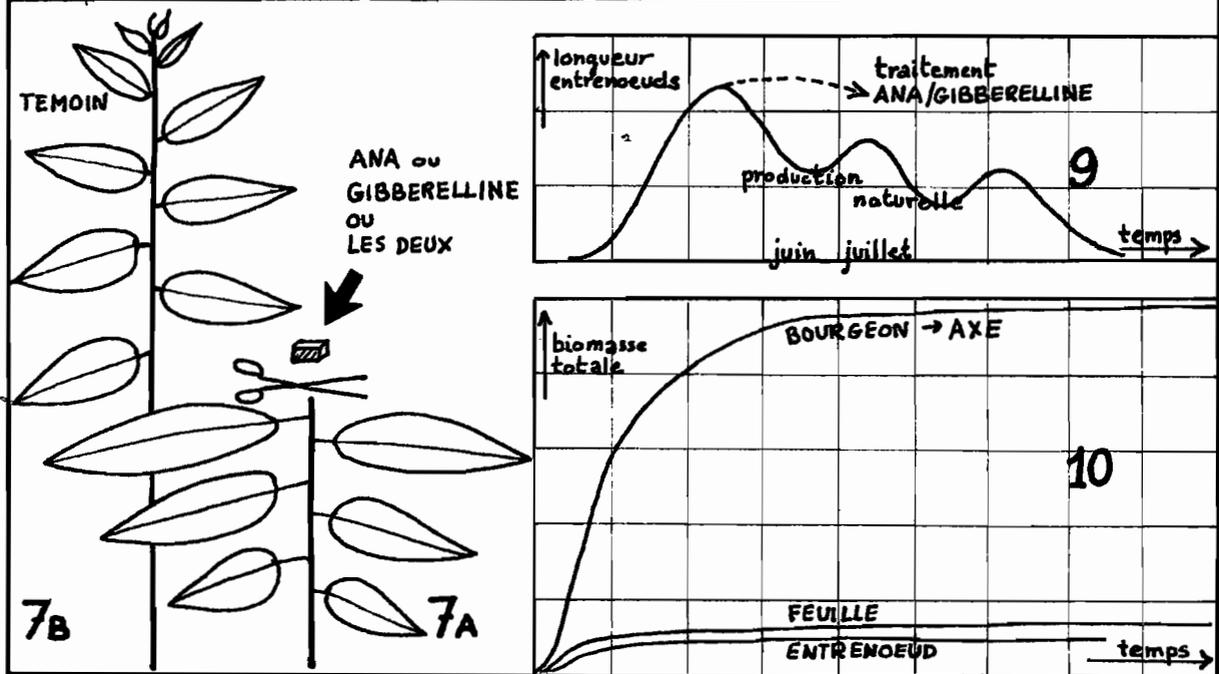
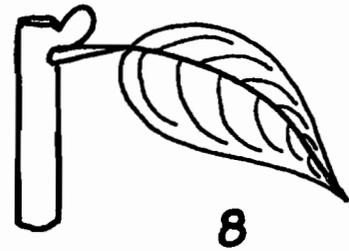
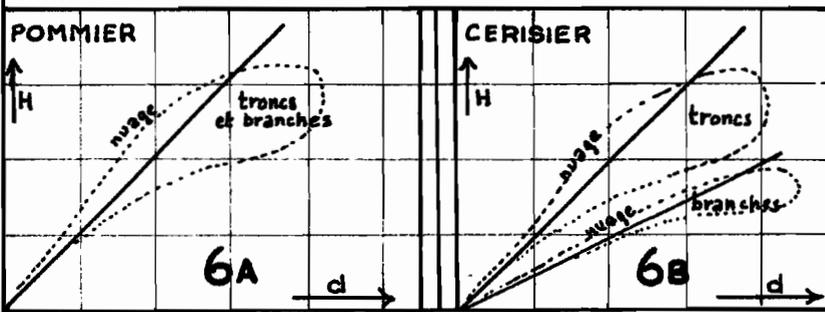
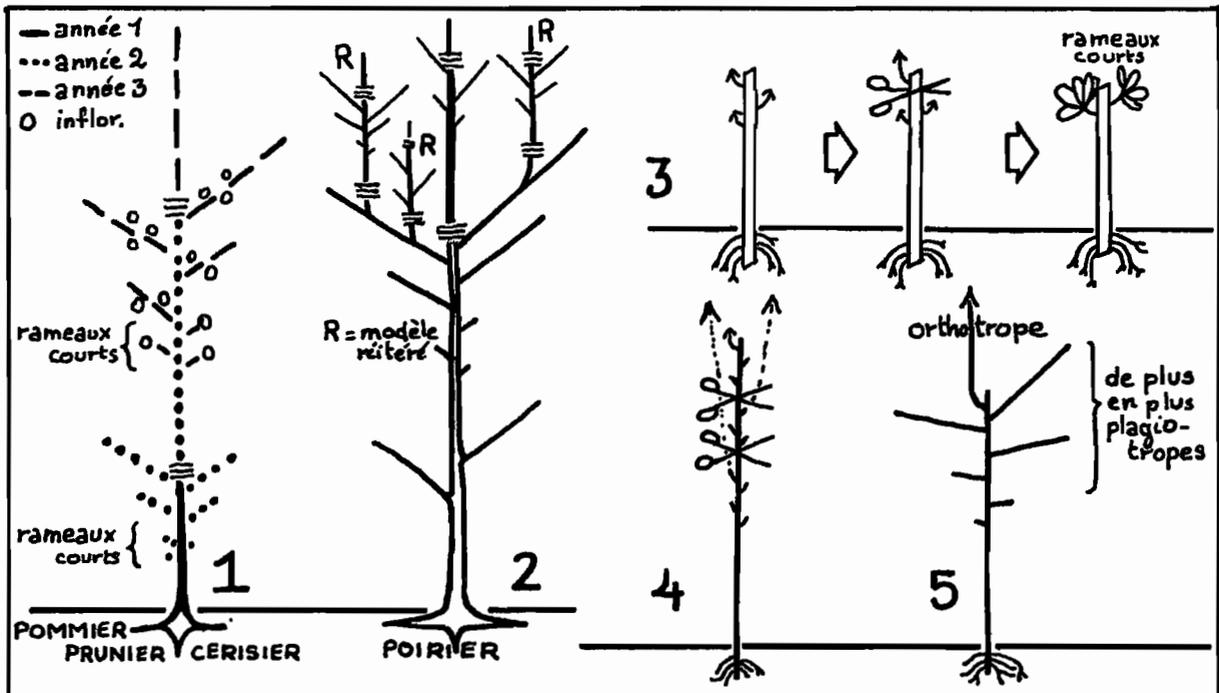
Sujets traités lors des journées d'étude.

Judi 1^{er} Février : - Matin - Introduction à la régulation de la morphogénèse du Cerisier (M. CRABBE).
- Après-midi- Début des discussions concernant les modèles d'arbres tropicaux. Monocaulie.

Vendredi 2 Février : - Matin - Continuation des discussions de la veille, modèle par modèle. La différenciation des branches.
- Après-midi- Essai de classification de quelques espèces tempérées par rapport aux modèles arborescents tropicaux.

Samedi 3 Février : - Matin - Conclusion provisoire concernant les mécanismes de régulation des différentes modalités de ramification et quant à l'application de la notion de modèle sous climat tempéré.
- Après-midi- Discussion de la notion de réitération entre CRABBE, ARIAS et OLDEMAN.

Note : Aucun programme de discussions n'avait été fixé d'avance, et aucune communication n'avait été préparée par les participants, de sorte que les échanges d'idées ont été exceptionnellement spontanées, vivantes et informelles.



✂ = ABLATION

RESULTATS SCIENTIFIQUES.

Nous résumerons ci-dessous le contenu des discussions et les principaux croquis qui ont servi à illustrer ces discussions sur le tableau noir. Il y manquera quelques documents d'origine qui ont circulé et dont nous ne disposons plus.

- La morphogénèse du Cerisier

Le schéma général de l'architecture des Cerisiers, Pommiers, Pruniers a été esquissé (fig. 1) et celui du Poirier (fig. 2) n'en diffère que par une réitération précoce, spontanée et abondante sur les branches.

Lorsqu'on marcotte une branche de Cerisier, pour la décapiter dès formation de racines, on constate une fixation très rapide de la vocation de quelques bourgeons sous-jacents au bourgeon latéral supérieur. Cette fixation (rameau court ou rosette) se produit dès le premier allongement du bourgeon supérieur (fig. 3). En continuant la décapitation, on peut cependant obtenir des rameaux orthotropes à partir de bourgeons situés plus bas (fig. 4). L'effet normalement connu d'une décapitation est représenté sur la figure 5.

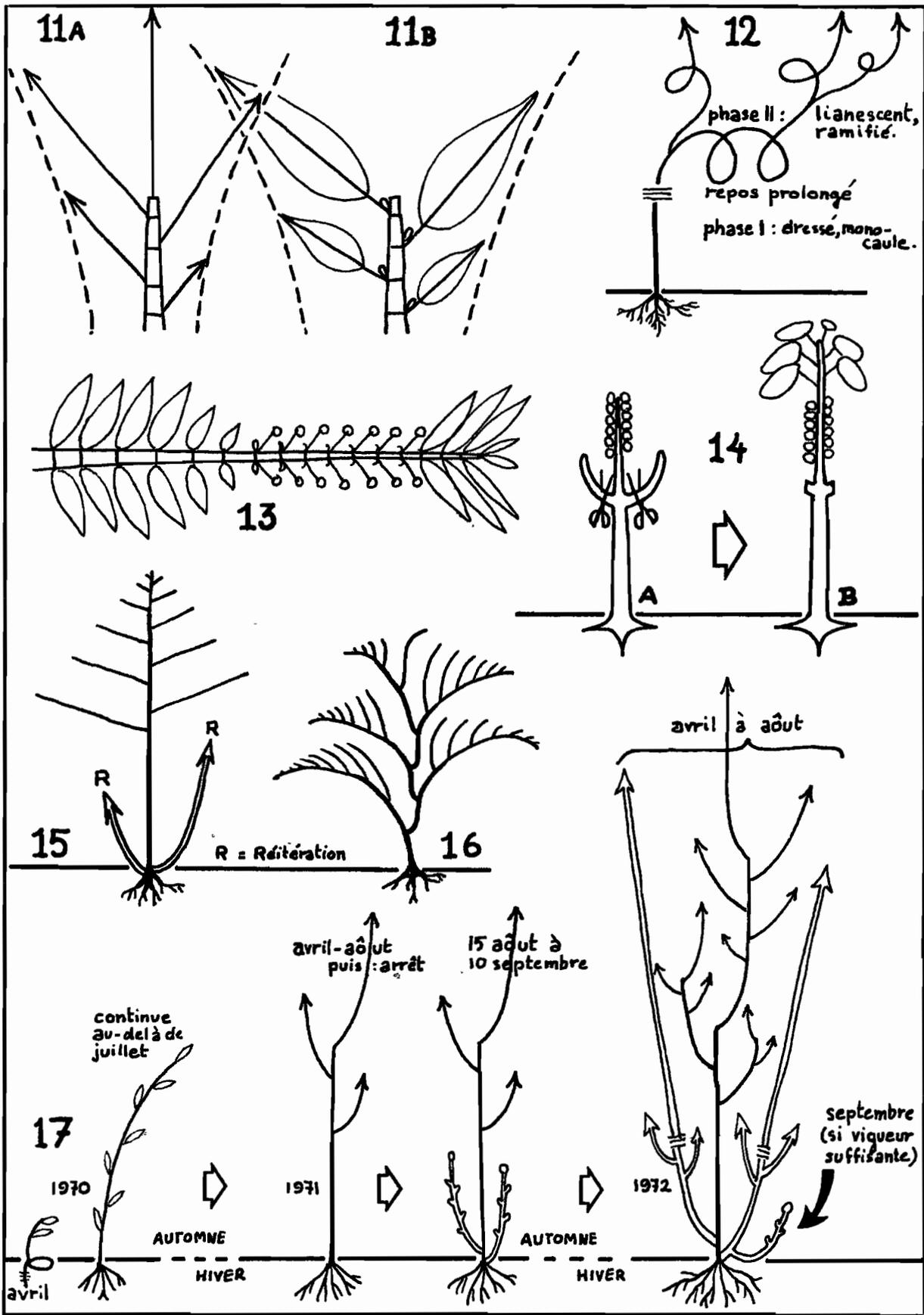
La relation entre hauteur (longueur) et diamètre du tronc et des branches est identique chez le Pommier (fig. 6A) mais diffère chez le Cerisier (fig. 6B), ce qui pourrait indiquer une plagiotropie plus poussée des rameaux chez le dernier.

Lors de la décapitation d'une branche du Cerisier on constate la "croissance compensatoire" des feuilles, accompagnée d'une réduction des entre-nœuds, classiques, (fig. 7A) par rapport à la croissance des feuilles du témoin intact (fig. 7B). En appliquant de l'auxine (ANA), renouvelée tous les 8 jours pendant 1 mois, sur la surface de décapitation, la croissance compensatoire ne se produit pas : feuilles de la même longueur que chez le témoin, entre-nœuds de longueurs identiques.

Une application de gibbérelline corrige la longueur des entre-nœuds, aussi bien par rapport aux longueurs de feuilles que par rapport aux entre-nœuds voisins.

On peut interpréter ces phénomènes en termes d'"éléments", comportant chacun un entre-nœud, une feuille et un bourgeon (fig. 8), et dont les trois constituants seraient "en compétition". La gibbérelline est un régulateur de la longueur des entre-nœuds dans l'ensemble élémentaire et entre ensembles, dont le plus jeune est le plus compétitif.

Il serait intéressant de mesurer la biomasse totale et la biosurface totale des ensembles et de leurs trois constituants à part, sous des conditions expérimentales et naturelles différentes, parce qu'il s'agit de modalités de production de biomasse, conditionnées par la morphologie de l'ensemble et par une répartition d'énergie à l'intérieur. Les régulateurs (ANA et gibbérelline) joueraient un rôle dans la distribution de cette énergie. En mesurant la longueur des entre-nœuds au cours d'une année et sa modification par ces régulateurs (fig. 9), l'aspect "production" est souligné. Au sein d'un élément, les possibilités de production par chacun des constituants ne sont en outre pas identiques (fig. 10).



En examinant de plus près les figures 5 et 7A, on serait tenté de se poser la question de savoir si la régulation de l'expansion des latéraux d'un complexe (feuille, bourgeon) repose sur des mécanismes sinon identiques, au moins avec des points communs. (fig. 11 A et B).

Ce point de vue a resurgi lors des discussions concernant la différenciation des branches (voir fig. 19).

- Les modèles architecturaux arborescents sous les Tropiques.

++ Les arbres monocaules. Ce qui frappe au premier abord, c'est la différence de masse et de structure entre méristème terminal et méristèmes latéraux. Puisque ces derniers ne peuvent, ici, se développer en rameaux, il existe une option binaire :

méristèmes \longrightarrow inflorescences (modèle de CORNER)
ou méristèmes \longrightarrow rien (hapaxanthie, modèle de HOLTUM).

Dans le modèle de HOLTUM, c'est une "métamorphose méristématique" vers l'activité inflorescentielle qui se produit. On peut la comparer avec l'activité des méristèmes terminaux de plantules monocaules de lianes, allant édifier, après une période de repos parfois fort longue, une tige grimpante au lieu de la tige autoportante réalisée auparavant (fig. 12).

L'analyse des propriétés des méristèmes latéraux qui, pendant la morphogénèse naturelle, paraissent "annulés", pourrait être entamée expérimentalement par des cultures in vitro ou par des essais de greffe. Un matériel d'expérience à ne pas négliger est constitué par les nombreuses herbes, réalisant les modèles de HOLTUM et de CORNER en miniature et dont on trouve des représentants sous des climats tempérés. La liane Pisum sativum (le petit pois) est du modèle de CORNER (thèse Mme. HUGON).

Le temps d'arrêt entre les phases végétative et inflorescentielle du modèle de HOLTUM représente-t-il un repos d'équilibre de corrélations ou une période de transformation méristématique ? Il est à noter, dans ce contexte, que les modèles de CORNER et HOLTUM sont équivalents jusqu'à la floraison. La période de repos dans le modèle de HOLTUM pourrait peut-être s'interpréter comme une ébauche de phénomènes rythmiques, avec réalisation d'une seule phase rythmique. La morphogénèse de l'Ananas le suggérerait, ainsi que le mode de floraison chez Callistemon (Myrtaceae, fig. 13) et les résultats expérimentaux cités par HALLÉ obtenus après élagage des branches-relais chez le Manioc (Manihot sp., Euphorbiaceae, fig. 14 A et B). Des défoliations de jeunes plants du Pommier (CRABBE, suppression de feuilles assez grandes) et du Chêne (Mme LAVARENNE, suppression d'ébauches de 2 à 3 mm) occasionnent une croissance continue de ces plants.

++ Le modèle de TOMLINSON pose le problème des variantes buissonnantes de tous les modèles. La basitonie peut être une propriété de la souche (fig. 15) ou une propriété de la souche et de chaque rameau (fig. 16). Dans le premier cas, contrairement au dernier, y aurait-il un manque de stimulation racinaire ?

Dans presque tous les modèles arborescents, on trouve des espèces qui, par un processus basitone, réitèrent le modèle : c'est-à-dire que celui-ci est complètement réalisé à partir de méristèmes situés à la base du modèle initial, édifié à partir de la graine. Faut-il établir une série parallèle de modèles arborescents, selon les mêmes définitions que celles données par HALLE¹ et OLDEMAN, mais en y ajoutant "avec réitération basitone" ? Une autre série parallèle pourrait alors se définir par la présence de rameaux courts, qui, quoique sans grande importance pour le principe architectural, interviennent dans la relation entre les phases végétatives et sexuelles de la séquence de différenciations.

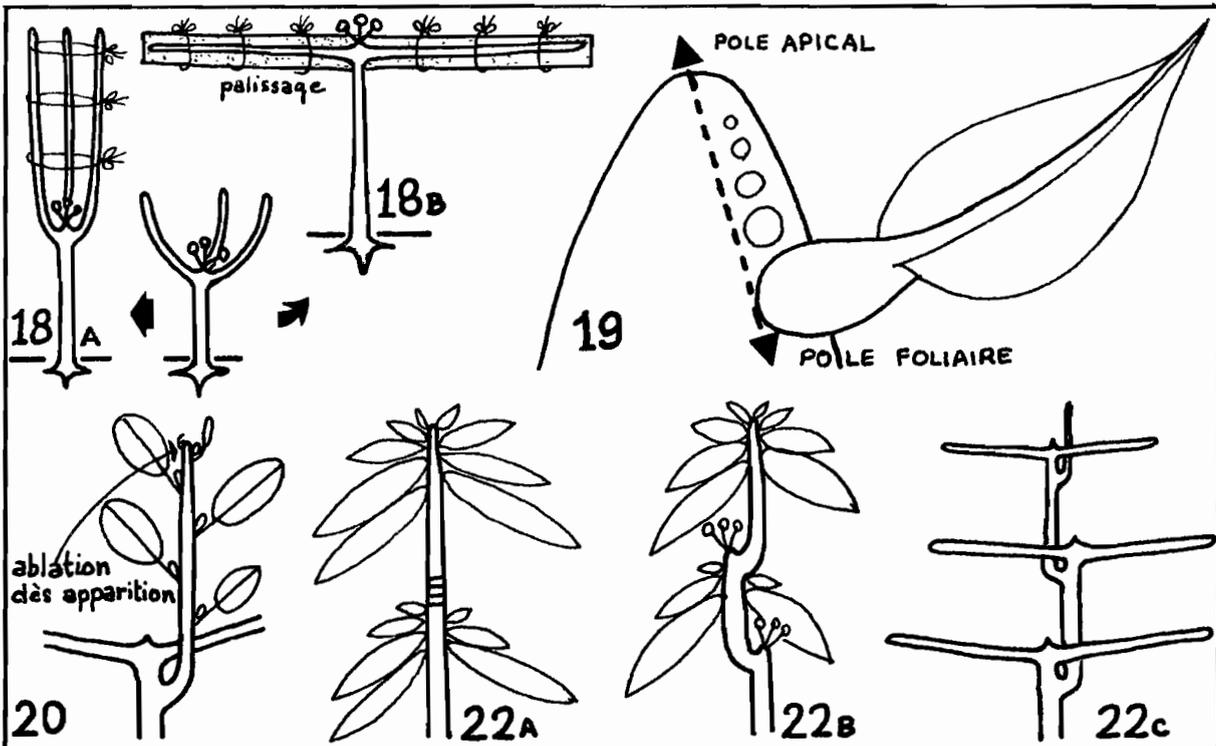
Les expériences de BARNOLA, concernant la basitonie chez le Noisetier (Corylus avellana, Betulaceae) sont résumées sur la figure 17. Les axes de cette espèce sont plagiotropes à phyllotaxie spiralée. La basitonie est un phénomène limité dans le temps, se produisant à certaines périodes de l'année (Août/Septembre) ; si cette période passe sans édification d'axes à la base, il y a une année de "perdue".

++ Les modèles articulés, de CHAMBERLAIN et de LEEUWENBERG, dont les articles, portant une inflorescence terminale, sont relayés par des articles subapicaux et équivalents, évoquant la question de savoir si c'est la floraison qui déclenche l'ébauche des relais ou si, au contraire, ce sont ces ébauches qui induisent la transformation florale du méristème terminal. La dernière possibilité est à écarter chez le modèle, linéaire, de CHAMBERLAIN.

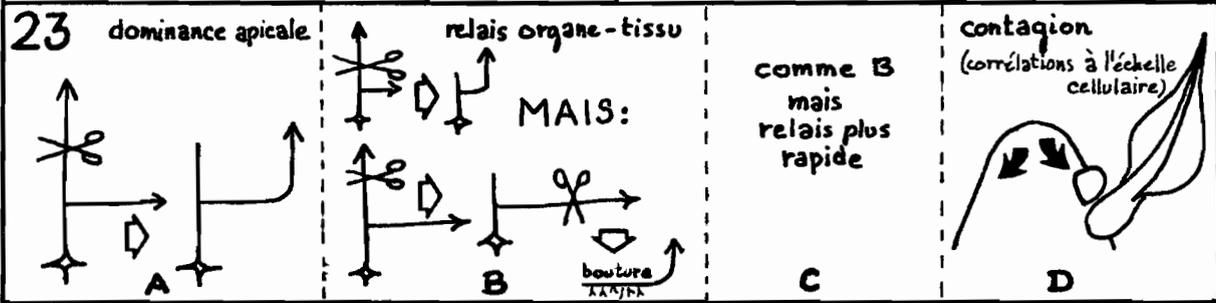
Comme une éventuelle induction de la mise à fleur par des ébauches végétatives latérales se produirait à un stade très précoce, il reste à trouver une technique expérimentale pour la mettre en évidence. Les cultures in vitro d'apex isolés ne paraissent pas convenir dans ce but, à cause du retour en arrière sur la séquence de différenciations, que l'on trouve habituellement lors de cultures d'amas cellulaires isolés. Une activité végétative de l'apex cultivé ne prouverait donc rien.

Le modèle de SCHOUTE, avec ses "véritables dichotomies" et sa floraison latérale sur les articles, n'est représenté que par peu d'espèces, peu accessibles à l'expérimentation (Hyphaene, Palmae). Nous citons ici la remarque faite plusieurs fois, qu'il reste à établir si, chez les Palmiers, on peut parler d'une dominance apicale "normale". Hyphaene buissonne par des axes basitones, mais, coupé, ne se régénère pas par ces rejets. On revient à l'annulation des méristèmes situés à la base, comme elle se produit aussi chez Castanea sativa (Fagaceae), le Châtaignier.*)

*) Ou s'agit-il plutôt d'Aesculus hippocastanum ? Selon HOUTZAGERS, le Châtaignier est cultivé en taillis.



21	modèle	critères	modèle	critères
	de RAUH d'AUBREVILLE } de MASSART } exclu de NOZERAN HYPOTHETIQUE II } de SCARRONE de MASSART } de FAGERLIND } exclu de NOZERAN de PREVOST } de KWAN KORIBA }	RLMO RLMP RLSP RLSP RTMO RTMP RTSP RTSP	d'ATTIMS de ROUX de COOK HYPOTHETIQUE I } exclu exclu HYPOTHETIQUE III de PETIT } de ROUX } de COOK } exclu exclu	CLMO CLMP CLSO CLSP CTMO CTMP CTSO CTSP
CRITERES: CROISSANCE (Rythmique ou Continue); FLORAISON (Latérale ou Terminale); TRONC (Monopodial ou Sympodial); BRANCHES (Orthotropes ou Plagiotropes).				



La direction des axes, chez les arbres articulés tridimensionnels, surtout du modèle de LEEUWENBERG, est oblique, et cependant ils sont orthotropes. Il est donc à se demander si l'orthotropie est une réaction strictement géotropique ou non. En tout cas, les axes de la périphérie de la cime ne montrent pas de réaction géotropique caractéristique. N'ont-ils pas le temps ? Un contrôle est possible en palissant ces branches (fig. 18A) pour observer ensuite l'éventuel redressement apical, ou en faisant pousser ces axes à la verticale (fig. 18B) afin de savoir s'il s'écartent ensuite de cette direction.

Ceci mène au sujet suivant, important pour l'interprétation des modèles résumés sur la figure 21 (tableau) : la différenciation des branches.

- La différenciation des branches

L'apparition de branches en elle-même est conditionnée par le fonctionnement de certains méristèmes latéraux, contrairement à d'autres qui restent latents. Ce fonctionnement peut être déterminé par des corrélations entre feuilles et méristèmes (cf. fig. 8) ou entre axes, c'est-à-dire entre les totaux de leurs méristèmes, feuilles et entre-noeuds.

Peut-on interpréter la ramification en termes de polarité ? Ce phénomène est bien défini au niveau de la cellule mais devient de plus en plus flou à mesure que le niveau d'intégration est plus grossier : tissu, organe, complexe d'organes, organisme. Cependant, un schéma (fig. 19) inspiré de CROIZAT (Principia Botanica, vol. Ia, chap. VII et VIII) mais qui n'a pas été donné en tant que tel par cet auteur, peut rendre compte du devenir des éléments d'un complexe (fig. 8) en termes de polarité.

Le schéma suppose qu'à partir du sommet se développent une sorte de "champs morphogènes" qui, d'après leur destination, peuvent être divisés en zones organogènes où se développe une activité méristématique latérale. L'activité inférieure donne toujours naissance à une feuille ; en haut se trouve toujours le méristème terminal : on peut dire qu'il s'établit un rapport de forces entre le "pôle apical" et le "pôle foliaire".

Lorsque le pôle foliaire est très fort, on peut supposer l'édification de feuilles très grandes, composées et ayant des points en commun avec un axe feuillu. Quand, par contre, c'est le pôle apical qui est le plus fort, on penserait à la formation d'une feuille minuscule (écaille) axillant un rameau phyllomorphique.

Le cas devient plus compliqué lorsqu'on suit la morphogénèse latérale sur un axe tout au long de la séquence de différenciation du méristème apical. On se rappelle les expériences de défoliation chez le Chêne et le Pommier (p. 3). Sur Theobroma speciosum (Sterculiaceae, modèle de NOZERAN), on aimerait empêcher l'arrêt définitif du méristème terminal d'un article du tronc. Des expériences pourraient se baser sur

la suppression des feuilles, des méristèmes latéraux, ou des deux, à mesure qu'ils apparaissent sur un jeune article (fig. 20). On évoque les expériences d'ATTIMS sur Funtumia elastica (Apocynaceae, modèle de KWAN-KORIBA).

RAUH schématise la ramification en tenant compte de deux couples de phénomènes :

basitonie / épitonie,

acrotonie / basitonie,

et, accessoirement, monopode / sympode, dont l'importance architecturale est considérée négligeable, ce qui paraît légitime en pays tempéré.

Dans les modèles à branches différenciées, de HALLE¹ et OLDEMAN, les critères sont la croissance, rythmique (R) ou continue (C), la floraison, terminale (T) ou latérale (L), le caractère du tronc, monopodial (M) ou sympodial (S) et enfin la spécialisation des branches, orthotropes (O) ou plagiotropes (P). Ces critères sont combinés sur la figure 21. On se rend compte qu'une croissance continue et un tronc sympodial ne se combinent pas chez une même plante (C - S -), et qu'aucun exemple n'existe d'une croissance rythmique coexistant avec un tronc sympodial et des branches orthotropes (R - S O).

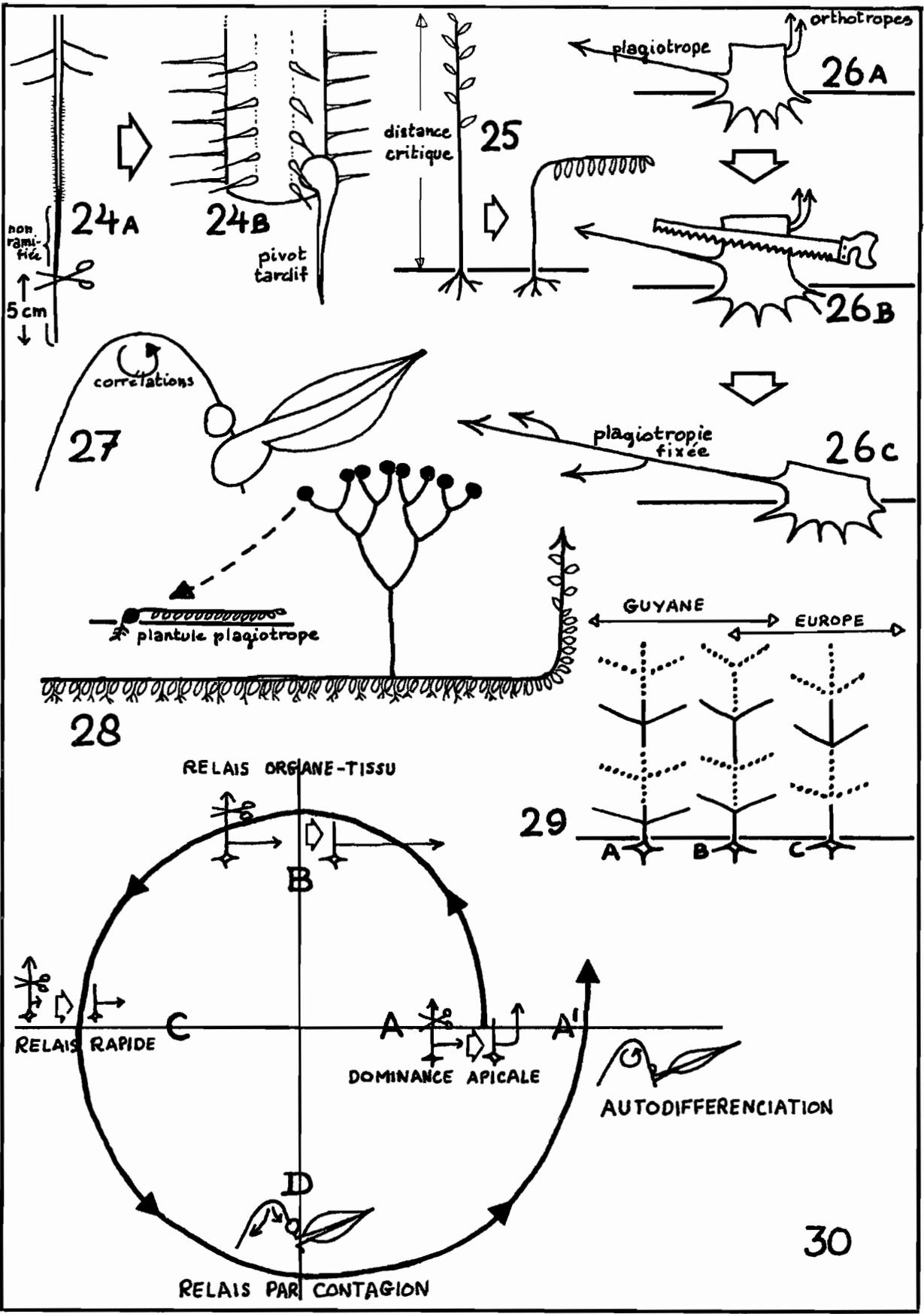
Le fait que plusieurs modèles soient indiqués par une même "formule signalétique" repose sur la notation incomplète de la plagiotropie, dont plusieurs modalités avaient été reconnues par HALLE¹ et OLDEMAN (phyllomorphie ; plagiotropie par apposition, par distichie foliaire) et sur le fait que, dans les troncs sympodiaux, la différenciation de l'article du tronc a été distinguée en fonction de sa chronologie par rapport à l'apparition des relais (modèles de PREVOST et de KWAN-KORIBA).

On s'arrête quelques instants sur la croissance du tronc, monopodiale ou sympodiale, continue ou rythmique, en relevant les trois cas représentés sur la figure 22, dont le mécanisme de ramification et la séquence de différenciations sont profondément différents. La discussion à propos des monocauls (fig. 12 à 14) est évoquée, tandis que la séquence de la figure 22 C ramène les grandes questions relatives à la plagiotropie.

M. CHAMPAGNAT expose quatre cas de plagiotropie de branches lorsqu'il existe une dominance apicale (fig. 23). On peut distinguer les catégories suivantes :

A) La plagiotropie des branches persiste seulement tant que l'apex de l'axe ramifié reste présent ; son ablation, à n'importe quel stade, entraîne un revirement à l'orthotropie des branches (fig. 23A).

B) Il se produit un "relais organe / tissu" : l'ablation de l'apex principal dans un stade assez jeune occasionne chez les latéraux un retour à l'orthotropie, mais après une certaine période, la branche reste plagiotrope dans les mêmes circonstances expérimentales. La fonction dominatrice de l'apex principal a été relayée par des propriétés des tissus du rameau plagiotrope lui-même (fig. 23 B).



- C) La dominance apicale devient éphémère : dans une phase précoce, les tissus des latéraux acquièrent les propriétés autonomes de plagiotropie (fig. 23 C).
- D) La dominance apicale est "absente" et l'ébauche du rameau anticipé subapical montre d'emblée une plagiotropie persistante (fig. 23 D), qu'on dit parfois "par contagion" (provenant de l'apex) ou "par localisation" (près de l'apex). Les mécanismes déterminant la plagiotropie se sont à tel point réduits dans l'espace et dans le temps, que l'expérimentation devient un problème ardu, dont s'occupe, par exemple, l'école d'Orsay (NOZERAN, BANCILHON) et celle de Strasbourg (ROUX).

Chez les racines on trouve des cas comparables d'induction de la plagiotropie. Comme le démontrent les expériences de DYANAT-NEJAD, sur le système racinaire du Cacaoyer (Theobroma cacao L. - Sterculiaceae), les mécanismes souterrains correspondent là au cas B décrit ci-dessus pour l'appareil aérien.

A Clermont-Ferrand, en travaillant sur des systèmes racinaires du Chêne, cultivés sous brouillard, on pense avoir mis en évidence le mécanisme de différenciation décrit sous D). Les racines poussent de 1,5 cm. par jour (fig. 24A) ; on découpe les 5 centimètres inférieurs du pivot à un niveau où aucun latéral plagiotope n'a encore paru. Les latéraux qui vont désormais paraître sont et restent plagiotropes ; la différenciation d'un pivot de remplacement est tardif (fig. 24B).

Les axes mixtes posent peut-être un cas extrême du mécanisme D). Comme les modèles à axes mixtes ne sont pas compris dans ceux qui possèdent des rameaux différenciés, ils sont rapidement considérés ci-dessous.

- Les axes mixtes.

On peut considérer les axes mixtes sous deux angles, en partant des racines ou en postulant une autodifférenciation du méristème terminal.

Tout ce qu'on connaît comme influences racinaires sur l'appareil aérien sont des influences anti-plagiotropiques (CHAMPAGNAT). On pourrait donc penser que la différenciation plagiotope du méristème de l'épicotyle dépend de la distance parcourue à partir du collet : dès qu'il est suffisamment éloigné, il devient plagiotope (fig. 25). MASSART a démontré des phénomènes de croissance chez le Caféier (Coffea sp., Rubiaceae) qui se laissent interpréter selon ce point de vue.

CRABBE¹ a fait, sur le Pommier, des expériences de rejets de souche (fig. 26). Les rejets supérieurs sont des troncs de remplacement, orthotropes ; les rejets inférieurs sont des branches plagiotropes (fig. 26 A). Si, après avoir laissé pousser ces rejets sur une certaine longueur, on scie la souche entre les deux types de rejets (fig. 26 B), les inférieurs restent plagiotropes et se ramifient par des latéraux plagiotropes (fig. 26C). Ce cas est également interprétable selon la théorie d'une distance critique à partir des racines - qui étaient vigoureuses.

Cependant, il reste les phénomènes constatés chez Mabea piriri (Euphorbiaceae, modèle de NOZERAN), petit arbre qui montre une plantule plagiotope sur laquelle un tronc orthotope est tardivement différencié à partir d'un méristème latéral situé peu en amont des cotylédons. Chez d'autres espèces du genre Mabea, ainsi que chez certaines Myrtaceae du sous-bois guyanais, les processus post-germinatoires sont identiques.

Ici, on postulerait (fig. 27) une différenciation de l'apex sous autorégulation : c'est le cas D) (voir fig. 23) à dimensions spatio-temporelles réduites à près de zéro. Les distances de corrélation sont ici de l'ordre de distances entre cellules, et les temps des signaux sont extrêmement brefs. L'expérience visant à mettre en évidence de tels mécanismes est très difficile à concevoir.

Sont évoqués brièvement les cas de transition graduelle entre la phase initiale, orthotope, et la phase suivante, plagiotope, de la croissance des axes mixtes chez certaines espèces, dont Vismia (Guttiferae) et plusieurs Annonaceae. L'installation progressive de la plagiotropie laisserait peut-être à l'expérimentateur un temps suffisant pour définir les phénomènes de régulation.

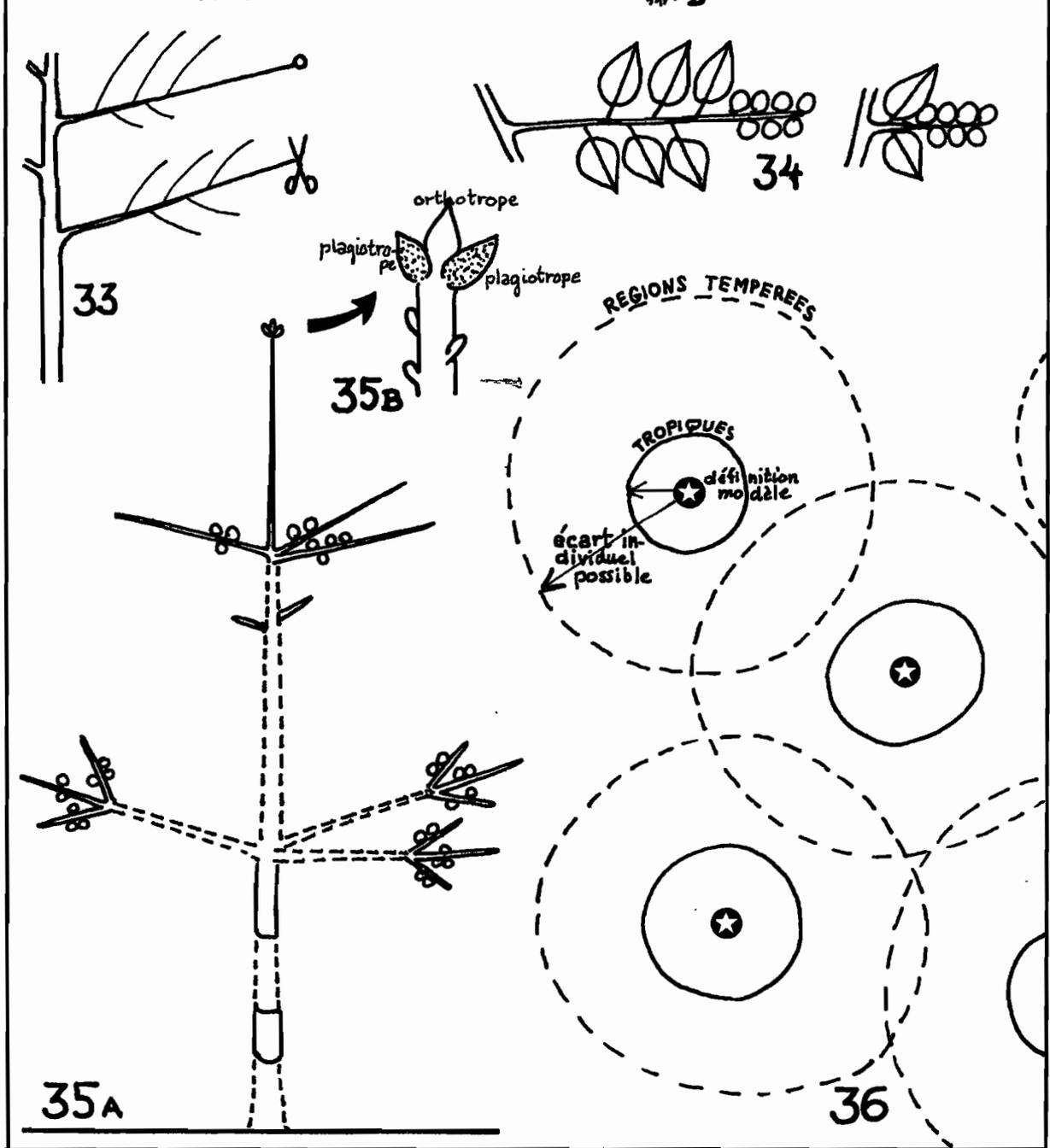
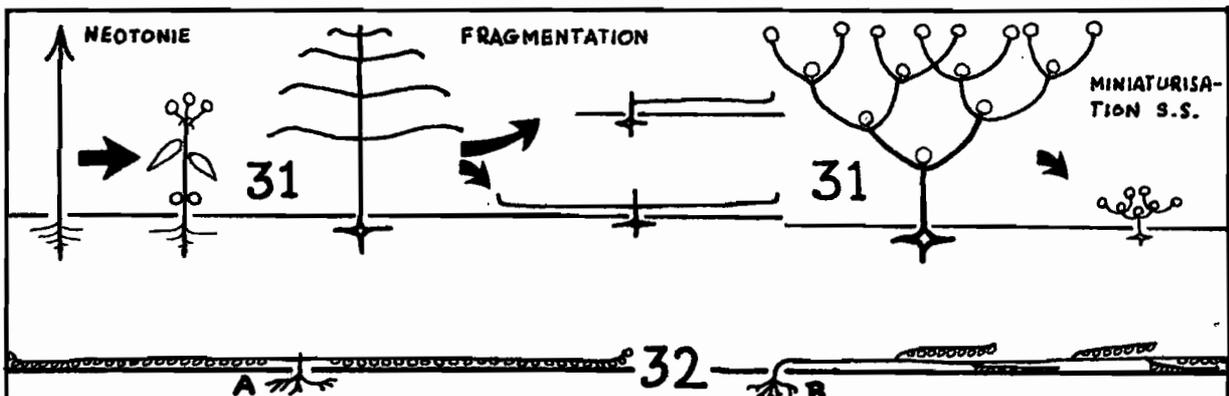
On trouve, par contre, chez des lianes telles que le Lierre (Hedera helix - Araliaceae) et Marcgravia sp. pl. (Marcgraviaceae) une plantule plagiotope, dont le méristème terminal devient orthotope après un certain temps (fig. 28). Selon CRABBE il ne s'agirait pas d'un même type de plagiotropie - voir également les travaux de MASSART (1902) sur les Ficus rampants.

- La plagiotropie.

Les considérations sur les axes mixtes mènent de nouveau aux questions afférentes à la différenciation des branches, en particulier la différenciation plagiotope. Chez le Lierre (Hedera helix, voir fig. 28), la plagiotropie paraît bien fixée dans les tissus, comme l'ont démontré les cultures de tissus (par DOORENBOSCH ? NOZERAN ?). Ceci relèverait probablement d'un mécanisme de relais organe/tissu (fig. 23C ou 23D).

Existe-t-il des types de plagiotropie par apposition, fixés dans les tissus ? La question reste sans réponse, ce qui est lié aux difficultés inhérentes à l'expérimentation concernant les mécanismes symbolisés sur la figure 23D.

La localisation des branches différenciées, par rapport aux unités de croissance du tronc (fig. 29), est peut-être une indication du mécanisme de différenciation. Il est à noter que l'on trouve plutôt les cas A et B (fig. 29) sous les Tropiques, et le cas C sous les latitudes plus élevées.



Lors d'une expérimentation concernant la différenciation des latéraux il est important de noter l'influence de la longueur des boutures et la nécessité d'ablation de méristèmes très jeunes pendant les expériences suivant ces deux méthodes.

L'hypothèse de SNOW, caractérisant la plagiotropie comme une option alternative vis-à-vis de l'inhibition de méristèmes est mise à l'épreuve par de telles expériences.

Enfin, par l'intermédiaire de la figure 27, on pourrait supposer que la différenciation plagiotope, schématisée sur la figure 23, s'étend sur de plus en plus de méristèmes selon un cycle, ou le mode de différenciation A' est la domination apicale à partir d'un apex lui-même plagiotope (fig. 30). Ce serait notamment le cas dans les modèles à axes mixtes.

- Racines.

On évoque brièvement l'existence chez les racines de phénomènes comparables à ceux que l'on observe chez les axes aériens : croissance rythmique, plagiotropie, dominance apicale etc..

Diverses dispositions pour l'expérimentation racinaire sont possibles, mais aucune n'est jusqu'ici parfaite : les "caveaux racinaires" (Allemagne de l'Est), les "tranchées racinaires" (Harvard), les tubes inclinés (Côte d'Ivoire, entre autres), les installations sous vaporisation de brouillard (Clermont-Ferrand).

L'observation sur le terrain est difficile, parce que les formes endogènes des racines sont éphémères ; elles sont rapidement remplacées par des formes modelées par le milieu sol.

- Miniaturisation.

La miniaturisation des formes arborescentes aboutit à des formes herbacées. On peut distinguer trois modes de miniaturisation (F. HALLE, voir fig. 31) :

- :: miniaturisation sensu stricto : un appareil végétatif et sexuel conforme à un modèle quelconque est réalisé très rapidement et à dimensions réduites ;
- :: fragmentation : l'appareil végétatif de l'herbe correspond à un fragment de l'architecture arborescente ;
- :: néoténie : la mise à fleur est si précoce que l'on ne saurait retrouver le modèle d'origine, seul un fragment de la tige principale de celui-ci étant édifié.

L'expérimentation, en cas de néoténie, devrait viser le blocage de la mise à fleur, par exemple en jouant - sous des climats tempérés ! - sur la photopériode ou la vernalisation. Sous les Tropiques, les méthodes sont moins faciles à définir.

Le genre Euphorbia est évoqué comme exemple de différents modes de miniaturisation (voir l'inventaire des formes de ce groupe par TROLL). Si, parmi les Euphorbes, on trouve des cas de miniaturisation par fragmentation (fig. 32A), il en existe aussi qui ne peuvent être interprétées que comme des modèles miniaturisés dont l'axe principal est devenu rampant (fig. 32B).

Il est possible qu'on doive distinguer, plus généralement, une série de modèles à tronc non autoportant, parallèlement aux modèles simples, aux modèles à réitération basitone et aux modèles portant des rameaux courts.

- Les arbres des pays tempérés et les modèles arborescents.

Le Pommier (fig. 1) est examiné d'abord. Si le caractère orthotrope, à croissance rythmique, du tronc ne pose pas de problème, il en est autrement pour caractériser les branches et les positions des fleurs.

Ces branches sont dépourvues de dorsiventralité, leur phyllotaxie est spiralée et elles se redressent à la verticale dans leurs régions distales. Des expériences (fig. 33) indiquent cependant une légère induction de dorsiventralité lorsque l'apex est en place.

Les inflorescences, terminales sur des brachyblastes sur le tronc - entre les étages - ou sur des minces rameaux, architecturalement sans importance (fig. 34) peuvent être assimilées aux inflorescences latérales sur des branches qui, elles, jouent un rôle architectural.

Fondamentalement, on peut assimiler la croissance du pommier au modèle de RAUH, mais chez certains individus, où l'induction de dorsiventralité sur les branches est forte, on doit parler d'une transition vers le modèle de MASSART. Chez d'autres individus, le rythme de la ramification du tronc est moins net ; les étages sont flous et une transition est esquissée vers le modèle de ATTIMS (branches orthotropes) ou de ROUX (branches plagiotropes).

Le Cerisier correspond plus rigoureusement au modèle de RAUH, tandis que le Poirier (fig. 2) se distingue par une réitération spontanée du modèle à partir de méristèmes sur les branches et par une floraison située, en règle générale, sur des brachyblastes ; le modèle fondamental de cette espèce est cependant toujours celui de RAUH.

Rhamnus frangula, s'il persiste un doute à propos de la plagiotropie de ses branches, représente cependant en première instance le modèle de MASSART (fig. 35A). La structure en repos de son sommet rappelle celle qui existe chez certains Aspidosperma (Apocynaceae, modèle de MASSART) en Guyane (fig. 35B).

L'examen d'une trentaine d'autres espèces arborescentes de l'Europe vérifie que la majorité d'entre elles appartient aux modèles les moins spécialisés, notamment celui de RAUH et celui de TROLL, composés d'axes en principe tous équivalents.

- En guise de conclusion.

L'échange d'idées qui a eu lieu pendant ces jours d'étude a clairement démontré que les participants raisonnaient, a priori, à deux niveaux d'intégration différents. L'apport tropical se centrerait autour du dynamisme de la croissance, tandis que l'apport des chercheurs des régions tempérées concernait surtout les mécanismes de régulation de cette dynamique. Une image peut illustrer cette situation : en parlant des problèmes de circulation dans une ville, le premier point de vue concernerait les flux de trafic, et le deuxième les systèmes de priorité, les feux et les agents réglant la circulation.

Cette différence d'optique peut être expliquée par la différence entre les plantes étudiées. Les modèles les plus "souples" sont les plus abondamment représentés dans les régions tempérées - mais, en outre, les individus des espèces représentant ces modèles montrent très généralement un écart plus important, par rapport aux définitions-repères, que les végétaux des Tropiques (fig. 36). On peut dire que la morphogénèse tempérée est plus "élastique" que celle des régions intertropicales, ou encore que l'adaptabilité des architectures végétales est moins grande autour de l'équateur que sous des latitudes plus élevées.

Cette constatation donne lieu à quelques remarques. D'abord, M. CHAMPAGNAT en conclut qu'il vaut mieux étudier, en pays tempéré, des populations d'individus, mais, sous les Tropiques, les individus constituant la population. Ensuite, il est clair que, lorsqu'on a peu de prise sur une architecture végétale, moins stéréotypée, c'est vers les mécanismes de régulation que l'on se tourne pour comprendre les séries de formes qu'une plante réalise au cours de sa vie. Enfin, du point de vue tempéré, il faut une grande prudence pour aborder l'hérédité de la forme, parce que le "flou" morphogénétique au sein d'une espèce paraît bien pouvoir être expliqué par des régulateurs physiologiques : une même modification de l'architecture serait explicable par des mécanismes génétiques ou physiologiques (chaînes de corrélations).

Quels sont les régulateurs des différents dynamismes morphogénétiques ? La ramification est le résultat de l'activité de méristèmes, dont l'alternative activité/latence, et les facteurs déterminant le "choix" entre ces deux options, sont essentiels pour comprendre le végétal ramifié.

Les régulateurs seraient des corrélations de nature différente, par exemple les interactions qui existent entre les feuilles et les méristèmes. En général, les feuilles ont besoin d'un "amplificateur" pour exercer une influence sur la ramification, amplificateur qui peut être un autre méristème (CHAMPAGNAT). Le problème n'a pas été examiné de près pour les grandes feuilles que l'on trouve sous les Tropiques (HALLE).

Il est à se demander si le fait que les arbres tempérés soient caducifoliés introduit un certain flou dans la morphogénèse, comme le suggèrent des expériences de défoliation tropicale, menant à des variantes considérables du dynamisme d'origine, mais aussi des expériences sous conditions très artificielles en climat tempéré, où le méristème sortant de dormance sans interaction avec des feuilles montre une certaine liberté morphogénétique qui est cependant assez rapidement corrigée.

Une autre approche est l'étude de végétaux monocaules, par exemple en comparant le Papayer (Carica papaya L. - Caricaceae, modèle de CORNER) aux Palmiers du même modèle. Le premier forme des méristèmes latéraux latents qui peuvent, en cas de disparition de l'apex, former un nouveau tronc en sortant de leur latence ; chez les Palmiers, la plante meurt sans qu'une activité latérale se manifeste. Les causes de la latence des méristèmes latéraux sont probablement différentes, mais ceci reste à établir.

Pour l'étude des régulateurs en général, M. CHAMPAGNAT recommande de découper le processus morphogénétique en tranches définies dans le temps, et à rechercher les mécanismes de déclenchement de chacune d'entre ces phases. Cette optique s'accorde parfaitement avec les séquences de différenciations (HALLE¹ et OLDEMAN) et serait à accorder de plus près avec la conception d'un "équilibre de flux" (CHOUARD).

Cayenne, le 24 Mars 1973

R.A.A. OLDEMAN.