

Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux

Barthélémy D., Caraglio Y., Costes E.

Introduction

L'évolution des caractéristiques biologiques au cours du développement de l'organisme végétal

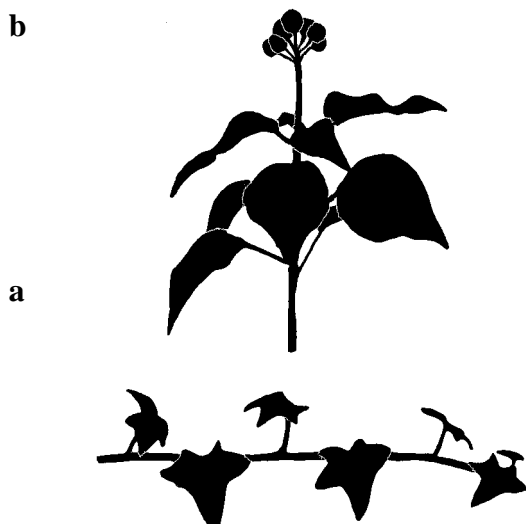
Le développement d'un organisme végétal s'effectue de la naissance à la mort par une succession de phases caractérisée par des changements morphologiques, anatomiques, physiologiques et biochimiques qui définissent son ontogénie.

Parmi ces changements, le passage d'un stade juvénile végétatif, durant lequel la plante est incapable de fleurir, à un stade adulte florifère est celui qui a suscité le plus de recherches, d'interrogations et de réflexions (Diels, 1906; Passecker, 1944, 1958; Rémy, 1951; Stokes et Verkerk, 1951; Schaffalitzky de Muckadell, 1954, 1959; Robbins, 1957, 1961; Wareing, 1961; Zeevaart, 1962; Stoutemeyer, 1964; Visser, 1964; Doorenbos, 1965; Picard, 1965; Visser et De Vries, 1970; Zimmerman, 1972; Borchert, 1976; Schwabé, 1976;...). Intervenant au terme d'une phase de maturation de l'organisme (Wareing, 1959), l'acquisition par une plante de l'"aptitude à la floraison" (Chouard, 1950) n'est toutefois pas le seul marqueur du passage d'une phase juvénile à une phase adulte.

Chez diverses espèces appartenant à des familles telles que les *Araceae* (Blanc, 1978,

1980, 1986), les *Marcgraviaceae* (Watson, 1886; Troll, 1937; Etifier, 1981), les *Moraceae* (Corner, 1976; Caraglio, 1985), ou encore les *Piperaceae* (Blanc et Andraos, 1983), on note ainsi, au cours de l'ontogénèse, le passage d'une phase juvénile grimpante et non florifère à une phase adulte érigée et reproductive.

Figure 1. Phase juvénile grimpante (a) et adulte érigée (b), chez le Lierre, *Hedera helix* L., d'après Brink



Dans le cas mieux connu du Lierre (**fig. 1**), *Hedera helix* L. (*Araliaceae*), il a été montré (Doorenbos, 1954; Brink, 1962; Poethig, 1990) que ce comportement s'accompagnait d'une modification de nombreuses caractéristiques comme, l'aptitude à l'émission de racines adventives ou au bouturage, ou encore la forme, l'anatomie, la teneur en anthocyanes et la disposition sur les axes des organes foliaires,...

De telles variations des caractéristiques morphologiques au cours de l'ontogénie sont en fait très communes. Elles ont pu être décrites pour des types biologiques très variés et concernent des phénomènes aussi divers que: la marcescence (ou rétention des feuilles en hiver) des jeunes individus de plusieurs espèces comme le Chêne ou le Hêtre (Schaffalitzky de Muckadell, 1954, 1959), le développement d'épines au stade juvénile (Frost, 1938; Webber et Batchelor, 1948; Trippi, 1963), le port divariqué juvénile de plusieurs arbustes de Nouvelle Zélande (Cockayne, 1912; Rattenbury, 1962; Wardle, 1963; Philipson, 1964; Went, 1971; Böcher, 1977; Greenwood et Atkinson, 1977; Tomlinson, 1978,...), l'hétérophyllie de nombreux conifères (Koch, 1873; Carrière, 1880; Hochtetter, 1880; Beissner, 1888,...) ou de diverses espèces originaires d'Australie (Barthélémy, 1983), des Iles Mascareignes (Balfour, 1879; Vaughan et Wiehe, 1939; Rivals, 1952; Friedmann et Cadet, 1976), ou encore de Nouvelle Calédonie (Virot, 1956),...

Particulièrement spectaculaire chez les plantes à développement dit "hétéroblastique" (Goebel, 1900), dont nous venons de voir quelques exemples, et chez lesquelles le passage à l'état adulte est marqué par un changement abrupt de divers caractères, l'évolution des caractéristiques

morphologiques des divers éléments mis en place au cours de l'ontogénèse, peut être beaucoup plus graduelle. Elle caractérise alors les plantes à développement dit "homoplastique" (Goebel, 1900), dont beaucoup d'exemples sont fournis dans la littérature tant chez les herbacées (**fig. 2**) que chez les ligneux (Troll, 1937; Stephens, 1944; Ashby, 1949; Edelin 1984; Poethig, 1990).

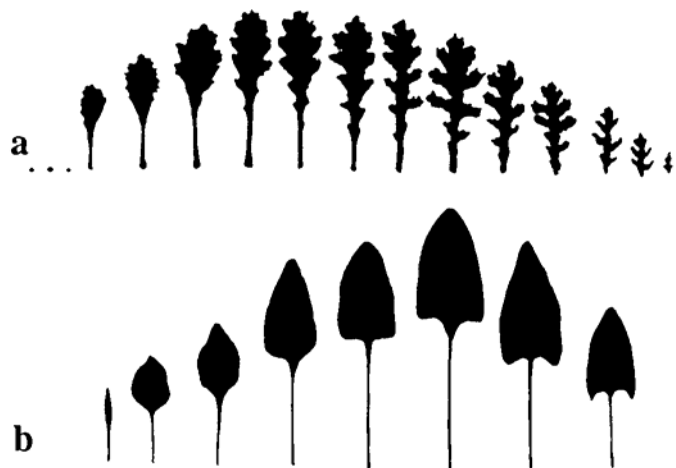


Figure 2. Feuilles successives d'un Sénéçon (a), d'après Baillaud et Courtot (1955), et de la Betterave à sucre (b), d'après Ashby (1949).

"Dans de tels cas, la notion de gradient permet d'exprimer les variations progressives des caractères morphologiques en fonction de l'âge de la plante au moment où se sont différenciées les parties considérées (Prat, 1945)" (Baillaud et Courtot, 1955).

Les limites de la notion d'"âge chronologique"

Nous voyons donc que le développement d'un organisme végétal passe par une succession de phases qui peuvent être identifiées par un ensemble de critères biologiques. La durée moyenne de chaque phase est plus ou moins fixée pour chaque espèce (Zimmerman, 1972; Hackett, 1985) et l'on peut ainsi, très généralement, déterminer l'âge moyen à partir duquel une plante est susceptible de produire ses premières fleurs (**tabl. 1**).

Cet "âge chronologique" ou "âge physique" (Ritterbusch, 1990) ou "calendar age" (Gatsuk *et al.*, 1980), exprimable selon les cas en jours, mois ou années après la germination n'est toutefois pas suffisant pour rendre compte des modifications ontogéniques observées chez

Tableau 1. Durée de la phase juvénile chez quelques arbres forestiers, d'après Wareing (1959).

ESPECE	PERIODE JUVENILE (en années)
<i>Pinus sylvestris</i>	5-10
<i>Larix decidua</i>	10-15
<i>Pseudotsuga taxifolia</i>	15-20
<i>Picea abies</i>	20-25
<i>Abies alba</i>	25-30
<i>Fraxinus excelsior</i>	15-20
<i>Acer pseudoplatanus</i>	15-20
<i>Quercus robur</i>	25-30
<i>Fagus sylvatica</i>	30-40

les végétaux.

Il n'est pas rare en effet que, pour une même espèce, des individus de même âge chronologique mais poussant dans des conditions différentes aient atteint des stades ontogéniques très différents. "Dans une forêt de sapin, par exemple, il peut y avoir quelques arbres de 70 ans qui n'ont jamais produit de graines alors que d'autres du même âge (calendar age) sont activement reproducteurs" (Gatsuk *et al.*, 1980). Dans la nature, il est ainsi courant de rencontrer des arbres âgés présentant des caractéristiques juvéniles (Thiébaud, 1986; Sabatier *et al.*, 1995). De manière plus générale, nombreux sont les travaux qui montrent que la durée de la phase juvénile est fortement influencée par le milieu (Doorenbos, 1955; Zimmerman, 1972; Barthélémy, 1986, 1988), et il est couramment admis que l'apparition de la floraison chez une espèce est davantage liée à la formation d'un nombre minimum de noeuds (Purvis, 1934; Abbot, 1970, 1977; Raimbault, 1984) ou encore à l'acquisition par celle-ci d'une taille (Wareing, 1959, 1961; Wareing et Robinson, 1963; Kozlowski, 1971) ou d'un degré de différenciation (Barthélémy, 1988) minima qu'à un nombre de jours, de mois ou d'années particulier.

A un instant donné, un organisme végétal peut ainsi être caractérisé non seulement par son "âge chronologique", mais également par toute une série de critères biologiques qui indique son état de développement. C'est cette deuxième caractéristique qui a été diversement appelée:

- "âge biologique" par Levin (1966);
- "âge physiologique" par Robbins (1957), Schaffalitzky de Muckadell (1959), Grubb (1977);
- "âge ontogénique" par Passecker, (1977);
- "age state" par Uranov (1975), Gatsuk *et al.* (1980).

Les niveaux d'application de la notion d'"âge physiologique"

Ces notions, si elles traduisent l'état global d'un végétal à diverses étapes de son ontogénie, ne rendent néanmoins pas compte de la diversité de comportement et de structure de toutes les parties d'un même individu, à un âge chronologique ou un stade de développement donné.

- Ainsi, lors de l'apparition de la floraison chez une plante, seuls certains méristèmes sont capables de produire une inflorescence (Barthélémy, 1988).
- Chez des plantes à développement hétéroblastique comme les *Eucalyptus* (Jacobs, 1955)

ou les *Acacia* à phyllodes (Borchert, 1964), il n'est pas rare de voir réapparaître au sein d'une couronne "adulte" des rameaux présentant des caractéristiques juvéniles. Ces "réversions" morphogénétiques peuvent se manifester spontanément (Barthélémy *et al.*, 1992) ou à la suite de divers traitements chez plusieurs autres espèces (Doorenbos, 1954; Robbins 1957; Schaffalitzky de Muckadell, 1959; Moorby et Wareing, 1963; Nozeran *et al.*, 1982; Hackett, 1985).

- Dans certains cas, un même individu présente une alternance régulière (**fig. 3**) ou une coexistence (**fig. 4**) de pousses juvéniles et de pousses adultes rendant la distinction de ces deux phases difficile sinon impossible.

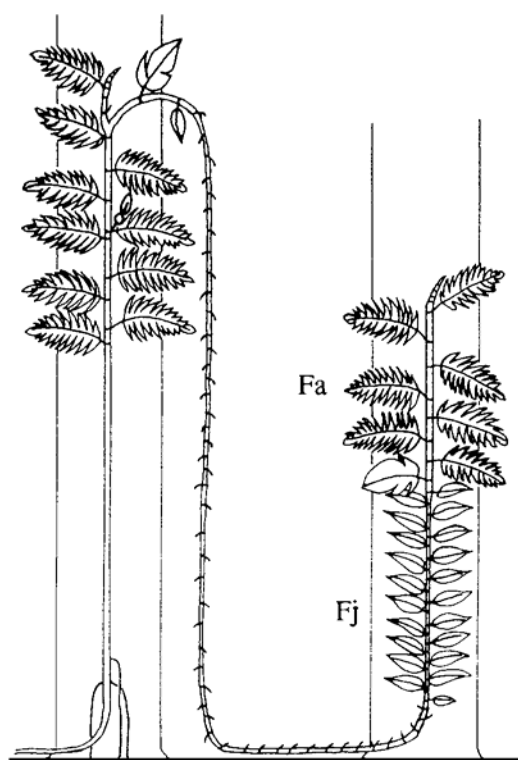


Figure 3. Alternance de feuilles de type juvénile (Fj) et de feuilles de type adulte (Fa) chez une Araceae tropicale: *Rhaphidophora korthalsii* Schott., d'après Blanc (1982).

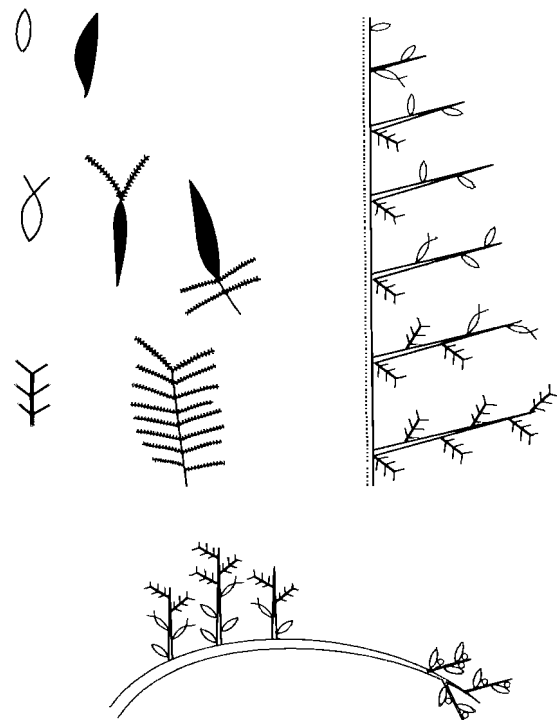


Figure 4. Evolution de l'âge physiologique chez *Acacia melanoxylon*. **d**: répartition des feuilles juvéniles (a), de transition (b) et adultes (c) sur l'axe principal et les rameaux latéraux d'un jeune individu; **e**: réapparition de feuilles juvéniles dans la partie proximale et floraison dans la partie distale d'une tige arquée, d'après Borchert (1964).

De manière générale, un organisme végétal, à tout moment, peut être considéré comme une "métapopulation" (White, 1979) de sous-éléments qui, bien qu'homologues, ne présentent pas tous les mêmes caractéristiques biologiques.

Notre propos est ici de montrer que, malgré l'existence évidente de stades ontogéniques identifiables par des caractéristiques biologiques, la notion d'"âge physiologique" peut être

appliquée, non seulement au niveau de la structure globale, caractéristique du stade considéré, mais également au niveau des sous-éléments qui constituent l'architecture d'une plante.

LE DEVELOPPEMENT ARCHITECTURAL DES ARBRES

Introduction

L'analyse architecturale des végétaux (Hallé et Oldeman, 1970; Oldeman, 1974; Hallé *et al.*, 1978; Edelin, 1977, 1984; Barthélémy, 1988, 1991; Barthélémy *et al.*, 1989, 1991; Sanoja, 1992) a montré que les diverses parties d'une plante s'organisent de manière précise et ordonnée au cours de son ontogénèse. Les résultats obtenus dans ce domaine sont donc précieux pour comprendre l'évolution de la structure et de l'agencement des sous-éléments qui composent l'organisation globale d'un individu au cours des phases successives de son développement. Dans ces études, les végétaux ligneux en général et les arbres en particulier occupent une place de choix. Par la lente expression de leur ontogénie et par leur longue durée de vie, ils expriment en effet pas à pas leur séquence de développement et constituent ainsi un matériel idéal pour comprendre et analyser la succession d'étapes qui jalonnent la vie d'un organisme végétal.

La mise en place de l'architecture élémentaire

La mise en place de l'architecture élémentaire d'une plante présente des traits communs à l'ensemble des végétaux. Néanmoins, pour bien comprendre l'évolution de la structure des sous-éléments et leur organisation progressive lors des premiers stades de développement, nous l'étudierons à partir d'un exemple avant de tenter une généralisation.

***L'exemple du Frêne commun, Fraxinus excelsior L. (Oleaceae)*¹**

En régénération naturelle, la germination du Frêne s'effectue à l'ombre du sous-bois. Vers la fin du mois d'avril, le fruit ailé donne naissance à une plantule dont la tige courte et non ramifiée porte deux cotylédons et une paire de feuilles simples et dentées (**fig. 5a**). Au cours des années suivantes, l'axe épicotylé, toujours non ramifié, émet des pousses annuelles courtes mais de taille croissante. Ces pousses sont constituées d'un petit nombre d'entre-noeuds auxquels sont associées une à deux paires de cataphylles proximales, tandis que la partie distale porte deux à trois paires de feuilles assimilatrices, d'abord à trois (**fig. 5b**), puis cinq (**fig. 5c**) et sept folioles d'une année à la suivante. A partir d'un certain nombre d'années, variable en fonction des conditions du milieu, la ramification fait son apparition (**fig. 5d**). Les feuilles sur le tronc sont alors de type adulte avec 9 à 13 folioles. Les premières branches formées ont une structure de rameau court et sont constituées par une série de pousses annuelles courtes, non ramifiées, portant une à deux paires de cataphylles proximales et une à deux paires de feuilles distales composées de 5 à 7 folioles (**fig. 5e**).

¹ Le Frêne commun est une espèce largement répandue dans toute l'Europe où il atteint sa limite orientale en Russie centrale. Dans les régions méditerranéennes, on le trouve uniquement en altitude. Cet arbre peut atteindre 40 mètres de haut, bien que sa hauteur habituelle soit d'une vingtaine de mètres (Wardle, 1961). Les résultats présentés ici ont été obtenus à partir de l'observation d'individus poussant en régénération naturelle en zone de montagne dans le Dauphiné français, en Isère et en Savoie. Dans ce travail, nous nous sommes attachés à ne dégager que les processus de croissance communs à tous les individus de cette espèce et n'analyserons pas les variations dues à l'environnement ou à des traitements sylvicoles particuliers. Les études sur le Frêne présentées dans ce travail ont été financées par l'Institut pour le Développement Forestier dans le cadre d'une convention avec l'unité de modélisation des plantes du C.I.R.A.D.

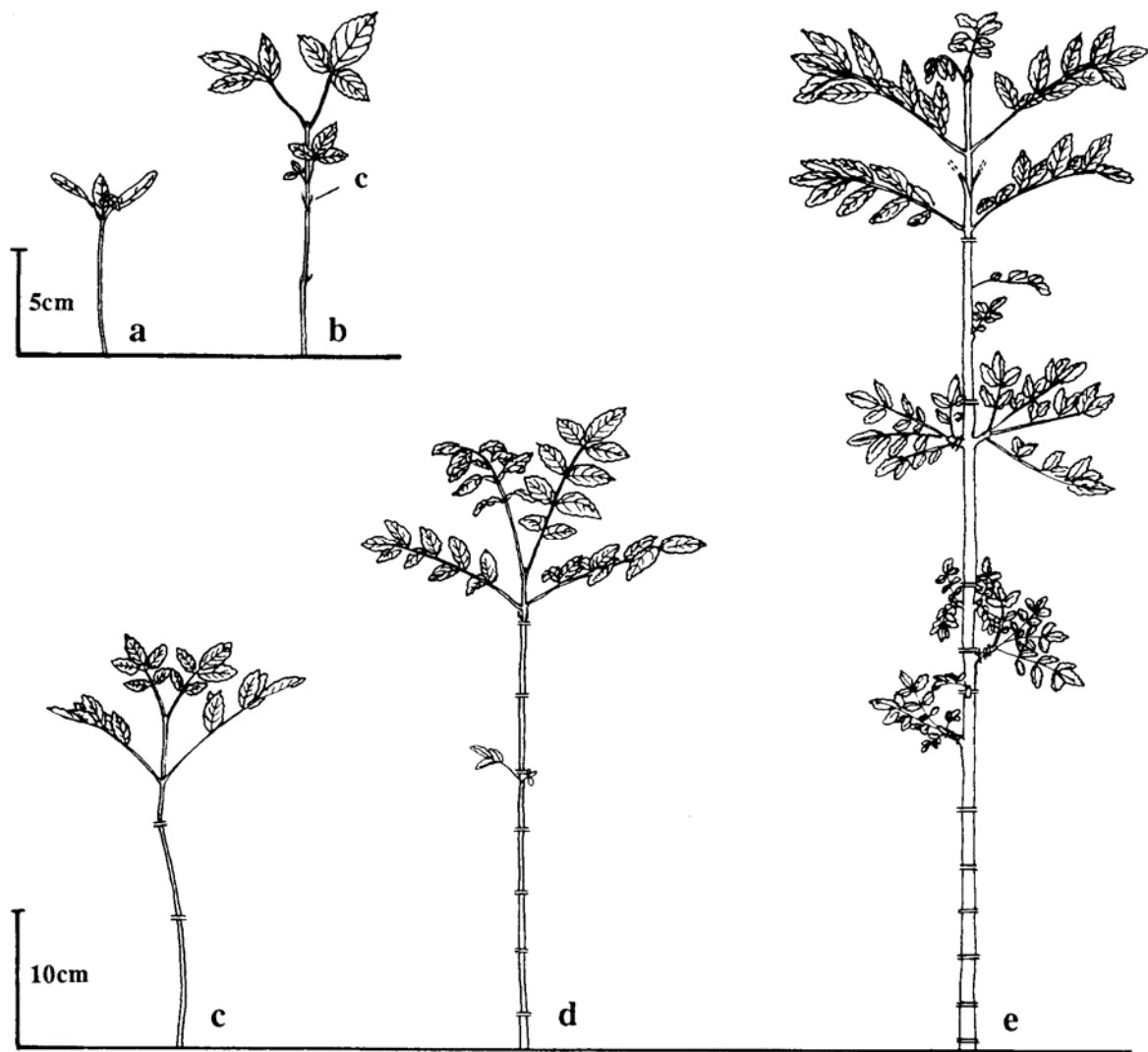


Figure 5. Premiers stades de développement du Frêne commun, *Fraxinus excelsior* L.
a, b, c, d, e: stades successifs; (#): arrêt de croissance hivernal; c: cataphylle.

Sur des individus plus âgés, mais toujours en sous-bois, on observe que les pousses annuelles successivement émises par le tronc présentent, de la base au sommet de l'arbre, une taille et un nombre d'entre-nœuds croissants (**fig. 6**).

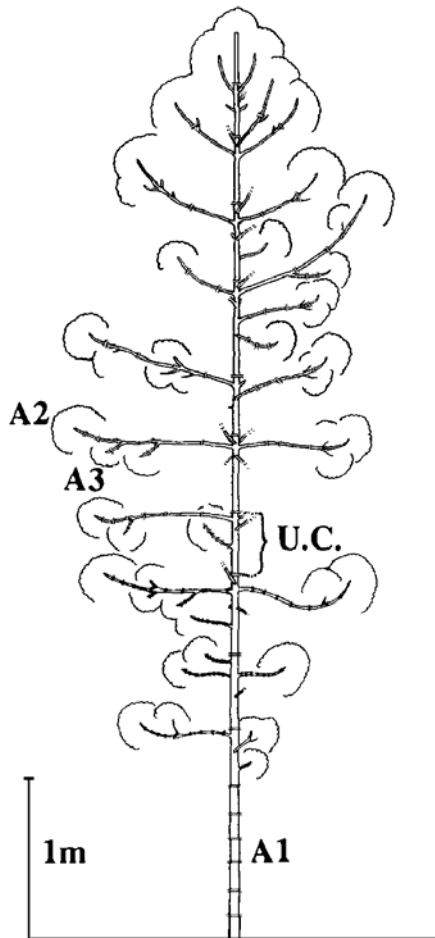


Figure 6. Jeune Frêne en sous-bois. A1, A2, A3: ordres successifs de ramification; U.C.: unité de croissance; (#): arrêt de croissance hivernal.

aux axes latéraux portés dans la zone proximale des U.C. du tronc.

L'arbre poursuit son développement et le tronc forme chaque année des pousses relativement équivalentes, longues et qui portent de 6 à 9 paires de feuilles assimilatrices. Sur ces pousses, des branches vigoureuses commencent à se développer en position distale, tandis qu'en position proximale naissent des axes latéraux plus courts dont la structure est comparable à celle des rameaux insérés sur les branches.

Progressivement, les branches basses les plus grêles commencent à mourir et à s'élaguer, tandis que la ramification devient plus abondante et régulière sur les branches vigoureuses portées au sommet des U.C. du tronc.

Dans la partie basse de l'arbre, les branches ne sont pas ramifiées et correspondent à une succession de pousses annuelles courtes ne portant qu'une à deux paires de feuilles assimilatrices.

Dans la partie haute de l'arbre, les unités de croissance (U.C.) du tronc sont plus grandes et portent 6 à 9 paires de feuilles assimilatrices; elles sont aussi davantage ramifiées que les précédentes et donnent naissance à des branches dont la vigueur décroît en fonction de leur insertion plus proximale sur l'U.C. Selon ce gradient acrotone, les pousses annuelles du tronc portent dans leur partie distale des branches dont les pousses annuelles constitutives sont longues, portent 5 à 7 paires de feuilles assimilatrices et peuvent elles-mêmes se ramifier l'année qui suit leur formation. Les rameaux portés par ces branches ont alors une structure tout à fait identique aux premiers axes latéraux formés par l'arbre plus jeune (c'est-à-dire par les premières pousses annuelles développées à la base du tronc). Ils sont également semblables

L'arbre adulte a une forme élancée et présente une structure simple entièrement hiérarchisée autour du tronc. Il présente une "unité architecturale" (Barthélémy, Edelin et Hallé, 1989, 1991) composée par trois types d'axes (**fig. 7**):

- le tronc, orthotrope, monopodial à croissance et ramification rythmiques qui est constitué par une succession de pousses annuelles longues portant chacune environ 8 à 10 paires de feuilles assimilatrices et 3 à 5 paires d'axes latéraux,

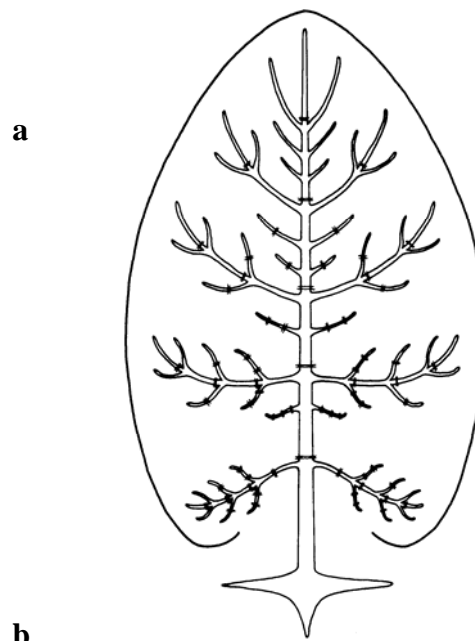
- les branches qui sont insérées au niveau des noeuds de la partie distale des pousses annuelles du tronc; elles ont les mêmes caractéristiques de croissance et de ramification que ce dernier, mais sont néanmoins constituées par des pousses annuelles plus courtes ne portant que 5 à 8 paires de feuilles assimilatrices. Elles sont également moins ramifiées que les pousses du tronc, et portent généralement 1 à 2 paires de rameaux.

- les rameaux, qui sont portés par les branches et sur la partie proximale des U.C. du tronc. Ils ont un développement limité et se construisent par une succession d'U.C. courtes, non ramifiées et munies de 2 à 4 paires de feuilles assimilatrices.

La floraison apparaît généralement à ce stade et les inflorescences mâles ou femelles sont portées latéralement par tous les types d'axe.

Conclusion

L'analyse du développement du Frêne jusqu'au stade adulte montre que la mise en place



A1 (tronc)	A2 (branches)	A3 (rameaux)
Orthotrope vertical	Orthotropes redressées s'affaissant avec l'âge	Orthotropes dressés à pendants
U.C. longues	U.C. de taille moyenne	U.C. courtes
Phyllotaxie opposée décussée	Phyllotaxie opposée décussée	Phyllotaxie opposée décussée
Abondamment ramifié	Moyennement ramifiées	Non ramifiés
Ne s'élague pas	Elagage à long terme	Elagage à moyen terme
Porte la sexualité	Porte la sexualité	Porte la sexualité

Figure 7. Unité architecturale du Frêne commun.

a: schéma de l'arbre vu en élévation.

b: caractéristiques des différentes catégories d'axes.

de son architecture élémentaire s'effectue de manière progressive et graduelle selon une séquence de différenciation précise et ordonnée, au cours de laquelle les différents types d'axes présentent des caractéristiques qui évoluent au cours du développement. Le tronc s'installe et forme tout d'abord de petites pousses annuelles non ramifiées. Progressivement ces pousses annuelles montrent d'autres caractéristiques, deviennent plus vigoureuses et acquièrent la possibilité de se ramifier. Les premiers axes latéraux formés ont une structure proche de celle qui caractérisait le tronc dans les premières années de sa vie. Au cours du développement de l'arbre, l'évolution de la structure des pousses du tronc se poursuit, tandis que les branches elles-mêmes commencent à s'individualiser puis à se ramifier. Au cours de l'ontogénie, on assiste ainsi à un transfert progressif des caractéristiques présentées par la base du tronc, au moment de sa formation, vers les branches puis les rameaux. Ceci traduit le processus d'*intercalation* mis en évidence par Edelin (1984) à partir de l'analyse de divers arbres tropicaux: tout ce passe comme si les pousses du tronc, puis celles des branches s'"intercalaient" progressivement et successivement entre les structures périphériques, les plus différenciées, représentées chez le Frêne par des pousses courtes dont la succession édifie les rameaux de cette espèce.

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'ontogénie, 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, 1991) d'une espèce donnée (*cf. fig. 7*).

Bien que la notion de catégorie d'axes soit dans une large mesure superposable à celle d'ordre de ramification, ces deux notions ne doivent toutefois pas être confondues car d'autres phénomènes peuvent déterminer la nature d'une production axillaire. Ainsi, chez un jeune Frêne, même si le tronc, les branches et les rameaux correspondent très généralement à des ordres de ramification croissants, les structures les plus différenciées (*cf. les rameaux*) peuvent naître directement sur le tronc, soit sur les premières U.C. émises par celui-ci (phénomène d'*intercalation*), soit dans la partie proximale des U.C. du tronc de l'arbre adulte (acrotonie).

De façon plus nette encore, chez des plantes à rameaux courts comme le Cèdre (Sabatier et Barthélémy, 1995) ou le Merisier (**fig. 8**), ces structures particulières, que l'on peut considérer comme les plus différenciées, sont toujours localisées à la périphérie de l'arbre et se retrouvent, par le jeu des divers gradients cités ci-dessus, portées par toutes les autres catégories d'axes.

Révélaient la hiérarchie qui existe à un moment donné entre les divers constituants d'une plante, l'identification de son unité architecturale montre également que, *pour un stade ontogénique déterminé, toutes les parties du végétal n'ont pas les mêmes caractéristiques biologiques*. Dans le cas du Merisier par exemple, si l'on considère que les rameaux courts correspondent à un état de différenciation donné, il convient alors d'admettre que seul un certain nombre de méristèmes donne naissance à ces structures particulières.

Traduisant un niveau d'organisation fondamental de l'organisme végétal, l'unité architecturale exprime une phase clé du développement de l'arbre. A ce stade, la plante exprime toutes les catégories d'axes qualitativement différentes qui ne seront plus que "répétées" par la suite. Parfaitement exprimées à un moment donné, les caractéristiques de ces catégories d'axes sont néanmoins susceptibles d'évoluer au cours de leur vieillissement et des phases ultérieures du développement.

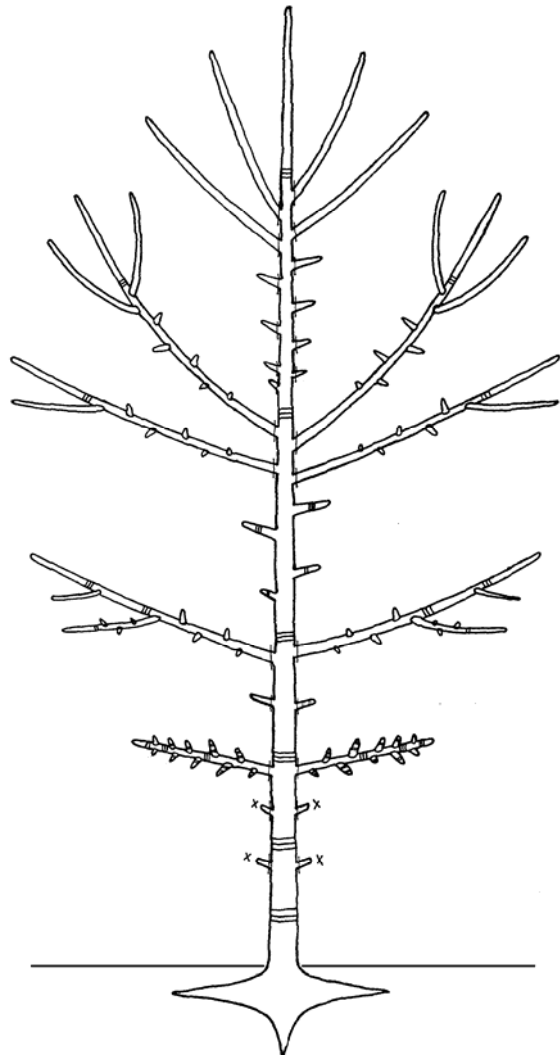


Figure 8. Jeune Merisier conforme à son unité architecturale, d'après Caraglio (1996).

Le développement ultérieur de l'arbre

Si les divers événements cités précédemment traduisent la mise en place de l'architecture ou la hiérarchie qui existe à un moment donné entre les diverses parties qui la constituent, ils ne décrivent pas l'évolution ultérieure de celles-ci. L'analyse du devenir des entités mises en place est alors nécessaire pour comprendre leur vieillissement au cours de l'ontogénèse. Par souci de clarté, nous analyserons successivement le vieillissement des structures latérales chez l'arbre jeune, puis le vieillissement global de l'arbre, que celui-ci demeure conforme à son unité architecturale toute sa vie ou qu'il présente au terme de son développement une structure plus complexe, réitérée. Cette séparation, bien qu'arbitraire, se justifie par les niveaux d'organisation différents qu'elle considère.

Le vieillissement des structures latérales

Chez le Frêne, conformément au processus d'intercalation, nous avons vu que l'établissement de l'arbre s'exprime par la mise en place, sur le tronc, de pousses annuelles de taille croissante qui portent des structures latérales de plus en plus vigoureuses. L'analyse du devenir de toutes ces structures latérales montre qu'il est directement lié à leur vigueur initiale. Ainsi, mis à part les U.C. successives des rameaux courts qui conservent les mêmes caractéristiques jusqu'à la mort de ces derniers, les pousses annuelles successivement émises par tous les autres axes, quelle que soit leur position dans l'arbre, présentent une évolution progressive de leurs caractéristiques morphologiques au cours de l'ontogénie. Chez le Frêne, le terme de cette évolution est marqué par la formation de pousses annuelles courtes, monocycliques, non ramifiées et composées d'un petit nombre d'entre-nœuds qui préfigure la mort du rameau concerné (**fig. 9**). Le nombre d'années à partir duquel un axe développe de telles structures et sa durée de vie sont alors directement liés à sa vigueur initiale, c'est-à-dire à sa position dans l'arbre et au stade ontogénique considéré. Sur l'arbre jeune conforme à son unité architecturale, la vigueur des U.C. initiales, le nombre d'U.C. successives formées avant la mise en place d'U.C. courtes, terminales et non ramifiées, ainsi que la durée de vie d'un axe latéral seront d'autant plus élevés que l'on considère les branches ou les rameaux, que ces derniers soient portés par les branches ou directement par le tronc.

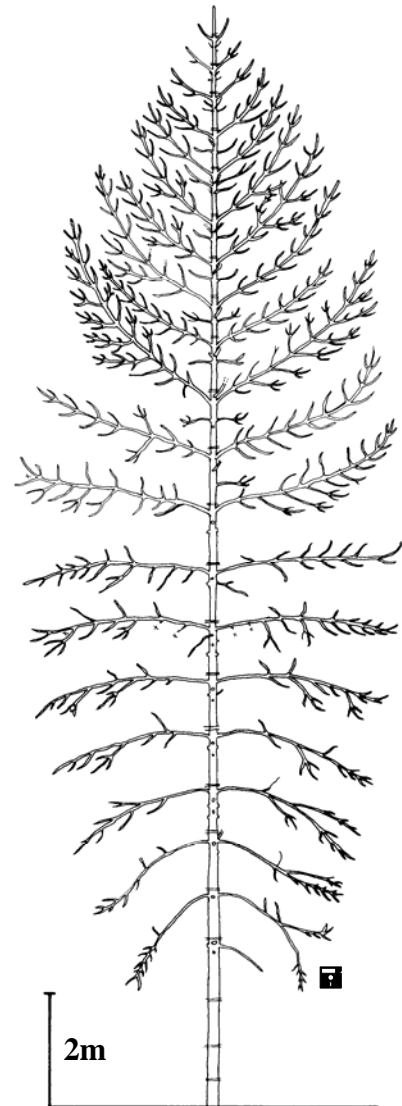


Figure 9. Mortalité (■) et début d'élagage (...) des rameaux et des branches basses chez un jeune Frêne.

Sur une population homogène de Peupliers noirs âgés de 9 ans (Caraglio *et al.*, 1990), si l'on considère l'évolution de la distribution du nombre d'entre-nœuds des pousses annuelles successives des branches ou des rameaux, on constate que, même si la moyenne du nombre d'entre-nœuds est toujours plus élevée pour les U.C. des branches que pour celles des rameaux, celle-ci diminue régulièrement d'une U.C. à la suivante quelle que soit la catégorie d'axes

concernée (fig. 10).

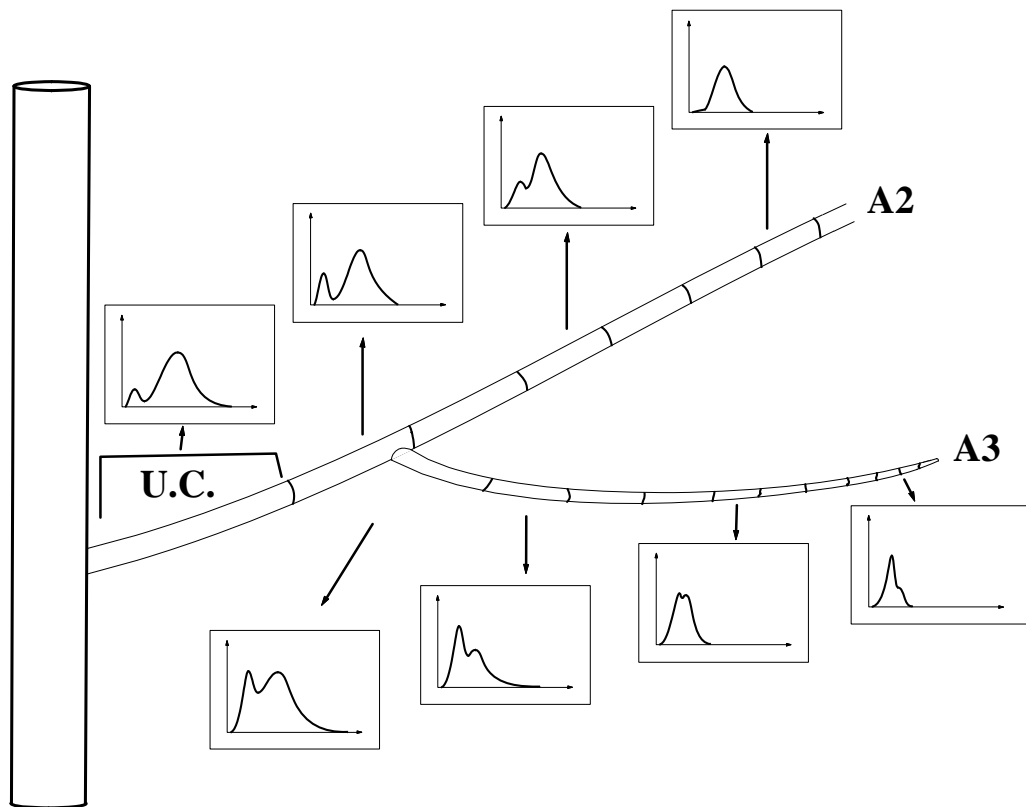


Figure 10. Evolution de la distribution du nombre d'entre-noeuds (en abscisses) et diminution du nombre moyen d'entre-noeuds des U.C. successives des branches (A2) et des rameaux (A3) d'un lot homogène de Peupliers noirs âgés de 9 ans, d'après Caraglio *et al.* (1990). En ordonnées: effectifs de chaque classe de nombre d'entre-noeuds par U.C.

Chez diverses espèces comme le Cèdre (Masotti, 1993; Masotti *et al.*, 1995; Sabatier *et al.*, 1995) ou l'Épicéa (Ribeyrolles, 1993; Colin *et al.*, 1995), on note que, même si l'acrotonie des pousses annuelles du tronc, confère aux branches insérées en position distale une forte vigueur initiale, les caractéristiques de leurs pousses constitutives finissent, à partir d'un certain nombre d'années, par être les mêmes que celles des pousses composant les rameaux plus grêles portés par la partie proximale de ces mêmes pousses.

Chez le Pin sylvestre (Moorby et Wareing, 1963) ou le Pin d'Alep (Martinez, 1993), il a été montré que, quelle que soit leur vigueur initiale, toutes les branches et les rameaux d'un arbre finissent par présenter, au terme de leur séquence de différenciation, les mêmes caractéristiques, à savoir la formation d'U.C. courtes, monocycliques et porteuses de cônes mâles. Ce phénomène n'est pas propre à ces deux espèces et s'observe en fait couramment dans le genre *Pinus* (données

non publiées).

L'analyse du devenir des structures latérales d'un arbre montre que leur vieillissement s'exprime toujours par une diminution progressive de la vigueur des pousses qu'ils ont successivement formées au cours de leur ontogénie. Cette évolution des caractéristiques biologiques d'une entité au cours de son ontogénèse traduit ainsi une "dérive" (Reffye de et al., 1991) qui apparaît comme une composante même de son développement. L'expression plus ou moins rapide ou plus ou moins intense de cette dérive des caractéristiques biologiques des pousses au cours de l'ontogénie, ne va alors dépendre que de la nature et de la vigueur initiale du rameau considéré: lente sur les axes les plus vigoureux, l'expression de ce gradient est d'autant plus rapide que l'on considère les axes les plus grêles. Sur les catégories d'axes ultimes, comme les rameaux courts par exemple, cette dérive ne s'exprime plus, les pousses constitutives de ces structures présentant d'emblée un stade ultime de différenciation que les autres catégories d'axes mettent un nombre supérieur d'années à atteindre.

Le vieillissement de l'arbre conforme à son unité architecturale

Sur l'arbre jeune qui possède un tronc dominant, la dérive ne s'exprime nettement qu'au niveau des structures latérales, au sein desquelles tous les axes ont tendance à acquérir les mêmes caractéristiques finales. On aboutit ainsi au développement de structures très homogènes à la périphérie des branches âgées. Avec le vieillissement de l'arbre, c'est l'ensemble des structures mises en place, y compris le tronc, qui va être progressivement affecté, traduisant ainsi le vieillissement global de l'organisme.

Chez le jeune Cèdre, le développement de toutes les catégories d'axes latéraux portés par le tronc aboutit, en périphérie des branches, à la formation plus ou moins rapide de petites U.C. courtes et non ramifiées (Masotti *et al.*, 1995). Sur l'arbre âgé, le tronc lui-même perd sa dominance et acquiert progressivement la structure des branches lors de la formation de la "table" qui marque la fin de sa croissance en hauteur (Sabatier *et al.*, 1995).

Chez *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl., Edelin (1977) montre que, quel que soit l'axe considéré, son développement implique une évolution vers la plagiotropie des unités de croissance successivement émises, mais la vitesse d'évolution des axes vers ce caractère est d'autant plus forte qu'ils correspondent à des ordres de ramification plus élevés (**fig. 11**).

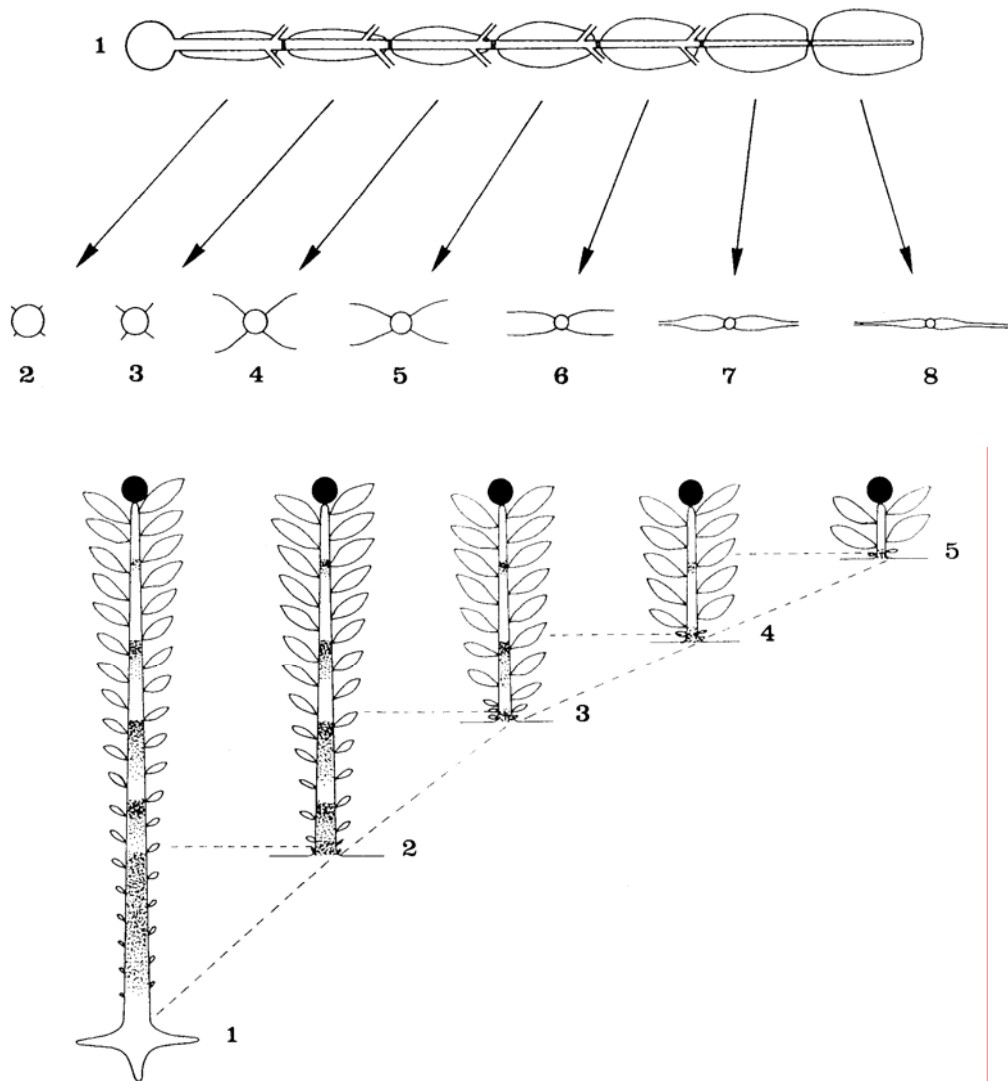


Figure 11. Représentation théorique de l'évolution vers la plagiotropie des pousses successives d'un même axe (en haut) ou en fonction de l'ordre de ramification (en bas) chez *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl., d'après Edelin (1977).

Chez de vieux Pins maritimes, il a pu être observé que les dernières U.C. du tronc étaient courtes, non ramifiées, monocycliques et portaient des cônes mâles (Loup, com. pers.), ce qui caractérise aussi le fonctionnement des branches âgées chez cette espèce (observations non publiées).

Chez l'Orme du Japon (**fig. 12**), ou l'Abricotier, il a été montré (Reffye de *et al.*, 1991;

Costes, 1993) que les différences morphologiques qui permettent de distinguer les rameaux longs des rameaux courts sur l'arbre jeune ont tendance à s'amenuiser avec l'âge du végétal, les rameaux longs ayant tendance à acquérir progressivement des caractéristiques très proches de celles des rameaux courts lors du vieillissement de l'arbre. Dans ce cas, bien que le développement soit entièrement sympodial, on retrouve la même dérive des caractéristiques biologiques qui s'exprime alors d'un relais au suivant et traduit le vieillissement coordonné des méristèmes successivement impliqués dans la construction des séries sympodiales qui forment la structure de l'arbre.

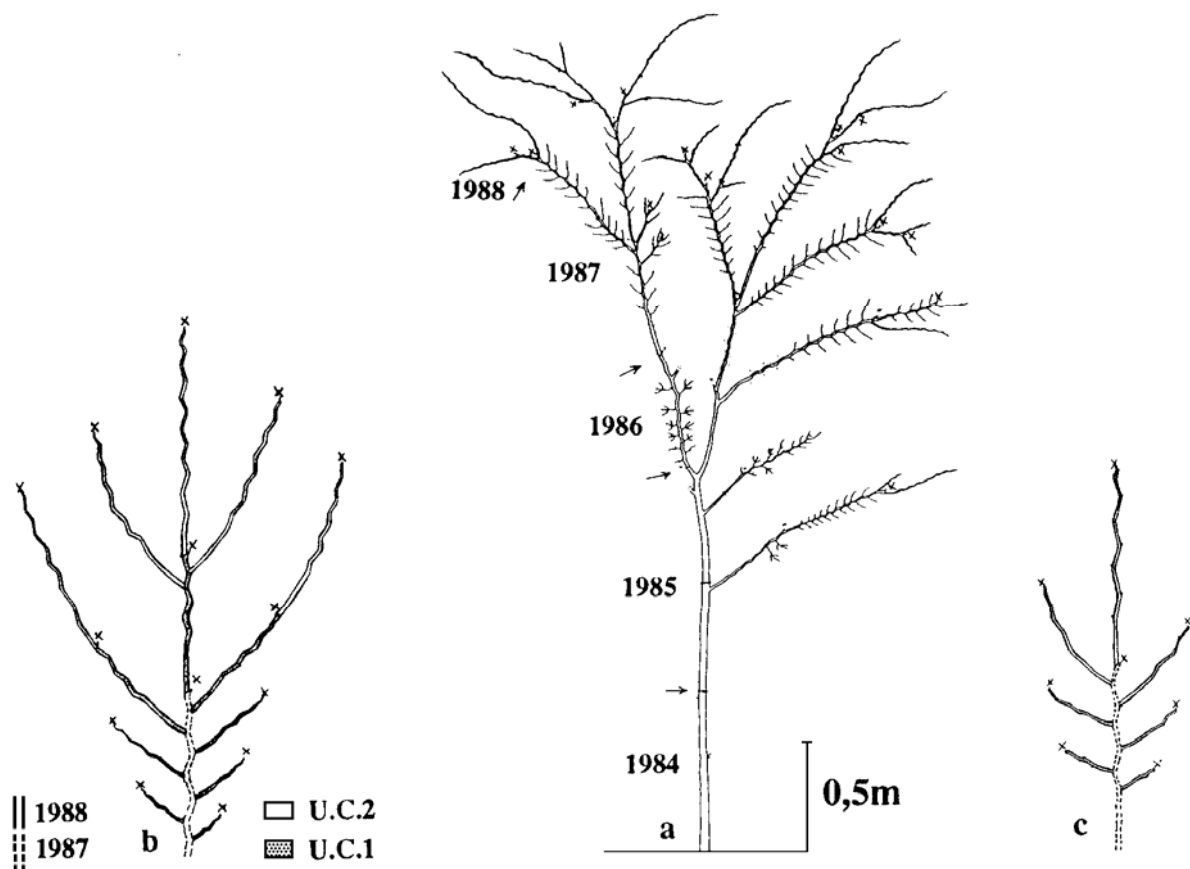


Figure 12. *Zelkova serrata* (Thunb.) Makino. **a:** rameaux courts et rameaux longs sur un arbre de 6 ans. **b:** pousse annuelle bicyclique des relais dominants sur un arbre de 6 ans. **c:** pousse annuelle monocyclique des relais dominants sur un arbre de 100 ans (noter la similitude avec les rameaux courts des arbres de 6 ans).

Chez d'autres espèces sympodiales à architecture modulaire, il a de même pu être montré que l'influence de la dérive s'exprimait d'un module au suivant au cours du développement affectant ainsi tous les méristèmes successivement émis dans une même succession sympodiale (Barthélémy, 1988). Chez *Isertia coccinea* par exemple (**fig. 13**), tous les axes parcourent la même séquence de différenciation les conduisant à la transformation de leur méristème terminal

en inflorescence. Le nombre d'entre-noeuds formés par un axe sous son inflorescence terminale est toutefois lié à sa position dans l'arbre. On observe notamment que celui-ci diminue régulièrement lorsqu'on passe du tronc aux branches puis aux rameaux, en fonction de l'insertion plus distale des branches sur le tronc, et d'un module au suivant dans une même succession sympodiale.

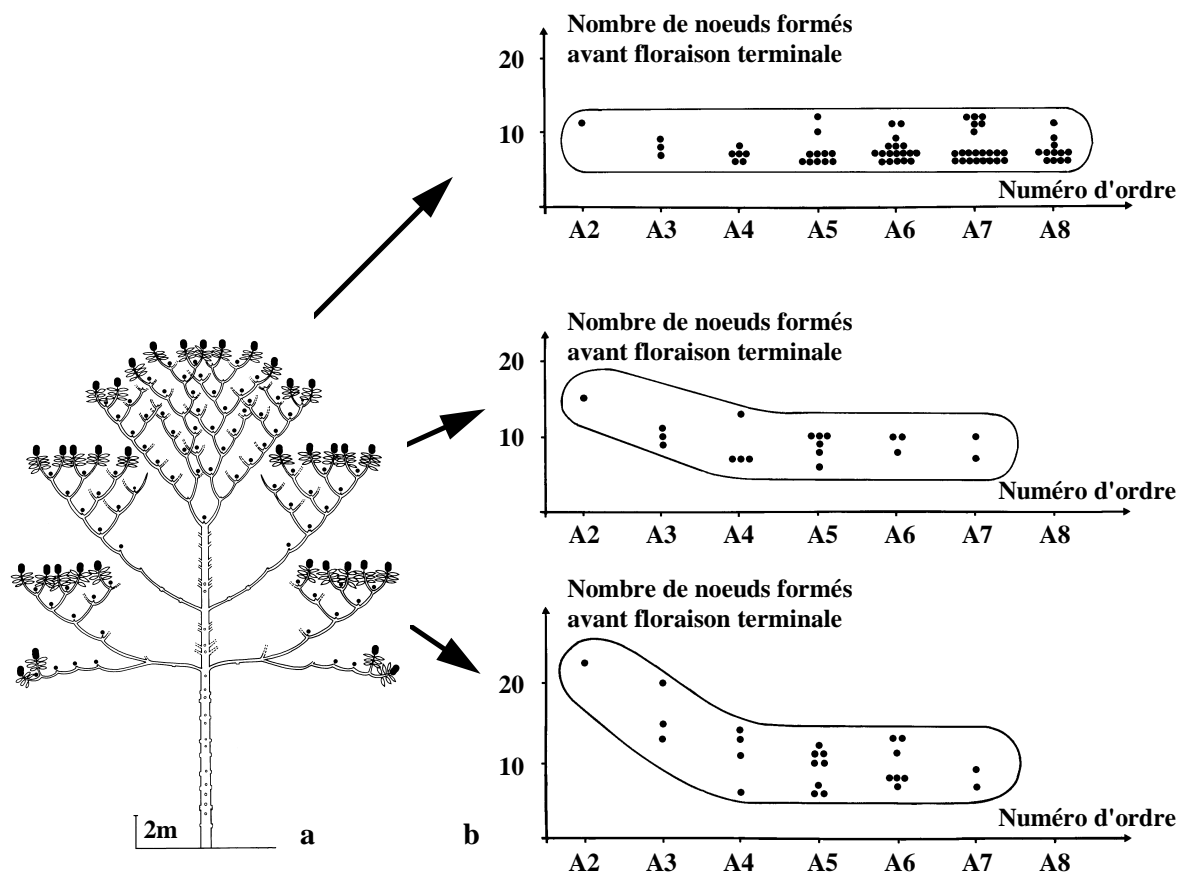


Figure 13. Architecture et floraison chez *Iertia coccinea*, d'après Barthélémy (1988). **a:** Représentation schématique d'un arbre adulte. **b:** Nombre de noeuds formés sous l'inflorescence terminale des modules successifs A2, A3,... des branches séquentielles en fonction de leur niveau d'insertion sur le tronc. (.) : Inflorescence terminale tombée.

Ainsi, quelles que soient les modalités spécifiques de son expression, *le vieillissement*

*d'une structure se traduit toujours par une évolution progressive des caractéristiques morphologiques des entités successivement élaborées au cours de son ontogénèse. Sur la plante demeurant conforme à son unité architecturale, cette évolution affecte également le tronc, dont le fonctionnement va "rattraper" celui de toutes les autres catégories d'axes. Sur l'arbre âgé ayant atteint son maximum de développement, ceci s'exprime par une très grande homogénéité des structures périphériques, ce qui a déjà été noté par de nombreux auteurs (Moorby et Wareing, 1963; Wilson, 1966, 1989; Barthélémy, 1988; Cluzeau, 1992). La nature de ces structures ultimes va alors dépendre du mode de croissance de chaque espèce. Chez les plantes à développement essentiellement monopodial comme le Frêne, les Pins, le Hêtre,... ces structures correspondent le plus souvent à des U.C. courtes tandis qu'elles seront plutôt représentées par de petits axes à floraison terminale (modules) chez diverses espèces sympodiales et modulaires comme les *Isertia* (cf. **fig. 13b**), les Noyers, les Marronniers, les Erables,...*

Le vieillissement de l'arbre réitéré

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 (1972, 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 (**fig. 14**) de la plupart des arbres (Edelin, 1977, 1984, 1986; Barthélémy *et al.*, 1989, 1991; Sanoja, 1992) au cours d'une *métamorphose architecturale* (Hallé et Ng, 1981; Edelin, 1984).

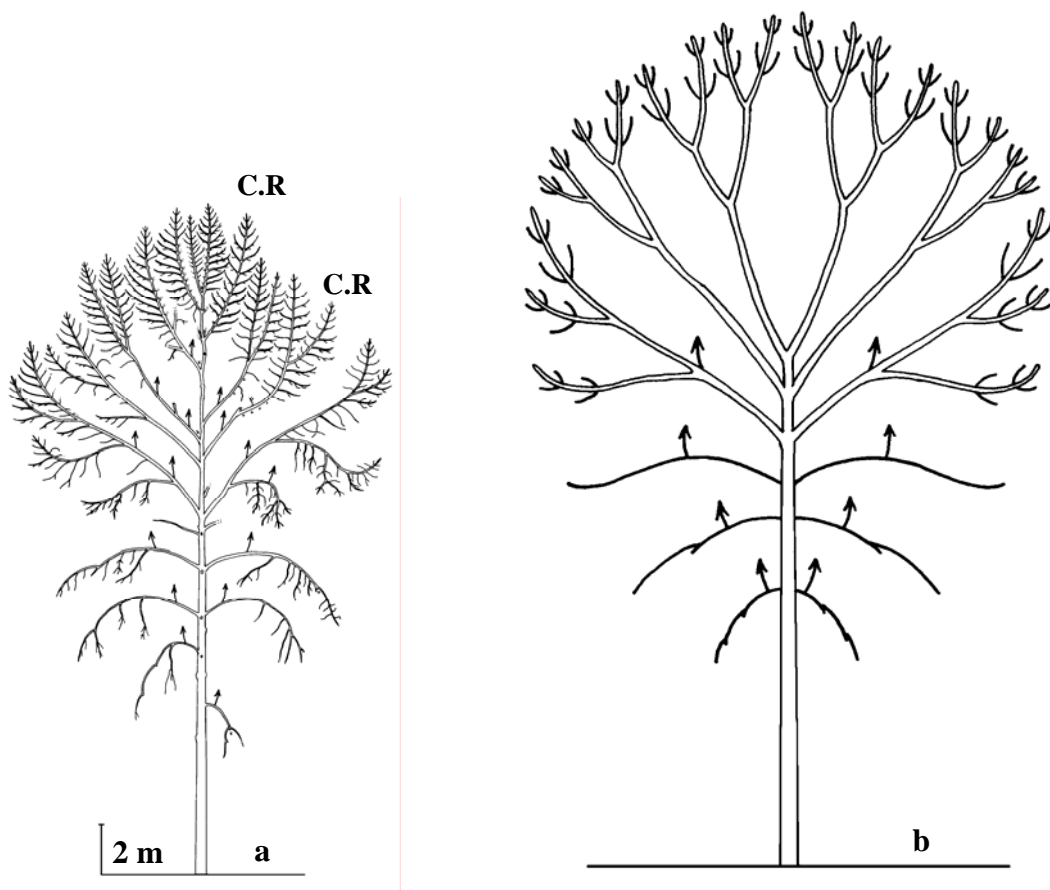


Figure 14. Métamorphose architecturale chez le Frêne commun. **a:** Représentation semi schématique d'un arbre mettant en place sa cime par réitération. **b:** Représentation schématique de la réduction de taille des complexes réitérés (C.R.) successifs sur un arbre âgé.

Bien que l'arbre atteigne alors un niveau d'organisation plus complexe que ceux précédemment cités, sa structure réitérée n'en reste pas moins soumise aux mêmes gradients morphogénétiques que ceux mis en évidence à des niveaux d'organisation plus élémentaires. Ainsi, divers travaux (Hallé *et al.*, 1978; Barthélémy, 1988, 1991; Barthélémy *et al.*, 1992; Sanoja, 1992) ont montré que, quelle que soit la nature (sylleptique ou proleptique) de la réitération, la structure des complexes réitérés qui en résultent est très largement dépendante de leur position dans l'arbre (**fig. 14b et 15**).

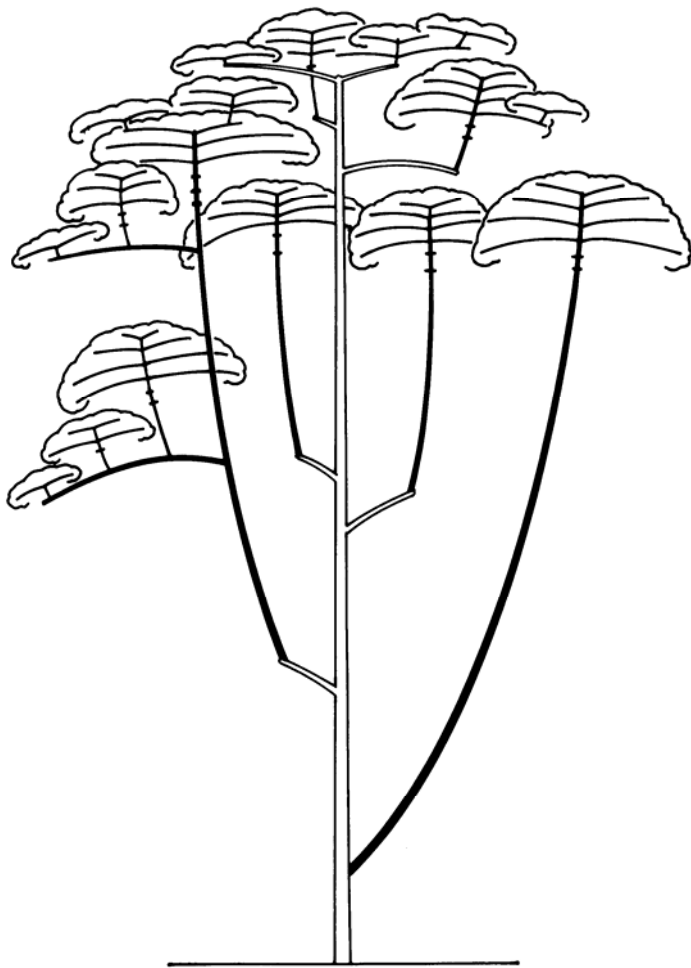


Figure 15. Représentation schématique de l'architecture des complexes réitérés (en noir) en fonction de leur position sur l'arbre chez *Symphonia globulifera* L.f. (Clusiaceae), d'après Barthélémy (1988).

De manière très générale, les complexes réitérés qui apparaissent successivement au cours du développement de la plante, montrent, d'une vague de réitération à la suivante, ou en fonction de leur insertion de la base vers le sommet de l'arbre, une structure de plus en plus réduite et simple. Dans les parties périphériques et sommitales de la plante âgée ayant atteint son développement maximum, la réduction structurale ou "paupérisation" (Oldeman, 1974) de ces ensembles ramifiés est extrême, et les complexes réitérés qui s'y développent présentent tous une structure identique très simplifiée. Correspondant à l'expression la plus réduite de l'architecture élémentaire spécifique, ces structures ont été qualifiées d'"unités architecturales minimales" (Barthélémy, 1988, 1991). Leur développement traduit

à un niveau d'organisation plus élevé les mêmes gradients que ceux mis en évidence dans les

paragrapes précédents.

Conclusion

L'analyse architecturale des plantes montre que, quelle que soit sa complexité, un organisme végétal peut être décomposé, à tout moment, en structures élémentaires homologues (métamère², unité de croissance, pousse annuelle, axe, unité architecturale, complexe réitéré), qui traduisent autant de niveaux d'organisation (Barthélémy, 1991) emboîtés, et dérivent les unes des autres par l'intermédiaire de trois processus fondamentaux de répétition que sont: la croissance, la ramification et la réitération.

Bien que répétées en tant que telles au cours du développement, ces entités ne sont pas autonomes, et l'augmentation de leur nombre, couplée à leur développement au sein d'une structure globale de plus en plus complexe, entraîne une évolution de leurs caractéristiques morphologiques au cours de l'ontogénèse de la plante.

L'analyse de cette évolution au cours du développement révèle d'autre part que ces modifications ne s'effectuent pas au hasard, mais traduisent bien au contraire l'existence de gradients morphogénétiques propres à l'organisation architecturale même d'un végétal.

S'ils nous permettent de décomposer et de discrétiser le développement d'un organisme, les seuls concepts architecturaux s'avèrent néanmoins insuffisants pour décrire l'évolution continue et graduelle des caractéristiques biologiques des diverses entités élémentaires lors de leur répétition au cours de l'ontogénie.

Couplée au contexte conceptuel et méthodologique de l'analyse architecturale, la notion de gradient morphogénétique permet alors de rendre compte des modifications continues du fonctionnement de chaque méristème au cours des phases architecturales successives.

² Le métamère est défini ici au sens de White (1979) comme l'ensemble formé par un noeud, l'(les) organe(s) foliaire(s) et zone(s) méristématique(s) axillaire(s), et l'entre-noeud sous-jacent associés.

LA NOTION DE GRADIENT MORPHOGENETIQUE

Introduction

L'analyse architecturale des arbres (*cf.* paragraphes précédents) montre qu'il est possible d'identifier des facteurs ontogéniques qui rendent compte de la structure d'une entité en fonction de sa localisation dans la séquence de différenciation propre à chaque espèce.

L'influence de ces facteurs se traduit, le plus souvent, par l'existence de gradients morphogénétiques qui, bien que modulables dans leur expression, se manifestent chez tous les végétaux. L'analyse d'un grand nombre de végétaux montre qu'il est possible d'identifier plusieurs de ces gradients, en fonction du stade ontogénique considéré et du niveau d'organisation qu'ils affectent.

Les gradients morphogénétiques et les phénomènes qui les induisent

Le phénomène d'établissement ou "effet de base"

Les premiers stades du développement d'un individu à partir de la germination traduisent une lente maturation de l'organisme: sa phase d'établissement. Ce phénomène d'établissement ou "effet de base" (Barczy *et al.*, 1996) s'exprime par une modification progressive des caractéristiques biologiques des structures successivement émises après la germination et se manifeste très généralement par une augmentation progressive de la vigueur des structures concernées.

Chez beaucoup d'espèces herbacées ou chez les plantes monocaulées, cette lente maturation du végétal est très souvent marquée par un changement progressif de la forme des feuilles (*cf.* **fig. 2**). Elle se manifeste aussi fréquemment par une augmentation de la taille des entre-noeuds et/ou des organes foliaires, ces modifications pouvant également affecter les structures axillaires (**fig. 16**).

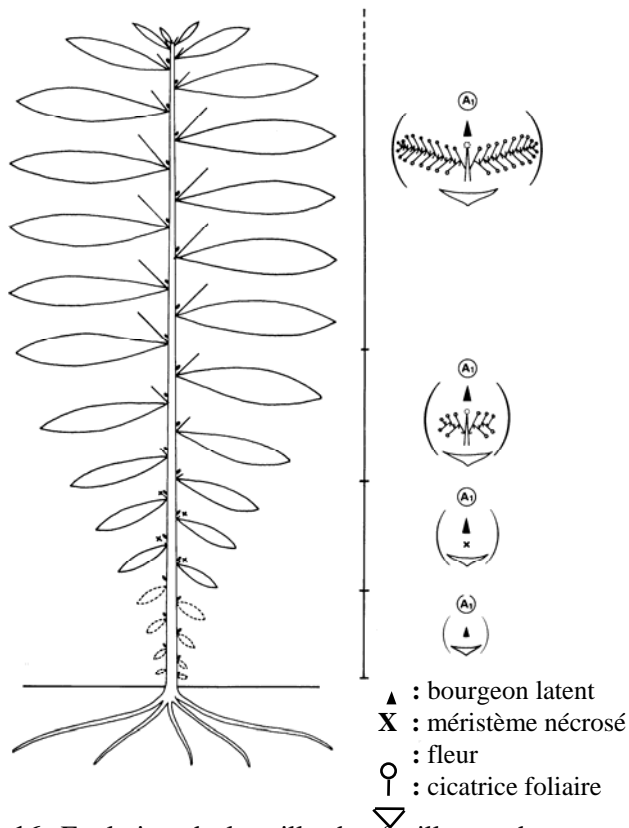


Figure 16. Evolution de la taille des feuilles et des entrenœuds et de la constitution des aisselles foliaires (à droite) le long de l'axe épicotylé (A1) d'une plante monocotyle tropicale: *Noisettia longifolia* HBK (Violaceae), d'après Barthélémy (1988).

Le même type d'évolution se rencontre, couplé à l'augmentation de la taille du méristème primaire, le long de la tige principale des Monocotylédones monopodiales ou encore d'un module au suivant chez les plantes de ce groupe qui présentent un développement sympodial (**fig. 17**): c'est la "croissance d'établissement" (Tomlinson et Zimmermann, 1966; Tomlinson et Esler, 1973; Castro dos Santos, 1981; Bell, 1991), caractéristique des plantes de ce taxon.

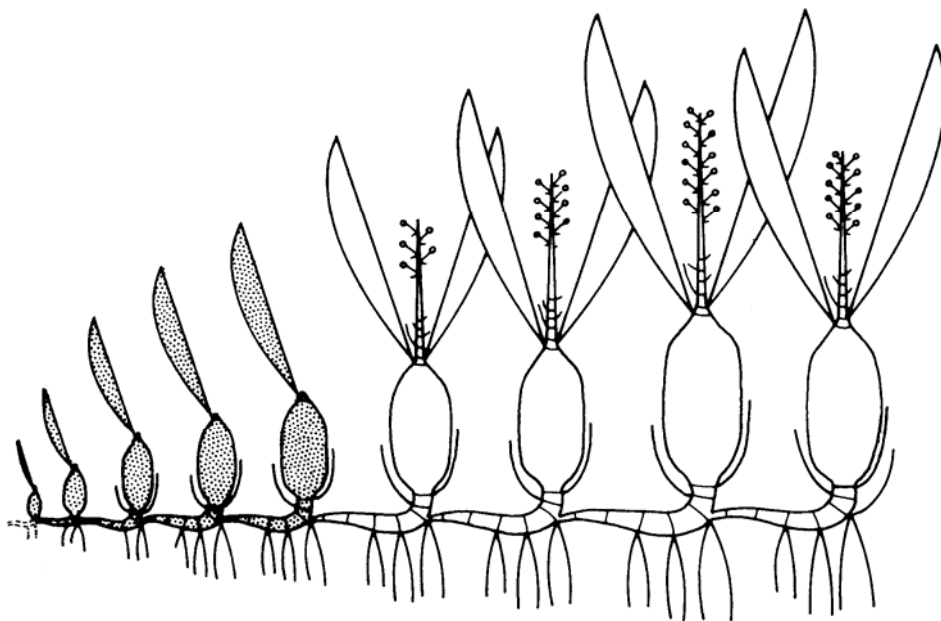


Figure 17. Croissance d'établissement chez une Orchidée tropicale sympodiale, *Encyclia vespa* (Vell.) Dressler (d'après Barthélémy, 1988). Les pointillés représentent les

modules stériles.

Dans le cas du Frêne, précédemment analysé, il apparaît également que les toutes premières phases du développement de l'axe épicotylé, sont marquées par une augmentation progressive de la taille et de la complexité des organes foliaires (cf. **fig. 5**). Mais, si la forme des feuilles peut refléter l'âge physiologique d'une plante ou d'un axe au moment où elles ont été émises (Jackson, 1899; Ashby, 1948, 1949; Ferré de, 1952; Baillaud et Courtot, 1955), d'autres caractéristiques vont également pouvoir rendre compte de la lente maturation de l'organisme ramifié. Ainsi, chez le Frêne, on note sur le tronc une augmentation progressive de la longueur et de la taille des U.C. successivement émises à partir de la germination. Cette évolution concerne ensuite les branches dès leur apparition. Chez cette espèce en effet, les premiers axes latéraux qui

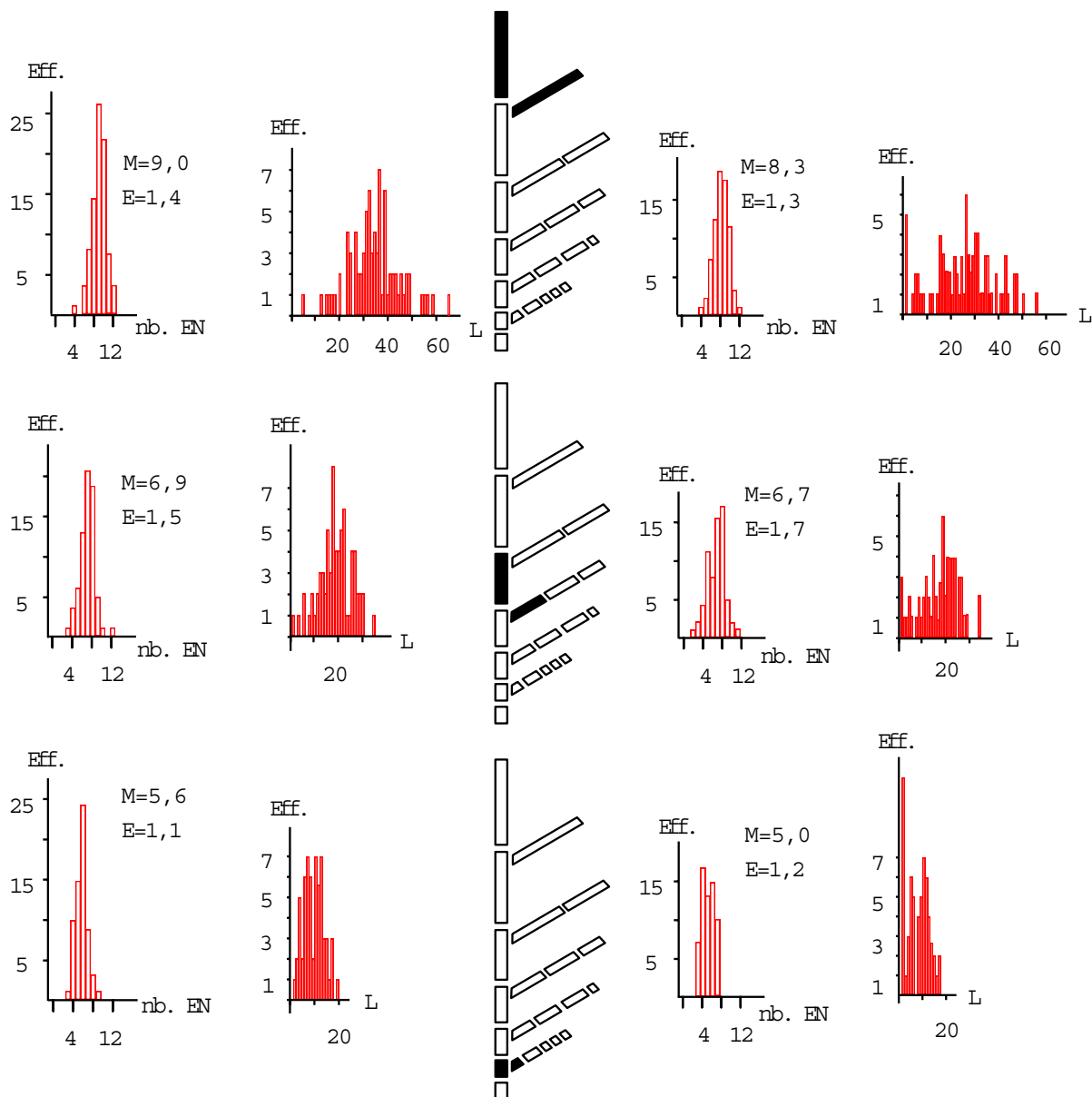


Figure 18. (d'après Nicolini, données non publiées). Evolution du nombre d'entre-nœuds (nb EN) et de la longueur (L) en cm des pousses annuelles successives du tronc (à gauche) et de la première U.C. des branches (à droite) lors de la phase d'installation de jeunes Hêtres en régénération naturelle. Eff.: effectif de chaque classe; M et E: respectivement moyenne et écart type de chaque distribution.

se développent ont une structure de rameau court et une durée de vie brève, tandis que la vigueur de ceux qui naissent par la suite ne cesse d'augmenter en fonction de l'âge croissant des pousses annuelles successives du tronc (cf. **fig. 6 et 7**).

De même, si l'on considère, sur de jeunes Hêtres en régénération, la moyenne et la distribution du nombre d'entre-noeuds et de la longueur des U.C. successivement émises par le tronc ou à la base des branches qu'elles portent, on constate une évolution coordonnée entre le tronc et les branches des variables caractéristiques de ces U.C. (**fig. 18**).

De manière générale, cette évolution progressive des caractéristiques morphologiques des pousses annuelles successives du tronc et des branches est typique de la phase d'installation des ligneux. Elle se traduit globalement par une augmentation coordonnée du nombre d'entre-noeuds, de la longueur et du degré de ramification des entités concernées, indépendamment de leur mode de croissance (**fig. 19**).

Affectant la plante issue de la germination lors de la mise en place de l'unité architecturale, ce phénomène d'établissement peut se retrouver également lors des premières étapes du développement d'une branche (Colin *et al.*, 1995) ou d'un complexe réitéré quelle que soit son origine (cf. **fig. 21**).

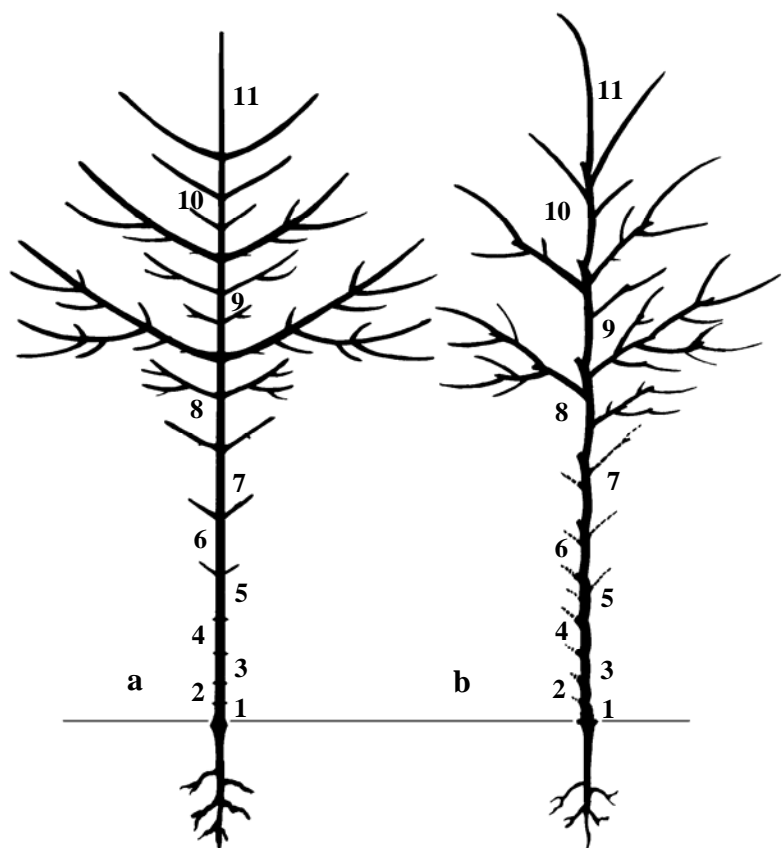


Figure 19. Représentation de la phase d'établissement chez un Erable (a) et un Orme (b), d'après Troll (1937). Les numéros indiquent les années successives.

L'influence de l'ordre de ramification

Indépendamment de son mode de construction, monopodial ou sympodial, tout système ramifié peut être décrit par la notion d'ordre de ramification. Par définition, le premier axe porteur (par exemple l'axe épicotylé pour une plante issue de graine) correspond à l'axe d'ordre 1, tandis que les axes qu'il porte sont qualifiés d'ordre 2. Plus généralement, les axes portés par des axes d'ordre "n" seront qualifiés d'axes d'ordre "n+1", et seront donc le résultat de "n" ramifications successives.

Dans la plupart des cas, le processus de ramification aboutit à une différenciation morphologique entre entité porteuse et entité portée et un axe d'ordre "n" aura des caractéristiques morphologiques différentes d'un axe d'ordre "n+1".

Cette influence de l'ordre de ramification s'exerce à tous les stades ontogéniques, mais elle est particulièrement nette sur l'arbre jeune conforme à son unité architecturale qui exprime une phase stable du développement marquée par une forte hiérarchie entre des catégories d'axes qualitativement discernables:

- chez le Frêne exprimant son unité architecturale, (*cf.* **fig. 7**), il est ainsi possible d'identifier un tronc, des branches et des rameaux dont la structure des pousses annuelles constitutives respectives (en nombre d'entre-noeuds, en longueur et en degré de ramification) est bien individualisée,

- de même, sur de jeunes Merisiers, les diverses catégories d'axes (tronc, branches, rameaux et rameaux courts) qui composent son unité architecturale peuvent être identifiées par la structure de leurs pousses annuelles constitutives (**fig. 20**).

Les caractéristiques particulières des différentes catégories d'axes d'une plante conforme à son unité architecturale rendent compte de la hiérarchie qui existe, à un moment donné, entre les diverses parties qui constituent son architecture élémentaire. Elle traduisent un état de différenciation généralement croissant avec l'ordre de ramification. Ceci ne signifie toutefois pas que tous les rameaux d'un même ordre soient au même stade de différenciation car, dans la plupart des cas, d'autres facteurs vont venir perturber la seule hiérarchie due à l'ordre de ramification.

Ainsi, conformément au phénomène d'établissement mentionné plus haut, les branches portées par le tronc ont toutes le même ordre de ramification, mais présentent une vigueur croissant avec celle des pousses successivement émises par le tronc lors de la phase

d'établissement de l'arbre (cf. **fig. 5, 6, 8**). De même, nous avons vu (cf. **fig. 9 à 14**) que, indépendamment de leur ordre de ramification initial, tous les axes d'un ensemble ramifié finissent par acquérir des caractéristiques proches au terme de leur vieillissement.

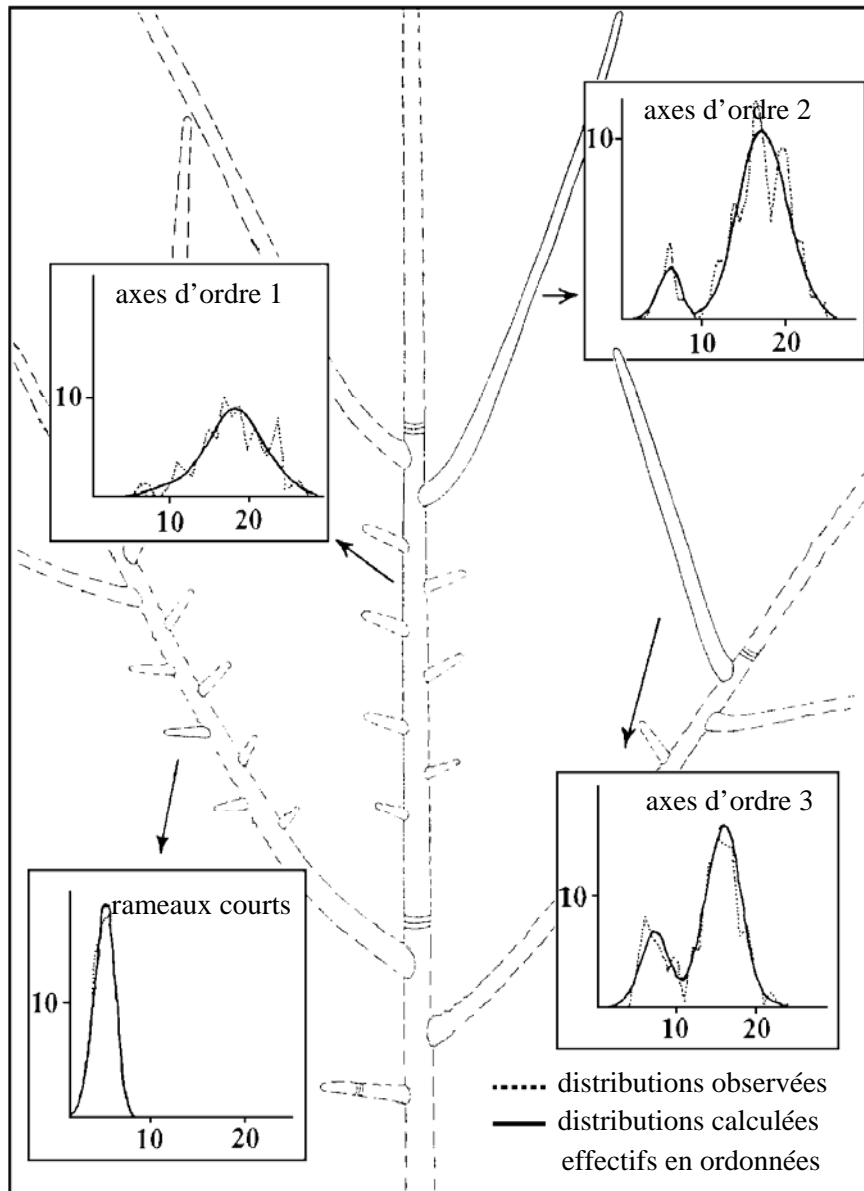


Figure 20. Représentation schématique de l'évolution de la distribution du nombre d'entre-nœuds par pousse annuelle (en abscisses) en fonction de leur position dans l'arbre sur un lot homogène de jeunes Merisiers, d'après Reffye de *et al.* (1991).

Localement dans l'arbre, la notion d'ordre de ramification semble mieux rendre compte de la hiérarchie d'un système ramifié. Mais, là encore, l'influence de facteurs "locaux", liés à la structure même des entités porteuses ou à leur orientation dans l'espace, va pouvoir se superposer à la seule hiérarchie imposée par l'ordre de ramification.

Les gradients morphogénétiques liés à la structure ou à l'orientation dans l'espace de l'entité porteuse

Les gradients liés à la structure de l'entité porteuse: acrotonie, basitonie, mésotonie.

Selon que les axes latéraux sont situés en position proximale, médiane ou distale sur une entité porteuse, on parle respectivement de basitonie, de mésotonie ou d'acrotonie (Troll, 1937). L'influence de ces facteurs aboutit généralement au développement de structures insérées à proximité sur une même entité porteuse, mais présentant des caractéristiques morphologiques très différentes.

Ainsi, chez le Frêne, l'expression de l'acrotonie, se traduit par le développement d'axes vigoureux au sommet des unités de croissance porteuses, tandis que la partie proximale de ces mêmes entités ne porte que des axes grêles. Ce phénomène est encore plus accentué chez les espèces à rameaux courts ou "brachyblastes" (*cf. fig. 8 et 20*), chez lesquelles ces structures particulières peuvent être portées, par le jeu de l'acrotonie, par tous les autres types d'axes (*cf. fig. 7, 8, 20*).

Bien que ces phénomènes soient moins fréquents chez les arbres, on peut considérer que la mésotonie ou la basitonie induisent également l'expression de caractéristiques très différentes à des structures pourtant insérées à proximité. Compte tenu de l'ambiguïté qui peut découler de l'utilisation de ces termes (Caraglio *et al.*, 1996), il est utile de préciser, dans tous les cas, le niveau d'organisation auquel on les applique (unité de croissance, pousse annuelle, axe, plante entière,...).

Les gradients liés à l'orientation de l'entité porteuse dans l'espace: hypotonie, épitonie, amphitonie.

En fonction de la position latérale, supérieure ou inférieure des rameaux les plus vigoureux sur une entité porteuse horizontale, oblique ou inclinée, on distingue divers types de ramification nommés respectivement amphitonie, épitonie ou hypotonie (Troll, 1937; Rauh, 1939). L'influence de ces phénomènes se superpose souvent à celle des précédents et rend leur distinction et leur étude plus complexe.

L'amphitonie et l'hypotonie constituent un paramètre important de l'édification d'une branche. Ils peuvent entraîner des modifications brutales au niveau des axes portés par une même entité: unité de croissance, pousse annuelle, axe,...

Les mêmes niveaux d'organisation peuvent être affectés par l'épitonie, mais ce

phénomène peut également influencer l'architecture globale de l'arbre lorsqu'il intervient dans l'édification du tronc des arbres comme c'est le cas chez diverses espèces dont les individus se développent conformément aux modèles architecturaux (Hallé et Oldeman, 1970) de TROLL (cf. **fig. 19b**), CHAMPAGNAT ou encore MANGENOT.

L'épitonie joue également un rôle fondamental lors des phases de sénescence d'un arbre (Raimbault *et al.*, 1993) où elle accompagne très souvent le développement de "rejets de survie", traduisant ainsi un véritable rajeunissement local (**fig. 21**) au sein de l'arbre âgé (Barthélémy *et al.*, 1992). Chez les plantes hétéroblastiques ceci peut se traduire de manière spectaculaire par la réapparition locale de caractères juvéniles au sein de la couronne d'un arbre âgé (cf. **fig. 4**).

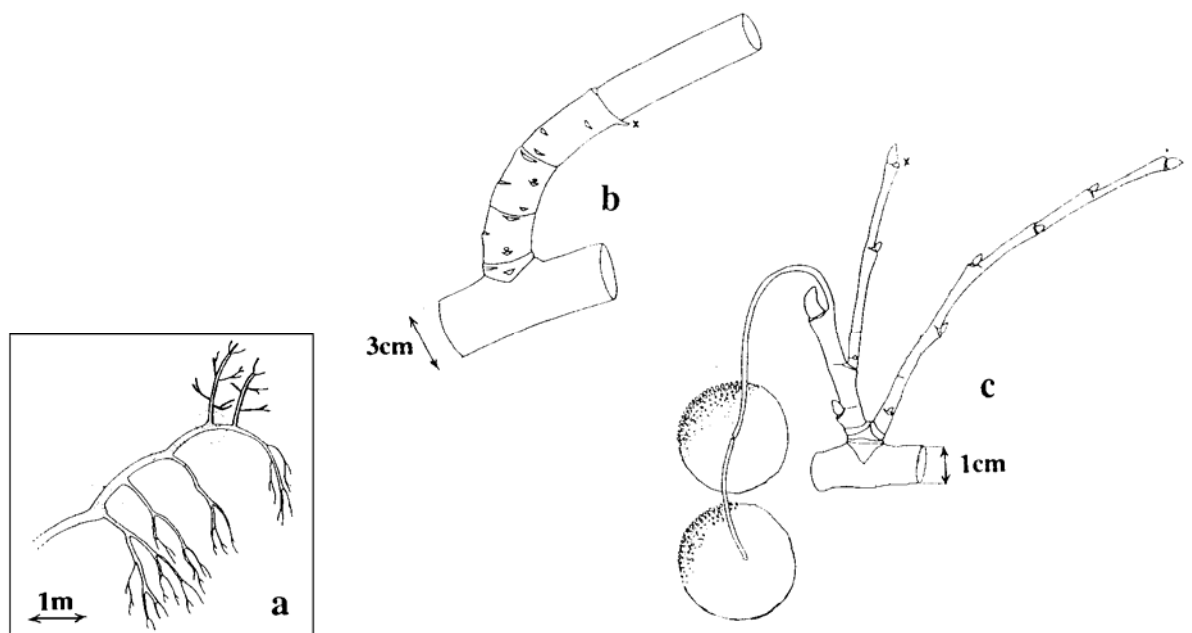


Figure 21. Epitonie en périphérie de cime sénescente (a), et dédifférenciation de rameaux courts en rameaux longs chez *Castanea* (b) et *Platanus* (c), d'après Drenou (1993).

La dérive

L'analyse du devenir des structures mises en place par une plante à un moment donné montre que leur vieillissement se traduit toujours par une évolution progressive de leurs caractéristiques morphologiques au cours de leur ontogénie (cf. **fig. 9 à 15**). Affectant tous les axes ou successions sympodiales à des degrés divers, cette dérive des caractéristiques morphologiques d'une entité au cours de l'ontogénèse apparaît ainsi comme une propriété inhérente au développement d'une végétal. Son expression plus ou moins rapide ou plus ou moins intense ne dépend alors que de la nature et de la vigueur initiale de l'entité affectée, et son influence se superpose à celle des divers autres facteurs et gradients mis en évidence ci-dessus.

Traduisant le vieillissement d'une partie ou de l'intégralité de l'organisme, l'expression finale de la dérive se manifeste par le développement de structures homogènes, semblables, et généralement de faible vigueur, à l'extrémité des entités qu'elle affecte (*cf. fig. 9 à 15*). En fonction du mode de croissance spécifique et du niveau d'organisation atteint par la plante, ces structures périphériques pourront correspondre à des types particuliers de pousses annuelles, de modules ou encore de complexes réitérés.

Conclusion

La structure particulière d'une entité, à un endroit donné d'un végétal, peut être vue comme le résultat de l'influence concomitante de divers facteurs ontogéniques dont il est possible de distinguer deux grands groupes en fonction de la plus ou moins grande généralité ou globalité de leur manifestation.

Un premier groupe concerne des facteurs très généraux dont l'influence se manifeste à grande distance. Il s'agit notamment de:

- l'*établissement* d'une structure (axe, branche, complexe réitéré, plante entière) qui va traduire sa mise en place ou encore sa phase de maturation. Son expression, visible chez tous les végétaux, peut être décelable d'une entité à la suivante le long d'un axe, d'une plante monocaule, ou d'une succession sympodiale monochasiale. Elle peut également se traduire par une évolution coordonnée des méristèmes d'un même ensemble ramifié,

- la *dérive*, qui traduit le vieillissement progressif d'une structure et affecte le fonctionnement des méristèmes de tous les axes ou entités élémentaires successives mis(es) en place au cours du développement,

- l'*ordre de ramification* qui va concerner les différences morphologiques entre une entité portée et son entité porteuse ou les modifications observées au cours des ramifications successives d'un ensemble ramifié.

D'autres facteurs ontogéniques semblent avoir une manifestation plus locale que les précédents et se traduisent plus généralement par des différences morphologiques importantes entre des entités insérées à proximité sur un même porteur. Il s'agira alors de phénomènes liés à la structure (acrotonie, mésotonie, basitonie) ou à l'orientation dans l'espace des entités porteuses (épitonie, amphitonie, hypotonie).

Bien que certains de ces facteurs s'expriment de façon spécifique, leur manifestation est très générale dans le règne végétal. Leur identification et leur analyse permettent de rendre

compte de l'organisation et de la répartition d'entités élémentaires (mères, U.C., pousses annuelles,...) morphologiquement différentes au sein d'entités plus complexes (axe, unité architecturale, complexe réitéré, plan-te entière,...).

Comme nous l'avons vu, l'influence de ces facteurs se traduit le plus souvent par une évolution graduelle des caractéristiques morphologiques des entités successivement émises au cours de l'ontogénèse. La notion de gradient permet alors de comprendre l'enchaînement de ces structures (**fig. 22**) au cours de la croissance et du développement de la plante entière.

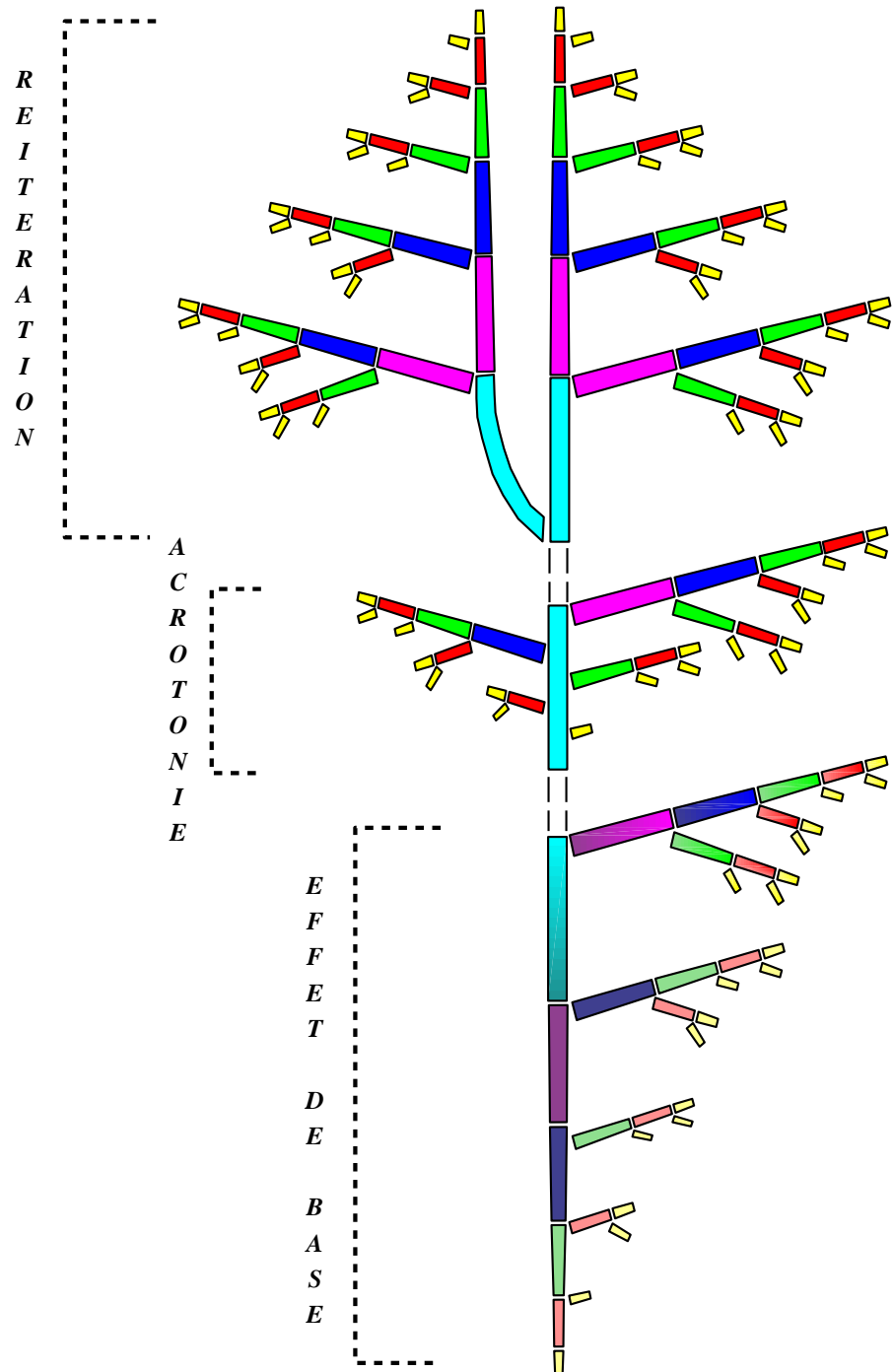


Figure 22. Représentation théorique de la répartition d'entités élémentaires ayant les mêmes caractéristiques morphologiques (représentées par la taille et le figuré des éléments) en fonction de quelques gradients morphogénétiques.

Outre son intérêt pour la compréhension de la structure végétale, la reconnaissance des gradients morphogénétiques, qui accompagnent l'organisation intrinsèque d'une plante, permet

également, par la simple observation morphologique, d'effectuer un diagnostic sur des événements ayant perturbé ou perturbant leur expression.

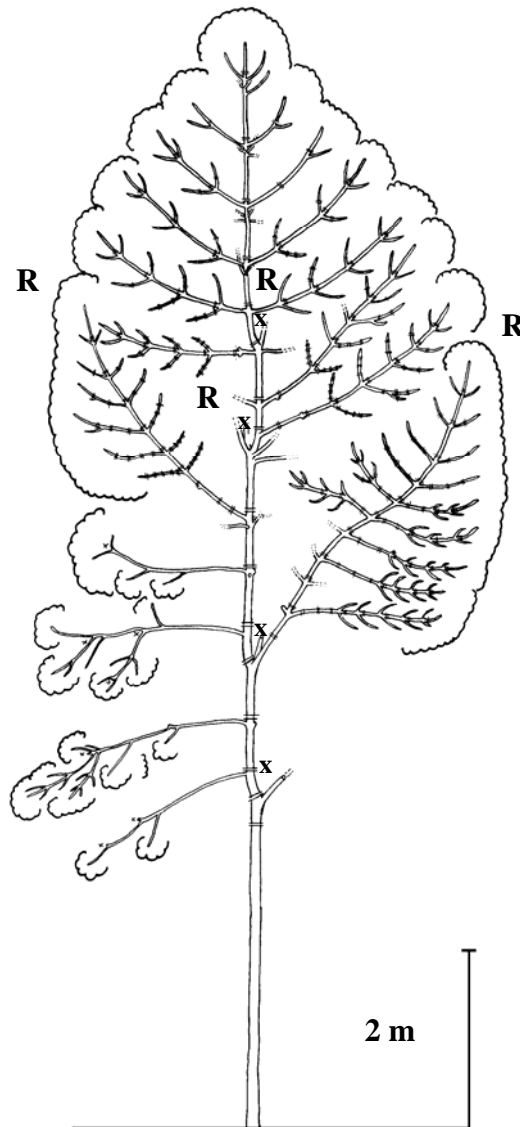


Figure 23. Perturbations locales de la séquence de différenciation endogène, chez un jeune Frêne commun, avec redressement (R) de nombreuses branches suite à des morts d'apex (x) du tronc (comparer avec la figure 9).

Ainsi, l'influence de traumatismes, naturels ou provoqués, se manifestera souvent par une discontinuité locale au sein de la séquence de différenciation endogène d'une plante et se traduira par une rupture plus ou moins importante dans les gradients observés. Chez les arbres forestiers, divers défauts de forme (**fig. 23**), comme les fourches ou ramicornes (Jarret, 1978) sont une bonne illustration de ces discontinuités qui affectent fréquemment les stades jeunes du développement de diverses espèces. De même, l'influence d'un dépérissement momentané, quelle qu'en soit la cause, pourra, par ces effets, marquer de manière indélébile la structure de l'arbre

(Barthélémy *et al.*, 1992).

L'architecture d'une plante est, à tout instant, le résultat d'un équilibre entre des processus endogènes de croissance et l'influence des facteurs externes. Le but de l'analyse architecturale est de mettre en évidence ces processus endogènes au moyen de l'observation. Néanmoins, par l'étude d'individus poussant dans des conditions variées, l'analyse architecturale permet également de rendre compte de l'influence des facteurs externes sur la séquence ontogénique de différenciation propre à chaque espèce. Ces facteurs (climat, sol, sylviculture,...) pourront intervenir sur des périodes de courte durée (année favorable ou non à la croissance, effet d'une transplantation,...), et ne provoqueront alors qu'une discontinuité locale dans l'expression des gradients ontogéniques. Lorsque l'influence des facteurs externes est plus durable (conditions de croissance, type de sylviculture,...), elle peut alors affecter tout ou partie de la séquence de différenciation d'une plante. Dans ce cas, il est toutefois notable, que même si l'action de ces facteurs peut conduire à des structures finales fort différentes (**fig. 24**), elle ne fait que moduler l'expression de la séquence de différenciation et des gradients morphologiques spécifiques qui apparaissent ainsi comme une composante interne propre au développement d'une plante (Barthélémy, 1986, 1988; Barthélémy *et al.*, 1995; Masotti *et al.*, 1995, Colin *et al.*, 1995).

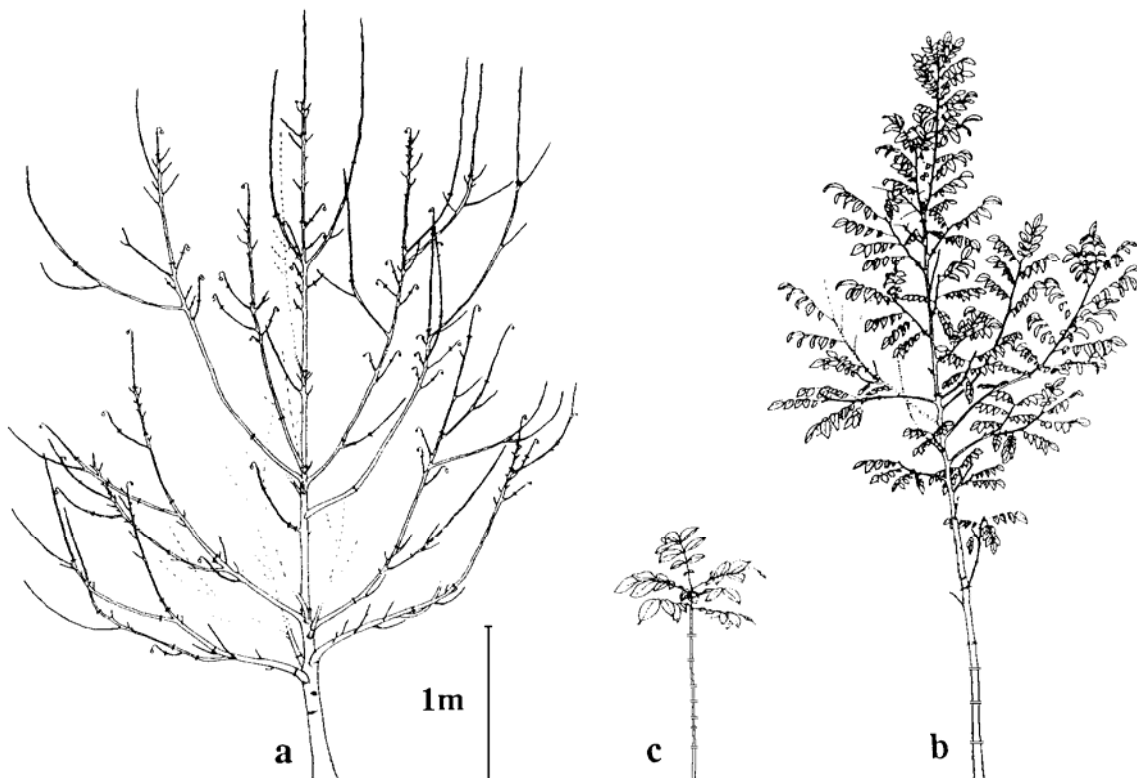


Figure 24. Architecture de trois individus d'âge comparable de *Juglans regia* L. en

fonction des conditions de croissance. **a**: arbre de 7 ans ayant poussé en développement libre en plein découvert; **b**: arbre de 9 ans ayant poussé en ambiance forestière; **c**: arbre de 9 ans ayant poussé en sous-bois.

LA NOTION D'AGE PHYSIOLOGIQUE DES MERISTEMES

Définition

Une plante, à tout instant, peut être considérée comme une "colonie de méristèmes" (Brink, 1962) dont chacun édifie des entités élémentaires simples (métamères, U.C., pousses annuelles, modules, axes) identifiables par toute une série de caractères morphologiques et fonctionnels. Une analyse fine de l'architecture d'un organisme végétal montre que le nombre d'entités qualitativement différentes qu'il produit au cours de sa vie est toujours limité et généralement faible.

A chaque stade ontogénique, ces entités élémentaires se répartissent au sein d'entités plus complexes (ensemble ramifié, unité architecturale, complexe réitéré, plante entière) qui les englobent selon des gradients morphogénétiques précis (*cf.* **fig. 22**).

Conformément à ces gradients, on observe ainsi que des entités présentant des caractéristiques ou encore des états de différenciation très différents, peuvent coexister sur une même plante à un âge chronologique donné ou pour un stade ontogénique défini.

A l'inverse, des entités élémentaires qualitativement équivalentes peuvent se rencontrer à des âges et pour des stades ontogéniques variés au cours de la vie du végétal.

Bien que liée à sa position dans le végétal, la structure précise de ces entités apparaît donc, dans une large mesure, indépendante de l'âge chronologique ou encore du stade ontogénique atteint par la plante qui les développe.

La structure d'une entité élémentaire étant le résultat du fonctionnement d'un méristème, elle exprime l'état de différenciation ou encore l'état physiologique de ce méristème au moment où elle s'est différenciée.

L'ensemble des valeurs des caractéristiques biologiques d'une entité élémentaire

(*métamère, unité de croissance, pousse annuelle, module, axe*), au moment de sa formation, permet ainsi de définir, a posteriori, l'âge physiologique du méristème qui l'a édifiée.

Identification et qualification de l'âge physiologique d'un méristème

Tel que nous l'avons défini, l'âge physiologique d'un méristème peut être qualifié par toute une série de caractéristiques morphologiques des entités élémentaires qu'il produit. La nature des entités analysées dépendra bien entendu du niveau d'étude de l'observateur, mais également du niveau d'organisation et du degré de complexité final que pourra atteindre le végétal étudié. Chez les végétaux architecturalement les plus simples (*cf. fig. 2 et 16*), l'entité décrite sera essentiellement le métamère tandis que des entités plus complexes (unité de croissance, pousse annuelle,...) pourront être considérées pour des plantes atteignant de plus hauts niveaux d'organisation comme les arbres par exemple.

Les caractères à prendre en compte doivent permettre de définir le plus précisément possible le fonctionnement des méristèmes. Leur liste n'est donc pas limitative et ne dépend que des méthodes d'analyse et des spécificités du végétal étudié. Au-delà des caractéristiques propres à chaque plante dont nous avons vu plusieurs exemples en introduction, certains critères sont néanmoins suffisamment généraux pour pouvoir être analysés de manière quasi systématique. A un niveau morphologique, il en va ainsi, par exemple, de la forme, de la taille ou encore de l'anatomie des organes foliaires produits et de leurs entre-noeuds associés.

Le fonctionnement des méristèmes peut être caractérisé, chez tous les végétaux, par deux grands groupes de processus qui s'analysent à différents niveaux mais qui concernent toujours le mode de croissance d'une part et le mode de ramification d'autre part (Caraglio *et al.*, 1996). Sans que la liste soit exhaustive, on peut citer diverses caractéristiques à prendre en compte pour chacun de ces deux phénomènes et dont la valeur permettra de qualifier le fonctionnement momentané d'un méristème.

En ce qui concerne la croissance, on peut considérer son mode d'expression (indéfini ou défini, rythmique ou continu, monocyclique ou polycyclique,...) ou encore la structure des entités produites (nombre d'entre-noeuds ou longueur,... d'une unité de croissance, d'une pousse annuelle, d'un axe,...). Des études plus fines permettent également d'analyser les rapports entre les deux composantes de la croissance (c'est-à-dire l'organogénèse et l'allongement) en caractérisant du

même coup le taux de préformation ou de néoformation d'une structure produite par un méristème.

L'analyse de la ramification peut concerner son type (sympodial ou monopodial, terminal ou latéral, immédiat ou différé) mais peut également rendre compte de la quantité, de la répartition et de la nature des entités portées (rameaux, bourgeons, fleurs, épines,...) en fonction de la structure de l'entité porteuse.

La description de ces caractéristiques morphologiques peut être qualitative ou quantitative (Reffye de, 1981 a et b, 1982; Reffye de *et al.*, 1988, 1989, 1991, 1993; Costes, 1988; Costes *et al.*, 1992 a et b; Guédon, 1994; Guédon *et al.*, 1994). Couplées à la méthode de l'analyse architecturale, l'analyse quantitative et la modélisation mathématique du fonctionnement des méristèmes permettent alors de rendre compte de la variabilité observée sur le terrain pour des structures homologues, de même nature et portées en position comparable sur des individus formant un lot homogène. Elles permettent d'autre part de paramétrer le fonctionnement de ces méristèmes à chaque étape du développement. La valeur de ces paramètres peut alors, elle aussi, être utilisée pour qualifier l'âge physiologique des méristèmes considérés.

Enfin, l'étude des relations morphométriques entre les divers constituants d'une pousse (Lauri, 1988; Lauri *et al.*, 1991) ou encore l'analyse de la structure anatomique, des caractéristiques biochimiques, trophiques ou hydriques de celle-ci (Kozłowski, 1971; Kazarjan, 1969), devrait permettre de compléter la caractérisation de l'état physiologique du méristème qui l'a produite.

Discussion

L'analyse architecturale des plantes montre que le développement d'un organisme végétal correspond à une séquence précise et ordonnée de différenciation, 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. Ces successions d'états étant davantage liées à une augmentation de la taille et de la complexité du végétal qu'à un âge chronologique particulier, nous avons vu que la notion d'âge physiologique permettait de mieux rendre compte des faits observés. A un niveau macroscopique et morphologique, la nature (métamère, U.C., pousse annuelle) des entités élémentaires qui

permettent de qualifier cet âge physiologique est très largement fonction du mode de croissance propre à chaque espèce, et du niveau d'analyse de l'observateur, aussi avons nous préféré appliquer cette notion très générale au méristème qui, dans tous les cas, édifie ces entités lors de son fonctionnement.

Ceci ne signifie toutefois pas que le méristème lui-même, en tant que structure pluricellulaire identifiable, soit modifié de manière intrinsèque ou qu'il soit responsable à lui seul des modifications ontogéniques observées.

Dans la définition même que nous en avons donnée (cf. "définition"), l'âge physiologique d'un méristème est qualifié à partir des structures qu'il édifie et le contexte proche qui l'entoure est donc indissociable de sa définition.

L'existence de gradients morphogénétiques montre que le fonctionnement d'un méristème au cours de l'ontogénèse n'est pas autonome, mais qu'il dépend, bien au contraire, du réseau de plus en plus complexe d'influences en provenance des diverses parties de la plante entière au fur et à mesure de l'augmentation de taille et de complexité de celle-ci.

De manière générale, même si l'âge physiologique d'un méristème peut être mis en rapport avec sa structure propre (Monteuuis, 1988) ou encore avec la structure (Hackett, 1985) ou le mode d'expression génétique des cellules qui le constituent (Poethig, 1990), *il est clair qu'un méristème en tant que tel n'agit pas de façon autonome au sein de la plante entière, mais que son fonctionnement peut être influencé par d'autres tissus, organes ou parties du végétal* (Mc Daniel et Hsu, 1976; Hackett, 1985; Nozeran, 1968, 1978, 1984; Nozeran *et al.*, 1977, 1982).

Pour certains auteurs, les modifications des caractéristiques biologiques qui marquent le développement d'une plante ne sont pas toutes de même nature et seraient à mettre en rapport avec deux types de phénomènes différents.

Ainsi, pour Fortanier et Jonkers (1976), un vieillissement (ageing) ontogénique correspondrait au "processus de passage par différentes phases de développement de la germination à la sénescence", tandis que le vieillissement (ageing) physiologique représenterait davantage les "aspects négatifs du vieillissement" comme la perte de vigueur, ou la "détérioration en général".

Pour Wareing (1959), la transition de l'état juvénile à l'état adulte est plus ou moins fixée de manière endogène et implique un changement relativement stable et irréversible vers la

condition adulte. Il désigne ce phénomène par le terme de "maturation" qu'il distingue du "vieillessement" (ageing) qui correspondrait davantage à des effets aisément réversibles comme la perte de vigueur associée au développement de l'arbre.

Dans ces conceptions, chaque phase de développement est vue comme un tout, plus ou moins homogène au niveau de la plante entière, et le passage d'une phase à la suivante envisagé comme un phénomène irréversible caractérisable par un faible nombre de critères, le plus universellement reconnu étant l'acquisition d'une aptitude à la floraison par l'individu.

Néanmoins, si l'on suppose l'existence d'une phase juvénile florifère suivie de façon stable par une phase adulte florifère, il devient impossible d'expliquer les nombreux cas de "floraison néoténique" (Costerus, 1904; Furr *et al.*, 1947; Clair-Maczulajty, 1984) des plantules qui fleurissent quelques semaines après la germination, alors que la floraison de la phase "adulte" n'intervient par la suite, de façon stable, qu'après plusieurs années de développement. A l'inverse, nous avons vu (*cf.* **fig. 4 et 21**) que des pousses présentant des caractéristiques juvéniles pouvaient apparaître sur l'arbre adulte, marquant ainsi la réapparition d'entités "physiologiquement jeunes" à l'intérieur d'une cime âgée. D'autres auteurs (Gatsuk *et al.*, 1980) ont montré que, chez diverses espèces, les phases ultimes de la sénescence sont marquées par la réapparition d'entités élémentaires ne formant plus que des feuilles de type juvénile et incapables de fleurir.

De manière plus générale, tous les caractères biologiques n'évoluent pas de la même manière au cours de l'ontogénèse (Borchert, 1976; Coudurier *et al.*, 1995), ce qui oblige, si l'on conçoit le développement par phases, à considérer, *a priori*, que certains d'entre eux sont plus importants que d'autres ou que seuls un certain nombre est significatif des modifications observées.

Nous voyons donc que la notion de phases successives et irréversibles de développement, si elle est commode conceptuellement ou généralement valable lorsqu'un faible nombre de caractères est considéré, ne rend pas compte de tous les aspects du développement d'un végétal.

Comme le fait remarquer Borchert (1976), les recherches sur la juvénilité ont le plus souvent été conduites dans le but de comprendre les implications de cette étape sur la multiplication végétative ou l'induction de la floraison (*cf.* bibliographie de l'introduction), mais peu de travaux ont analysé ce phénomène en relation avec l'aspect le plus général du

développement, c'est-à-dire l'augmentation graduelle de taille et de complexité du végétal au cours de son ontogénèse.

Dans ce travail nous avons tenté de montrer que même si la notion d'âge physiologique pouvait être appliquée au niveau de la plante entière lorsqu'on considère un caractère particulier, l'analyse d'un ensemble plus vaste de critères et la considération des divers niveaux d'organisation du végétal conduisaient à appliquer cette notion au niveau des sous-éléments qui constituent l'architecture globale du végétal et traduisent le fonctionnement local du méristème.

Lorsqu'on se place au niveau morphologique et macroscopique qui a été le nôtre dans ce travail, l'âge physiologique d'un méristème ne fait que traduire son état en fonction de sa position dans la plante et de la situation ontogénique et environnementale de celle-ci.

L'architecture d'une plante apparaît alors comme le résultat d'interactions multiples entre les divers sous-éléments qui la constituent et le contexte général dans lequel elle se développe.

L'augmentation de taille et de complexité d'un végétal se traduit par une augmentation de ces interactions et par la création d'un contexte de plus en plus imbriqué et complexe autour de chaque nouvelle entité qui se forme au cours de l'ontogénèse. En replaçant le fonctionnement des méristèmes à l'intérieur des divers composants de la structure d'une plante et en permettant de mieux comprendre leurs relations au cours de l'ontogénie, la notion d'âge physiologique, telle qu'elle a été considérée et définie dans ce travail, nous semble permettre une nouvelle approche du fonctionnement et du développement d'une structure végétale.

Selon les auteurs, la notion d'âge physiologique a pu être appliquée à divers niveaux d'organisation du végétal. Néanmoins, les différents niveaux d'application de cette notion, semblent davantage résulter de notre compréhension partielle de la complexité même de l'organisation végétale, de notre méconnaissance des interactions entre les divers éléments et phénomènes de construction du corps d'une plante, et de l'échelle d'analyse de l'observateur que d'une réalité végétale particulière.

L'existence générale d'un faible nombre de gradients morphogénétiques suggère que l'évolution des caractéristiques morphologiques des structures produites par les méristèmes est sous la dépendance de facteurs communs, liés de manière intrinsèque à l'organisation du végétal.

Une meilleure connaissance de l'évolution des caractéristiques qui permettent de rendre compte du fonctionnement des méristèmes en tout point d'une structure végétale nous semble être

une étape descriptive indispensable pour pouvoir passer à un schéma explicatif des faits observés. Les connaissances actuelles sont néanmoins très fragmentaires et devraient être dans le futur complétées par une approche pluridisciplinaire incluant les aspects fonctionnels des différentes parties d'un végétal et une meilleure connaissance des relations et interactions entre les divers niveaux d'organisation qui composent la structure globale d'une plante et s'enchainent au cours de son ontogénie.

CONCLUSION GENERALE

Les recherches anciennes (Goethe, 1790; Goebel, 1900; Troll, 1937; Rauh, 1939) sur la morphologie végétale, et celles, plus récentes, réalisées sur l'architecture des végétaux, montrent que la structure d'une plante peut être décomposée, à tout instant, en un certain nombre d'entités qui traduisent plusieurs niveaux d'organisation (métamère, unité de croissance, pousse annuelle, axe, unité architecturale, complexe réitéré, plante entière), dont la reconnaissance et l'étude sont nécessaires à la compréhension de la structure végétale et de son évolution dans le temps. Le passage des entités les plus élémentaires aux entités les plus complexes fait intervenir des processus fondamentaux comme la croissance, la ramification ou encore la réitération, et entraîne toujours une différenciation et une complexité croissant avec l'ontogénèse de l'organisme.

Les notions d'*âge physiologique* des méristèmes et de *gradients morphogénétiques*, permettent de comprendre et de décrire l'évolution des caractéristiques biologiques de toutes les structures produites par ces méristèmes, au cours du développement de la plante. Couplée à une analyse quantitative, la caractérisation de ces notions permet alors, dans une certaine mesure, de prévoir le fonctionnement des méristèmes d'une plante en tout point, et de poser des hypothèses sur le déterminisme des faits observés.

Devant rendre compte des divers aspects du fonctionnement des méristèmes, le nombre des caractéristiques à étudier pour qualifier l'âge physiologique d'un méristème est élevé. Une meilleure connaissance des relations de cause à effet entre ces caractères devrait permettre de sélectionner, dans l'avenir, les plus représentatifs qui serviraient alors d'indicateurs pour qualifier plus efficacement l'âge physiologique d'un méristème à un moment donné.

Même si des relations ont été notées entre des gradients morphogénétiques et des

gradients biochimiques (Jay-Allemand *et al.*, 1995), l'âge physiologique des méristèmes est aujourd'hui essentiellement identifié et caractérisé par des critères morphologiques. Une caractérisation anatomique (taille de la moelle, surfaces respectives du xylème et du phloème, taille des vaisseaux conducteurs,...) et physiologique (fonctionnement et contraintes hydriques et trophiques) devrait permettre d'aboutir à une interprétation plus fonctionnelle et physiologique de l'architecture d'une plante et des concepts et notions décrits dans ce travail.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier O. Chouillou, Th. Coudurier, Ch. Deleuze, E. Nicolini, Ph. de Reffye, S. Sabatier pour leur lecture critique de ce travail, et plus particulièrement P. Cruiziat, Ch. Godin, F. Hallé, Ch. Jay-Allemand et J.M. Lespinasse pour leurs commentaires constructifs et avisés.

Références bibliographiques

- ABBOTT D.L., 1970. The role of bud scales in the morphogenesis and dormancy of the apple fruit bud. *In* : *Physiology of tree crops*. Luckwill L.C., et Cutting C.V. eds, Academic Press, Londres, 65-82.
- ABBOTT D.L., 1977. Fruit-bud formation in Cox's orange pippin. *Ann. Rep., 1976, Long Ashton Research Station*, 167-176.
- ASHBY E., 1948. Studies in the morphogenesis of leaves. *The New Phyt.*, 47, 2, 153-176.
- ASHBY E., 1949. De la forme des feuilles et de leur rapport avec l'âge physiologique des plantes. *Endeavour*, T. 8, 29, 18-25.
- BAILLAUD L., COURTOT Y., 1955. Temps et rythmes chez les végétaux. *Annales Françaises de Chronométrie*, 9, 2, 87-102.
- BALFOUR I.B., 1879. Botany of Rodrigues. *Phil. Trans. Royal Soc. London*, 168 (extra vol.), 302-419.
- BARCZI J.F., REFFYE de Ph., CARAGLIO Y., 1996. Essai sur l'identification et la mise en oeuvre des paramètres nécessaires à la simulation d'une architecture végétale. (Ce Volume).
- BARTHELEMY D., 1983. *Convergences géographiques: l'hypothèse d'une transmission d'information génétique par des voies non sexuelles*. Rapport de D.E.A., Ecologie, Spécialité Ecologie Tropicale, Univ. Montpellier II; 84 p.
- BARTHELEMY D., 1986. Establishment of modular growth in a tropical tree: *Iserfia coccinea* Vahl. (Rubiaceae). *Phil. Trans. R. Soc. London.*, B, 313: 89-94
- BARTHELEMY D., 1988. *Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales: le concept de floraison automatique*. Thèse Doct., Physiol., Biol. des organismes et des population, U.S.T.L. Montpellier II; 262 p.
- BARTHELEMY D., 1991. Levels of organization and repetition phenomena in seeds plants. *Acta Biotheoretica*, 39, 309-323.

- BARTHELEMY D., CARAGLIO Y., DRENOU Ch., FIGUREAU C., 1992. Architecture et sénescence des arbres. *Bulletin de Vulgarisation Forestière, Forêt Entreprise*, 83, 15-35.
- BARTHELEMY D., EDELIN C., HALLE F., 1989. Architectural concepts for tropical trees. *In : Tropical Forests: Botanical dynamics, speciation and diversity*, L.B. Holm-Nielsen and H. Baslev (Eds.), Academic Press, London, 89-100.
- BARTHELEMY D., EDELIN C., HALLE F., 1991. Canopy architecture. *In : Physiology of trees*, A.S. Raghavendra (Ed.), John Wiley and Sons Inc., 1-20.
- BARTHELEMY D., SABATIER S., PASCAL O., 1995. Le développement architectural du noyer commun, *Juglans regia* L. (Juglandaceae). *Forêt Entreprise*, 103, 61-68.
- BEISSNER L., 1888. Über Jugendform von Pflanzen speziell Coniferin. *Ber. d. deut. bot. Gesellsch.*, 6, 83-86.
- BELL A., 1991. *Plant form. An illustrated guide to flowering plant morphology*. Oxford University Press. Oxford, New York, Tokyo; 341 p.
- BLANC P., 1978. *Aspects de la ramification chez des Aracées tropicales*. Th. Doct. 3e cycle, Biologie végétale, Univ. Paris VI; 83 p., 30 pl. hors-t.
- BLANC P., 1980. Observations sur les flagelles des Araceae. *Adansonia*, 20, 325-338.
- BLANC P., 1986. Alternance de cataphylles et de feuilles assimilatrices chez les Araceae. Implications écologiques. *Bull. Mus. Natn. Hist. nat.*, Paris, 132, 263-272.
- BLANC P., ANDRAOS K., 1983. Remarques sur la dynamique de croissance dans le genre *Piper* L. (Piperaceae) et les genres affines. *Adansonia*, 3, 259-282.
- BOCHER T.W., 1977. Convergence as an evolutionary process. *Bot. J. Linn. Soc.*, 75, 1-19.
- BORCHERT R., 1964. Zur Heterophyllie von *Acacia melanoxylon*: Natürliche und künstlich hervorgerufene Rückschläge von der Folge-zur Jugendform. *Beitr. Biol. Pflanzen*, 40, 265-285.
- BORCHERT R., 1976. The concept of juvenility in woody plants. *Acta Hortic.*, 56, 21-33.
- BRINK R.A., 1962. Phase change in higher plants and somatic cell heredity. *The quarterly Review of Biology*, 37, 1, 1-22.
- CARAGLIO Y., 1985. *Architecture de quelques espèces du genre Ficus L.* Mém. D.E.A., Ecologie, Univ. Montpellier II; 73 p., 2 pl. hors-t.
- CARAGLIO Y., 1996. Le développement architectural du Merisier. *Forêt Entreprise*, 107, 72-80.
- CARAGLIO Y., BARTHELEMY D., 1996. Caractéristiques morphologiques de la croissance et de la ramification des végétaux. Définitions, descriptions, écueils terminologiques. (Ce volume).
- CARAGLIO Y., ELGUERO E., MIALET I., REY H., 1990. *Le Peuplier: modélisation et simulation de son architecture (Populus nigra L. et cultivars, exemple des clones I45/51 et I214)*. Rapport de convention I.D.F./ Unité de modélisation des plantes du C.I.R.A.D./G.E.R.D.A.T.
- CARRIERE E.A., 1880. *Revue du Genre Retinospora*.
- CASTRO dos SANTOS A. de, 1981. *L'appareil végétatif des monocotylédones: un essai de synthèse*. Th. Doct. 3ème Cycle, Ecologie Terrestre, Univ. Montpellier II; 249 p.
- CHOUARD P., 1950. Pourquoi fleurissent les plantes. *Conférence faite au Palais de la Découverte*, 29 Oct. 1949, Univ. Paris; 61p.

- CLUZEAU C., 1992. *Analyse et modélisation de la croissance et du développement du système aérien du frêne (Fraxinus excelsior L.) en peuplement, en perspective d'applications à la sylviculture*. Th. Doct. Sciences du bois, Biol. Vég. et For., 142 p.
- COCKAYNE L., 1912. Observations concerning Evolution, derived from Ecological Studies in New Zealand. *Transactions and proceedings of the New Zealand Institute*, 44, 1-50.
- COLIN F., BARTHELEMY D., RIBEYROLLES L., 1995. Influence de la densité de plantation sur quelques caractéristiques dendrométriques, morphologiques et architecturales de la provenance Istebna II (Pologne) de *Picea abies* (L.) Karsten (Pinaceae). In: *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*, Montpellier (FRA), 23-25 Novembre 1993, Bouchon J. Ed., Les Colloques n° 74, I.N.R.A. Editions : 209 - 235.
- CORNER E.J.H., 1976. The climbing species of *Ficus*: derivation and evolution. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, B, 273, 359-386.
- COSTES E., 1988. *Analyse architecturale et modélisation du Litchi (Litchi sinensis Sonn.)*. Contribution à l'étude de son irrégularité de production à l'Ile de La Réunion. Thèse Doct., U.S.T.L. Montpellier II; 210 p.
- COSTES E., 1993. Architecture aérienne de l'Abricotier en développement libre. *Acta bot. Gallica*, 140(3), 249-261.
- COSTES E., GUEDON Y., LICHOU J., REFFYE de Ph., 1992a. Stochastic modelling of plant growth. Application of the renewal theory. In : *Rythmes Biologiques de la cellule à l'homme*. Actes du Congrès G.E.R.B. 92, 26 Mai 1992, Paris, 41-46.
- COSTES E., REFFYE de Ph., LICHOU J., GUEDON Y., AUDUBERT A., JAY M., 1992b. Stochastic modelling of apricot growth units and branching. In: *3rd Int. Symposium on Computer Modelling in Fruit Research and Orchard Management*, Palmerston North (NZL), Fév. 1992, 8 p.
- COUDURIER T., BARTHELEMY D., CHANSON B., COURDIER F., LOUP C., 1995. Modélisation de l'architecture du Pin maritime *Pinus pinaster* Ait. (Pinaceae): premiers résultats. In: *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*, Montpellier (FRA), 23-25 Novembre 1993, Bouchon J. Ed., Les Colloques n° 74, I.N.R.A. Editions : 305 - 321.
- DIELS L., 1906. *Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich*. Borntraeger.
- DOORENBOS J., 1954. Rejuvenation of *Hedera helix* in grafts combinations. *Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetenschap.*, Amsterdam, Sér. C, 57, 99-102.
- DOORENBOS J., 1955. Shortening the breeding cycle of *Rhododendron*. *Euphytica*, 4, 141-146.
- DOORENBOS J., 1965. Juvenile and adult phases in woody plants. In : *Handbuch. der Pflanzenphysiologie*, Rühländ W. ed., vo. 15, N° 1, 1222-1235, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- DRENOU Ch., 1993. Dynamique d'apparition des axes non séquentiels à la périphérie des cimes sénescents. In: *Le rythme de croissance, base de l'organisation temporelle de l'arbre*. Colloque du Groupe d'étude de l'Arbre, Angers 25 et 26 Mars 1993, 41-46
- EDELIN C., 1977. *Images de l'architecture des Conifères*. Th. Doct. 3° Cycle, Biol. vég. Université Montpellier II; 255 p.
- EDELIN C., 1984. *L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale*. Th. Doct. Etat, Univ. Montpellier II; 258 p.
- EDELIN C., 1986. Stratégies de réitération et édification de la cime chez les conifères. In : *Colloq. Int. sur l'Arbre*, Montpellier, 9-14 Sept. 1985, *Naturalia Monspeliensa*, n° hors série, 139-158.
- ETIFIER E., 1981. *Données sur la stratégie de croissance de quelques lianes tropicales*. Mém. D.E.A., Ecologie

- tropicale, Univ. Montpellier II; 56 P.
- FERRE De Y., 1952. Les formes de jeunesse des Abietacées, Ontogénie, Phylogénie. *Trav. Labor. forestier Toulouse*, T.2, vol.III, art.I; 284 p.
- FORTANIER E.J., JONKERS H., 1987. Juvenility and maturity of plants as influenced by their ontogenetical and physiological ageing. *Acta Hort.*, 56, 37-44.
- FRIEDMANN F., CADET T., 1976. Observations sur l'hétérophylie dans les îles Mascareignes. *Adansonia, sér. 2*, 15 (4), 423-440.
- FROST H.B., 1938. Nucellar embryony and juvenile characters in clonal varieties of Citrus. *J. Heredity*, 29, 423-432.
- GATSUK L.E., SMIRNOVA O.V., VORONTZOVA L.I., ZAUGOLNOVA L.B., ZHUKOVA L.A., 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. *J. Ecol.*, 68, 675-696
- GOEBEL K., 1900. *Organography of plants. Part I. General organography*. (Trans. by I.B. Balfour). The Clarendon Press, Oxford; 270 p.
- GREENWOOD R.M., ATKINSON I.A.E., 1977. Evolution of divaricating plants in New Zealand, in relation to moa browsing. *Proc. N. Z. Ecol. Soc.*, 24, 21-33.
- GRUBB P.J., 1977. Maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review*, 52, 107-145.
- GUEDON Y., 1996. Modélisation de séquences d'événements décrivant la mise en place d'éléments botaniques. (Ce volume).
- GUEDON Y., COSTES E., 1996. Modélisation de la croissance d'un axe végétatif. (Ce volume).
- HACKETT W.P., 1985. Juvenility, Maturation, and Rejuvenation in Woody Plants. *Horticultural Reviews*, Vol. 7, 109-155.
- HALLE F., NG F.S.P., 1981. Crown construction in mature Dipterocarp trees. *Malays. For.*, 44(2-3), 222-233.
- HALLE F., OLDEMAN R.A.A., 1970. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson, Paris; 178 p.
- HALLE F., OLDEMAN R.A.A., TOMLINSON P.B., 1978. Tropical trees and forests. *Springer Verlag*, Berlin; 441 p.
- HOCHTETTER W., 1880. Die sogenannten Retinospora-Arten der Gärten. *Regels Gartenflora*, 29, 362.
- JACKSON R.T., 1899. Localized Stages in Development in Plants and Animals. *Mém. Boston Society of Nat. Hist.*, 5, 89-153.
- JACOBS M.R., 1955. *Growth habits of the Eucalypts*. Forestry and Timber Bureau, Commonwealth of Australia, Departement of the Interior; 262 p.
- JARRET P., 1978. *Variabilité génétique des caractères de forme (tronc et branchaison) et de quelques caractères auxométriques et phénologiques chez le Douglas*. Mém. E.N.I.T.E.F., Nogent-sur-Vernisson; 77 p.
- JAY-ALLEMAND Ch., BARTHELEMY D., SABATIER S., BRUANT B., 1995. Gradients morphologiques et biochimiques chez un noyer hybride (*Juglans nigra* x *Juglans regia*). In: *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*, Montpellier (FRA), 23-25 Novembre 1993, Bouchon J. Ed., Les Colloques n° 74, I.N.R.A. Editions : 125 - 138.
- KAZARJAN V.O., 1969. *Le vieillissement des plantes supérieures*. Editions NAVKA, Moscou; 194 p.
- KOCH K., 1873. *Dendrologie*. Erlangen.

- KOZLOWSKI T.T., 1971. *Growth and Development in Trees. Vol. 1: Seed Germination, Ontogeny, and Shoot growth*; 443 p. - *Vol. 2: Cambial growth, Root Growth, and Reproductive Growth*; 514 p. Academic press, Inc., New York et London.
- LAURI P.E., 1988. *Le mouvement morphogénétique, approche morphométrique et restitution graphique. L'exemple de quelques plantes tropicales*. Thèse Doct., U.S.T.L., Montpellier II; 282 p.
- LAURI P.E., 1991. Eléments pour une approche morphométrique de la croissance végétale et de la floraison: le cas d'espèces tropicales du modèle de Leeuwenberg. *Can. J. Bot.*, 69, 2095-2112.
- LEVIN G.G., 1966. Age changes in plants. *Botanicheskij zhurnal S.S.S.R.*, 51, 1774-1795.
- Mac DANIEL C.N, HSU F.C., 1976. Position-dependent development of tobacco meristems. *Nature*, vol. 259, 564-565.
- MARTINEZ P., 1993. *Modélisation de la croissance et de l'architecture du pin d'Alep, jusqu'à l'âge de 35 ans*. Mém. D.E.A., Ecosystèmes continentaux, arides méditerranéens et montagnards. Université des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme, Marseille; 39 p.
- MASOTTI V., 1993. *Modélisation de l'architecture du Cèdre Cedrus atlantica (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae) sous l'influence de différentes conditions de milieu*. Mém. D.E.A. Biologie forestière, Nancy I; 21 p.
- MASOTTI V., BARTHELEMY D., MIALET I., SABATIER S., CARAGLIO Y., 1995. Etude de l'effet du milieu sur la croissance, la ramification et l'architecture du Cèdre de l'Atlas, *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière. In: *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*, Montpellier (FRA), 23-25 Novembre 1993, Bouchon J. Ed., Les Colloques n° 74, I.N.R.A. Editions : 175 - 189.
- MONTEUUIS O., 1988. Méristèmes, vieillissement et clonage des arbres forestiers. *Annales de Recherches Sylvicoles, A.F.O.C.E.L.*, 7-39.
- MOORBY J., WAREING P.F., 1963. Aging in woody plants. *Annals of Botany, N. S.*, 27, 106, 291-308.
- NOZERAN R., 1968. Intérêt de la connaissance de la morphogénèse des plantes supérieures pour la conduite de leur multiplication végétative. *Rev. Hort. Suisse*, 41, 247-258.
- NOZERAN R., 1978. Polymorphisme des individus issus de la multiplication végétative des végétaux supérieurs avec conservation du potentiel génétique. *Phys. Vég.*, 16 (2), 117-194.
- NOZERAN R., 1984. Integration of organismal development. In: *Positional Controls in Plant Development*, P. B. Barlow et D.J. Carr. Cambridge Univ. Press., 375-401.
- NOZERAN R., ROSSIGNOL-BANCILHON L., 1977. La multiplication végétative chez les végétaux vasculaires. *Bull. Soc. Bot. France*, Colloque Multiplication Végétative, 124, 59-96.
- NOZERAN R., DUCREUX G., ROSSIGNOL-BANCILHON L., 1982. Reflexions sur les problèmes de rajeunissement chez les végétaux. *Bull. Soc. bot. Fr., Lettres Bot.*, 129 (2), 107-130.
- OLDEMAN R.A.A., 1972. *L'architecture de la forêt guyanaise*. Th. Doct. Etat, Univ. Montpellier II; 247 p.
- OLDEMAN R.A.A., 1974. *L'architecture de la forêt guyanaise*. Mém. 73, O.R.S.T.O.M., Paris; 204 p.
- PASSECKER F., 1944. Jugend und Altersformen bei den Obstgehölzen. *Gartenbauwissenschaft*, 18 (2), 219-230.
- PASSECKER F., 1958. Zur Frage des "primären" und "fertilen" Stadiums bei Apfelsämlingen. *Mitt. Klosterneuburg, Ser. B*, 8, 116-117.
- PASSECKER F., 1977. Theorie der ontogenetischen Evolution und Alterung holziger Gewächse. *Bodenkultur*, 28, 277-294.

- PHILIPSON W.R., 1964. Habit in relation to age in New Zealand trees. *J. Indian Bot. Soc.*, 42A, 167-179.
- PICARD C., 1965. Contribution à la connaissance de la vernalisation, de ses particularités et de sa signification chez *Oenothera biennis* var. *sulfura* De Vries. *Ann. Sci. nat. (Bot.)*, 12 (6), 197-314.
- POETHIG R.S., 1990. Phase Change and the Regulation of Shoot Morphogenesis in Plants. *Science*, 250, 923-930.
- PRAT H., 1945. Les gradients histo-physiologiques et l'organogenèse végétale. *Cont. Inst. Bot. Univ. Montréal*, 58; 151 p.
- PURVIS O.N., 1934. Analysis of the influence of temperature during germination on the subsequent development of certain winter cereals and its relation to the effect of length of day. *Ann. Bot.*, 48, 919-955.
- RAIMBAULT P., 1984. *Localisation des premières fleurs sur des semis de pommier Malus pumila* Mill. D.E.A., Biol. et Physiol. vég., Univ. Clermont Ferrand II; 38 p.
- RAIMBAULT P., TANGUY M., 1993. La gestion des arbres d'ornement. 1ère partie: Une méthode d'analyse et de diagnostic de la partie aérienne. *Rev. For. Fr.*, XLV, 2, 97-116.
- RATTENBURY J.A., 1962. Cyclic hybridization as a survival mechanism in the New Zealand forest Flora. *Evolution*, 16, 348-363.
- RAUH W., 1939. Über Gesetzmässigkeit der Verzweigung und deren Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. *Mitt. Deut. Dendr. Ges.*, 52, 86-111.
- REFFYE de Ph., 1981a. Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier *Robusta*. 1ère Partie. Etude du fonctionnement des méristèmes et de la croissance des axes végétatifs. *Café Cacao Thé*, 25, 2, 83-104
- REFFYE de Ph., 1981b. Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier *Robusta*. 2ème Partie. Etude de la mortalité des méristèmes plagiotropes. *Café Cacao Thé*, 25, 2, 219-230.
- REFFYE de Ph., 1982. Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier *Robusta*. 3ème Partie. Etude de la ramification sylleptique des rameaux primaires et de la ramification proleptique des rameaux secondaires. *Café Cacao Thé*, 26, 2, 77-96.
- REFFYE de Ph., DINOUARD P., BARTHELEMY D., 1991. Modélisation et simulation de l'architecture de l'Orme du Japon *Zelkova serrata* (Thunb.) Makino (Ulmaceae): la notion d'axe de référence. *C.R. 2ème Colloq. Int. sur l'arbre*, Montpellier, 9-14 Sept. 1990, *Naturalia Monspeliensa*, n° hors série, 251-266.
- REMY P., 1951. L'étude de la période juvénile chez les arbres fruitiers. *Rev. hortic.*, 123, 543-547.
- RIBEYROLLES L., 1993. *Effets de la densité de plantation sur la croissance, la ramification et l'architecture d'une provenance d'Épicéa commun (Picea abies L. Karsten)*. Mém. D.E.A. Biologie forestière, Nancy I; 18 p.
- RITTERBUSCH A., 1990. The measure of biological age in plant modular systems. *Acta Biotheoretica*, 38, 113-124.
- RIVALS P., 1952. *Etudes sur la végétation naturelle de l'île de la Réunion*. Thèse Doct. es Science, Toulouse; 214 p.
- ROBBINS W.J., 1957. Physiological aspects of aging in plants. *Am. J. Bot.*, 44, 289-294.
- ROBBINS W.J., 1961. Juvenility and the induction of flowering. *Recent Adv. Bot.*, 2, 1647-1652.
- SABATIER S., BARTHELEMY D., 1995. Architecture du Cèdre de l'Atlas, *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex

- Carrière (PINACEAE). In: *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*, Montpellier (FRA), 23-25 Novembre 1993, Bouchon J. Ed., Les Colloques n° 74, I.N.R.A. Editions : 157 - 173.
- SANOJA E., 1992. *Essai d'application de l'architecture végétale à la systématique. L'exemple de la famille des Vochysiaceae*. Thèse Doct., Physiol. et Biol. des Organismes et des populations, U.S.T.L. Montpellier II; 404 p.
- SCHAFFALITZKY de MUCKADELL M., 1954. Juvenile stages in woody plants. *Physiol. Plant.*, 7, 782-796.
- SCHAFFALITZKY de MUCKADELL M., 1959. Investigations on ageing of apical meristems in woody plants and its importance in silviculture. *Forstl. Forsogsvags*, Dan., 25, 310-455.
- SCHWABE W.W., 1976. Applied aspects of juvenility and some theoretical considerations. *Acta Hort.*, 56, 45-56.
- STEPHENS S.G., 1944. The genetic organization of leaf shape development in the genus *Gossypium*. *J. Genet.* 46, 28-51.
- STOUTEMEYER V.T., 1964. Juvenility and flowering potential in woody plants. *Am. Hort. Mag.*, 43, 161-167.
- STOKES P., VERKERK K., 1951. Flower formation in Brussels sprouts. *Meded. Landbouwhogesch.* Wageningen, 50, 143-160.
- THIEBAUT B., 1986. Approche des Hêtres (*Fagus sylvatica* L.): diversité intraspécifique, approche qualitative et quantitative. In : *Colloq. Int. sur l'Arbre*, Montpellier, 9-14 Sept. 1985, *Naturalia Monspeliensa*, n° hors série, 241-261.
- TOMLINSON P.B., 1978. Some qualitative and quantitative aspects of New Zealand divaricating shrubs. *N. Z. J. Bot.*, 16, 299-309.
- TOMLINSON P.B., ESLER A.E., 1973. Establishment growth in woody monocotyledonous native to New Zealand. *New Zealand J. Bot.*, 11, 627-644.
- TOMLINSON P.B., ZIMMERMANN M.H., 1966. Anatomy of the palm *Rhapis excelsa*. III. Juvenile phase. *J. Arnold Arboretum*, 47, 301-312.
- TRIPPI V.S., 1963. Studies on ontogeny and senility in plants. III. Changes in proliferative capacity *in vitro* during ontogeny in *Robinia pseudoacacia* and *Castanea vulgaris* and in adult and juvenile clones of *R. pseudoacacia*. *Phyton*, 20, 153-159.
- TROLL W., 1937. *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. Berlin, Borntraeger, Band 1, Teil 1.
- URANOV A.A., 1975. Age spectrum of the phytocoenopopulation as a function of time and energetic wave processes. *Biologicheskie Nauki*, 2, 7-34.
- VAUGHAN R.E., WIEHE P.O., 1939. The effect of environment on certain features of leaf structure. *J. Ecol.*, 27 (2), 263-281.
- VIROT R., 1956. La végétation canaque. *Mém. Mus. Hist. Nat., série B*, 7.
- VISSER T., 1964. Juvenile phase and growth of apple and pear seedlings. *Euphytica*, 13, 119-129.
- VISSER T., DE VRIES D.P., 1970. Precocity and productivity of propagated apple and pear seedlings as dependent on the juvenile period. *Euphytica*, 19, 141-144.
- WARDLE P., 1961. *Fraxinus excelsior* L. Biological Flora of the British Isles. *Journal of Ecology*, 49, 739-751.
- WARDLE P., 1963. Evolution and distribution of the New Zealand flora as affected by quaternary climates. *N. Z. Journ. Bot.*, 1, 3-17.

- WAREING P.F., 1959. Problems of juvenility and flowering in trees. *J. Linn. Soc. London, Bot.*, 56, 282-289.
- WAREING P.F., 1961. Juvenility and induction of flowering. *Recent Adv. Bot.*, 2, 1652-1654.
- WAREING P.F., ROBINSON L.W., 1963. Juvenility problems in woody plants. *Forest. Comm. Rpt. Forest Res.*, London, 125-127.
- WATSON W., 1886. *Marcgravia paradoxa*. The garden, 29: p. 290.
- WEBBER H.J., BATCHELOR L.D., 1948. *The citrus industry*. Vol. I, History, botany and breeding. Berkeley, Los Angeles. Univ. of Calif. Press; 611p.
- WENT F.W., 1971. Parallel evolution. *Taxon*, 20 (2/3), 197-225.
- WHITE J., 1979. The plant as a metapopulation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10, 109-145.
- WILSON B.F., 1966. Development of the shoot system of *Acer rubrum* L. Harvard Forest Paper n°14, 21 p.
- WILSON B.F., 1989. Tree branches as populations of twigs. *Can. J. Bot.*, 67, 434-442.
- ZEEVAART J.A.D., 1962. The juvenile phase in *Bryophyllum daigremontianum*. *Planta*, 58, 543-547.
- ZIMMERMAN R.H., 1972. Juvenility and Flowering in Woody Plants: a Review. *Hortscience*, 7 (5), 447-455.