94 MON2 289

ACADÉMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITÉ MONTPELLIER II
-SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC-

THESE

présentée à l'Université de Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc -
pour obtenir le diplôme de DOCTORAT

Spécialité : Physiologie, Biologie des Organismes et des Populations
Formation Doctorale : Évolution et Écologie
École Doctorale : Biologie des Systèmes intégrés - Agronomie, Environnement

ESSAI SUR LE DÉTERMINISME DE LA VARIABILITÉ ARCHITECTURALE DES ARBRES

(Le cas de quelques espèces tropicales)

par

Caroline LOUP

Soutenue le 21 Décembre 1994 devant le Jury composé de :

M. HALLÉ Francis, Professeur, Université Montpellier II	Président
M. BARNOLA Paul, Professeur à l'Université de Nancy I	Rapporteur
M. PASCAL Jean-Pierre, Directeur de Recherche CNRS, Lyon I	Rapporteur
M. MILLIER Claude, Directeur scientifique de l'E.N.G.R.E.F., Paris	Examinateur
M. THIBAUT Bernard, Directeur de recherche CNRS, Montpellier II	Examinateur
M. EDELIN Claude, Chargé de Recherche CNRS, Montpellier	Directeur de la thèse

94 MON2 289

ACADÉMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITÉ MONTPELLIER II
-SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC-

THESE

présentée à l'Université de Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc -
pour obtenir le diplôme de DOCTORAT

Spécialité : Physiologie, Biologie des Organismes et des Populations
Formation Doctorale : Évolution et Écologie
École Doctorale : Biologie des Systèmes intégrés - Agronomie, Environnement

ESSAI SUR LE DÉTERMINISME DE LA VARIABILITÉ ARCHITECTURALE DES ARBRES

(Le cas de quelques espèces tropicales)

par

Caroline LOUP

Soutenue le 21 Décembre 1994 devant le Jury composé de :

M. HALLÉ Francis, Professeur, Université Montpellier II	Président
M. BARNOLA Paul, Professeur à l'Université de Nancy I	Rapporteur
M. PASCAL Jean-Pierre, Directeur de Recherche CNRS, Lyon I	Rapporteur
M. MILLIER Claude, Directeur scientifique de l'E.N.G.R.E.F., Paris	Examinateur
M. THIBAUT Bernard, Directeur de recherche CNRS, Montpellier II	Examinateur
M. EDELIN Claude, Chargé de Recherche CNRS, Montpellier	Directeur de la thèse

AVANT PROPOS

Cette étude a été réalisée au laboratoire de Botanique de l'Université de Montpellier II. Je tiens à remercier son directeur, le Professeur Francis Hallé, pour son accueil, et pour sa générosité à partager l'attrait qu'il a des plantes et du monde tropical.

Je tiens à remercier tout particulièrement Monsieur le Professeur Paul Barnola, spécialiste de la morphogenèse, et Monsieur Jean-Pierre Pascal, écologue, qui ont bien voulu juger ce mémoire et en être les rapporteurs. Je remercie également vivement Monsieur Claude Millier pour l'intérêt qu'il a porté au déroulement de mon travail. Qu'ils voient ici une marque profonde de ma reconnaissance.

Ce travail n'aurait pu se réaliser sans l'aide et l'amitié de Bernard Thibaut qui fût, de plus, l'un de mes principaux "sponsors". Les financements proviennent de différents programmes (avec le Ministère des Sciences et des Techniques, l'IDF et le laboratoire de Modélisation du CIRAD) auxquels il m'a associée.

Par ce travail, je voudrais témoigner de toute la reconnaissance que je dois à Claude Edelin, Directeur de cette thèse, pour ses conseils, sa patience à mon égard, ses encouragements et les petites recettes spéciales qu'il concoctait avec soin pour notre réconfort quand le moral était au plus bas sur le terrain.

Le travail de terrain a été fait en Guyane française sur le camp de l'ORSTOM de la piste de Saint-Elie. Je remercie vivement Monsieur Rocheteau, directeur de l'ORSTOM de Cayenne, ainsi que ses successeurs, Messieurs Lauzane et Colin, qui m'ont autorisée à y séjourner.

Merci à Joseph, Meriem et Isabel pour leurs bons conseils et à Eric Thérouanne pour m'avoir donné de son précieux temps et aider à gérer la masse des données.

Jeannine, pilier du laboratoire, je te remercie pour ton amicale assistance des derniers moments, comme des premiers.

Merci à Claire, ma soupape de sécurité, à Elinor et Juliana, mes fidèles amies et hôtesses, à mes compagnons de torture, Pascal, Denis, Christophe, Yildiz, Sylvia, Pramoth, Isabelle et May, aux membres du laboratoire, Jean-Louis, Jean-Marie, Georges, Guy et tous les autres. Merci aux amis, Christine, Yves, Doune et leurs enfants, Evelyne et sa petite famille, Catherine qui m'ont encouragée par leur fidèle amitié. Je remercie également Fanchon, Daniel, Gilou et la famille Loubry pour leur accueil en Guyane et leur amitié, et tous ceux avec qui j'ai sympathisé sur le terrain.

A Marité et Jean, à François, Laurence, à Bernard j'adresse ma profonde reconnaissance et mon affection pour leur soutien indéfectible, à Camille et Manon, une tendre pensée.

SOMMAIRE

INTRODUCTION 3

1. Définition de la variabilité 3
2. La variabilité de la forme des arbres 4
   - 2.1. L'influence du milieu sur la forme des arbres 5
     - 2.1.1. L'influence de la lumière 5
     - 2.1.2. L'influence du vent et de la neige 5
     - 2.1.3. L'influence de la gravité 6
     - 2.1.4. Le sol 7
     - 2.1.5. Conclusion 7
   - 2.2. Les critères endogènes de la variabilité 7
     - 2.2.1. La perte de l'apex - la dominance apicale 7
     - 2.2.2. L'angle de ramification 9
     - 2.2.3. La croissance en diamètre et les réorientations des axes 9
     - 2.2.4. La prolepsie et la syllepsie des axes latéraux 9
     - 2.2.5. Autres caractères 10
3. Conclusions 10

MATÉRIEL ET MÉTHODE 15

1. Principe de la méthode 15
2. Choix des espèces et des individus 15
3. Les critères d'analyse 17
   - 3.1. Caractères utilisés lors de l'analyse architecturale 17
     - 3.1.1. La croissance définie ou indéfinie 17
     - 3.1.2. Les rythmes de croissance 17
     - 3.1.3. La différenciation orthotrope ou plagiotrope des axes 19
     - 3.1.4. Les ramifications rythmique, diffuse ou continue des axes 21
     - 3.1.5. L'acrotonie, la mésotonie et la basitonie 21
     - 3.1.6. La ramification immédiate ou différée 23
     - 3.1.7. La structure monopodiale ou sympodiale des systèmes ramifiés 23
     - 3.1.8. La position de la floraison 26
   - 3.2. Les concepts utilisés en architecture végétale 27
     - 3.2.1 L'unité architecturale 27

3.2.2. La réitération 29
3.2.3. Les plans d'organisation 33
3.2.4. Les niveaux d'organisation 34
3.3. Autres critères utilisés pour décrire les systèmes ramifiés 34
3.3.1. Le feuillage 34
3.3.2. La croissance secondaire 36
3.3.3. Les caractères de l'écorce 37
4. Méthode d'étude 37
5. Transcription des résultats 39
6. Lieux d'étude 41
7. Critique de la méthode 43

PRÉSENTATION DES RÉSULTATS 45
LAETIA PROCERA (POEPPIG) EICHLER FLACOURTIACEAE 47
1. Présentation générale de l'espèce 47
2. Le développement architectural 47
2.1. La structure de l'unité architecturale 48
2.2. L'arbre au stade de la réitération partielle 51
2.3. L'arbre d'avenir 53
2.4. L'arbre du présent 53
2.5. L'arbre adulte ayant terminé la construction de sa cime 55
3. L'étude de la variabilité chez *Laetia procera* 57
3.1. La variabilité chez les arbres jeunes 57
3.1.3. Bilan comparatif des jeunes arbres 57
3.2. Variabilité chez des arbres d'avenir 59
3.2.3. Les principaux critères de variation 59
3.2.2. Description de l'arbre L19 59
3.2.3. Description de l'individu L12 62
3.3. Variabilité des formes rencontrées chez les arbres du présent 63
3.3.1. Les principaux critères de variabilité des cimes des arbres adultes 63
3.3.2. Description d'un arbre du présent à une cime réduite 68
3.3.3. Description d'un arbre du présent ayant une cime très développée 71

Symphonia globulifera L. f. Clusiaceae....73
1. Présentation générale de l'espèce....73
2 Le développement architectural de *Symphonia globulifera*....73
2.1. La structure de l'unité architecturale....74
2.2. La structure de l'individu réitéré partiellement....76
2.3. La structure de l'individu réitéré totalement....76
3. La variabilité architecturale de *Symphonia globulifera*....78
3.1. La description de quelques arbres....81
3.1.1. Arbre proche de l'unité architecturale....81
3.1.2. Arbre réitéré totalement....82

SYMPHONIA SP. 1. CLUSIACEAE....85
1. Présentation générale de l'espèce....85
2. Les différences observées avec le développement architectural de *Symphonia globulifera*....85
2.1. Les différences observées au niveau de l'UA1....85
2.2. Les différences observées au niveau de la réitération....89
3. La variabilité des cimes chez *Symphonia sp.*1....91
3.1. La variabilité des jeunes arbres....91
3.2. La variabilité chez les arbres adultes....91
3.2.1. Individus proches de l'unité architecturale....94
3.2.1.1. L'arbre sans métamorphose....94
3.2.1.2. L'arbre "plus" proche de l'unité architecturale....95
3.2.1.3. Variante à branches pendantes....96
3.3. La variabilité chez les arbres du présent métamorphosés....97
3.3.1. L'arbre "moins" métamorphosé....97
3.3.2. L'arbre "plus" métamorphosé....97
3.4 Individus réitérés totalement....98
3.4.1. L'arbre "moins....98
3.4.2. L'arbre "plus"....98

VIROLA SURINAMENSIS WARB. MYRISTICACEAE....101
1. Présentation générale de l'espèce....101
2. Le développement architectural de *Virola surinamensis*....101
2.1. La structure de l'unité architecturale....101
2.3. L'arbre réitéré partiellement....103
2.4. L'arbre d'avenir....105
2.5. L'arbre du présent....106

3. Étude de la variabilité architecturale de *Virola surinamensis*..... 106
3.1. Description de la variabilité chez des jeunes individus 106
3.1.1. Cas de l'arbre "moins"..... 109
3.1.2. Description d'un arbre "plus"..... 110
3.2. Étude de la variabilité des arbres d'avenir..... 111
3.2.1. Cas de l'arbre "moins" réitéré totalement..... 114
3.2.2. Cas de l'arbre "plus" réitéré totalement 115
3.2.3. L'arbre d'avenir à grandes branches obliques..... 116
3.3. La variabilité chez les arbres du présent..... 117
3.4. Description de quelques arbres 119
3.4.1. L'arbre "moins" à branches horizontales 119
3.4.2. L'arbre "plus" à branches horizontales..... 119
3.4.1. L'arbre "moins" à branches obliques 122
3.4.1. L'arbre "plus" à branches obliques..... 123

XYLOPIA NITIDA DUNAL ANNONACEAE 125
1. Présentation générale de l'espèce 125
2. Développement architectural 125
2.1. La structure du module chez *Xylopia nitida* 125
2.2. La structure de l'UA2..... 128
2.2. La structure de l'arbre adulte..... 130
3. Étude de la variabilité chez *Xylopia nitida*..... 134
3.1. La variabilité chez les jeunes arbres..... 134
3.1.1. Description de l'arbre "moins" 136
3.1.2. Description de l'arbre "plus"..... 136
3.1. La variabilité chez les arbres d'avenir..... 136
3.2.1. Description de l'individu "moins" 137
3.2.2. Description de l'arbre "plus"..... 139
3.3. La variabilité des cimes chez l'arbre adulte 139
3.3.1. Description du grand arbre proche de l'UA2 142
3.3.2. Description de l'arbre métamorphosé..... 142
3.3.3. Description de l'arbre à réitération totale retardée 143

QUALEA ROSEA AUBLET VOCHYSIACEAE..... 145
1. Présentation générale de l'espèce 145
2. Le développement architectural du gonfolo 145
2.1. La structure de l'UA1 145
2.2. La structure de l'UA2 147

2.3. La structure de l'arbre du présent 151
3. La variabilité architecturale chez *Qualea rosea* 152
3.1 La variabilité chez les individus d'avenir 153
3.1.1. Description de l'arbre "moins" 155
3.1.2. Description d'un arbre "plus" 155
3.2. La variabilité chez les arbres du présent 156
3.2.1. Les arbres du présent à cime plate 157
3.2.1 Description de l'arbre "moins" 157
3.2.2. Description de l'arbre "plus" 159
3.3. Les arbres du présent à cime hémisphérique 159
3.3.1. Description de l'arbre "moins" 159
3.3.2. Description de l'arbre "plus" 160

EPERUA GRANDIFLORA (AUBLET) BENTHAM CAESALPINIACEAE.....163
1. Présentation générale de l'espèce 163
2. Le développement architectural d'*Eperua grandiflora* 164
2.1. Structure de l'UA1 ou module 164
2.2. La structure de l'UA2 168
2.3. La structure de l'arbre adulte 172
2.4. La dynamique de croissance 175
3. La variabilité architecturale chez *Eperua grandiflora* 178
3. 1. La variabilité au niveau de l'UA1 chez les plantules 178
3. 2. La variabilité chez les arbres jeunes 180
3.2.1. La description de l'arbre peu ramifié 182
3.2.2. La description de l'arbre abondamment ramifié 183
3.3. La variabilité au niveau de l'UA2 chez les arbres d'avenir 183
3.3.1. La description de l'individu "moins" 186
3.3.2. La description de l'arbre "plus" 186
3.4. Variabilité de l'arbre du présent 188
3.4.1. Description d'arbres à tronc dominant 189
3.4.2 Description des arbres à fourches égales 189

EPERUA FALCATA AUBLET CÆSALPINIACEAE.....191
1. Présentation générale de l'espèce.....191
2. L'architecture d'*Eperua falcata*.....193
2.1. La structure du module (UA1) 193
2.2. La structure de l'UA2 193
2.3. La structure de l'UA3 198
2.4. La structure d'un arbre adulte.....201

2.5. La dynamique de croissance 204
3. Étude de la variabilité chez *Eperua falcata* 207
3.1. La variabilité au niveau du module ou UA1 207
3.2. La variabilité chez les jeunes plants au stade de l'UA2 209
3.2.1. La description du jeune arbre "moins" 209
3.2.2. La description du jeune arbre "plus" 211
3.3. La variabilité au sein de l'UA2 chez les arbres d'avenir 211
3.3.1. La description de l'arbre "moins" 213
3.3.2. La description de l'arbre "plus" 213
3.4. La variabilité au sein de l'UA3 chez les arbres du présent 214
3.4.1. La description de l'arbre "moins" 216
3.4.2. La description de l'arbre "plus" 217

ANALYSE DES RÉSULTATS 219
1. *Laetia procera* 219
2. *Symphonia globulifera* 221
3. *Symphonia sp.*1. 221
4. *Virola surinamensis* 223
5. *Xylopia nitida* 223
6. *Qualea rosea* 224
7. *Eperua grandiflora* 224
8. *Eperua falcata* 225

DISCUSSION 227
1. La variabilité architecturale et l'ontogenèse 227
1.1. Les voies ontogéniques chez les espèces monopodiales 227
1.2. Les voies ontogéniques chez les espèces sympodiales 229
1.3. Conclusion 231
2. Les différentes modalités d'expression de la variabilité 232
2.1. La variabilité au sein de l'unité architecturale 232
2.2. La variabilité au stade de l'arbre d'avenir 233
2.3. La variabilité au stade de l'arbre adulte 234
2.3.1. Les variations chez les espèces hiérarchisées 234
2.3.2. Les variations chez les espèces polyarchiques 234
2.4. Conclusion 235
3. Hypothèses interprétatives de la variabilité architecturale 236
3.1. Les équilibres morphogénétiques au stade de la

plantule....236
3.2. Les équilibres morphogénétiques dans les stades ultérieurs....237
3.2.1. L'orientation des axes....237
3.2.2. Les dimensions des branches....239
3.2.3. Les changements de direction du tronc....239
3.3. Essai d'interprétation sur le comportement global de l'arbre....240
4. Discussion sur l'évolution potentielle d'un jeune arbre....241
4.1. Résumé des principaux caractère des cimes observés....241
4.1.1. Les arbres à grande cime....241
4.1.2. Les arbres à cime réduite....242
4.2. Le passage de l'arbre jeune à l'arbre adulte....243

CONCLUSION GÉNÉRALE....244

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES....249

ANNEXE 1 : Tableaux descriptifs des espèces....257

ANNEXE 2 : Glossaire....405

INDEX DES FIGURES

Figure 1 : Effet de l'immersion des racines et variabilité de lots de plantules 12
Figure 2 : Croissance définie - indéfinie/rythmique - continue / différenciation des axes, orthotropie / plagiotropie , ramification rythmique, continue 20
Figure 3 : Les modes de ramification et la position de la floraison 22
Figure 4 : Les modèles architecturaux et les différents sympodes 24
Figure 5 : Exemple de l'unité architecturale du Platane 28
Figure 6 : La réitération 30
Figure 7 : Les plans d'organisation 32
Figure 8 : Carte de la Guyane 42
Figure 9 : La structure de l'unité architecturale chez *Laetia procera* 50
Figure 10 : La structure des arbres jeunes et d'avenir chez *Laetia procera* 52
Figure 11 : La structure de l'arbre du présent et de l'arbre ayant achevé la construction de sa cime chez *Laetia procera* 54
Figure 12 : Schéma de synthèse du développement de *Laetia procera* 56
Figure 13 : La variabilité des arbres jeunes chez *Laetia procera* 58
Figure 14 : La variabilité des arbres d'avenir chez *Laetia procera* 60
Figure 15 : Caractérisation des individus de *Laetia procera* en fonction du nombre de réitérats totaux 64
Figure 16 : La variabilité des arbres adultes chez *Laetia procera* 67
Figure 17 : Les arbres "plus" et "moins" chez *Laetia procera* 70
Figure 18 : Le développement architectural de *Symphonia globulifera* 77
Figure 19 : La variabilité des arbres adultes de *Symphonia globulifera* 80
Figure 20 : Le développement architectural de *Symphonia sp.*1 88
Figure 21 : La variabilité des arbres jeunes de *Symphonia sp.*1 90
Figure 22 : La variabilité des arbres adultes de *Symphonia sp.*1 92
Figure 23 : Le développement architectural de *Virola surinamensis* 104
Figure 24 : La variabilité des arbres jeunes de *Virola surinamensis* 108
Figure 25 : La variabilité des arbres d'avenir de *Virola surinamensis* 112
Figure 26 : La variabilité des arbres adultes de *Virola surinamensis* 120
Figure 27 : La structure de l'UA1 chez *Xylopia nitida* 126
Figure 28 : La structure de l'UA2 chez *Xylopia nitida* 132
Figure 29 : La variabilité des arbres jeunes de *Xylopia nitida* 135
Figure 30 : La variabilité des arbres d'avenir de *Xylopia nitida* 138
Figure 31 : La variabilité des arbres adultes de *Xylopia nitida* 140
Figure 32 : La structure de l'UA1 et de l'UA2 chez *Qualea rosea* 148

Figure 33 : La structure de l'arbre adulte et schéma de synthèse du développement architectural de *Qualea rosea* 150
Figure 34 : La variabilité des arbres d'avenir de *Qualea rosea* 154
Figure 35 : La variabilité des arbres adultes de *Qualea rosea* 158
Figure 36 : La structure de l'UA1 chez *Eperua grandiflora* 165
Figure 37 : La structure de l'UA2 chez *Eperua grandiflora* 169
Figure 38 : La structure de l'arbre adulte chez *Eperua grandiflora* 174
Figure 39 : Schéma de synthèse du développement architectural d'*Eperua grandiflora* 177
Figure 40 : La variabilité des plantules de *Eperua grandiflora* 179
Figure 41 : La variabilité des arbres jeunes de *Eperua grandiflora* 181
Figure 42 : La variabilité des arbres d'avenir de *Eperua grandiflora* 184
Figure 43 : La variabilité des arbres adultes de *Eperua grandiflora* 187
Figure 44 : La structure de l'UA1 chez *Eperua falcata* 192
Figure 45 : La structure de l'UA2 chez *Eperua falcata* 195
Figure 46 : La structure de l'UA3 chez *Eperua falcata* 200
Figure 47 : La structure de l'arbre adulte d'*Eperua falcata* 203
Figure 48 : Schéma de synthèse du développement architectural d'*Eperua falcata* 205
Figure 49 : La variabilité des plantules de *Eperua falcata* 208
Figure 50 : La variabilité des arbres jeunes de *Eperua falcata* 210
Figure 51 : La variabilité des arbres d'avenir de *Eperua falcata* 212
Figure 52 : La variabilité des arbres adultes de *Eperua falcata* 215
Figure 53 : Les différentes voies ontogéniques chez *Virola surinamensis* 230

INDEX DES TABLEAUX

Matériel et méthode

Tableau 1 : Nombre d'individus observés en fonction des stades 16

Tableau 2 : Les critères de distinction entre les arbres "plus" et "moins" 39

Laetia procera

Tableau 3 : Le nombre de réitérats totaux chez les différents individus 49

Tableau 4 : Le nombre de réitérats totaux chez les différents individus 65

Tableaux 18 à 19 : La variabilité des jeunes arbres 258

Tableaux 20 à 28 : La variabilité des arbres d'avenir 260

Tableaux 29 à 43 : La variabilité des arbres adultes 266

Symphonia globulifera

Tableau 5 : Unité architecturale de *Symphonia globulifera* 75

Tableaux 44 à 69 : La variabilité des arbres adultes 274

***Symphonia sp.* 1**

Tableau 6 : Les différences observées entre les deux espèces de *Symphonia* 86

Tableau 7 : Unité architecturale de *Symphonia sp.* 1 87

Tableaux 70 à 74 : La variabilité des jeunes arbres 289

Tableaux 75 à 100 : La variabilité des arbres adultes 293

Virola surinamensis

Tableau 8 : Unité architecturale de *Virola surinamensis* 102

Tableaux 101 à 104 : La variabilité des jeunes arbres 306

Tableaux 105 à 110 : La variabilité des arbres d'avenir 309

Tableaux 111 à 121 : La variabilité des arbres adultes 313

Xylopia nitida

Tableau 9 : La structure du module ou UA1 chez *Xylopia nitida* 128

Tableau 10 : La structure de l'UA2 chez *Xylopia nitida* 130

Tableaux 122 à 126 : La variabilité des jeunes arbres 320

Tableaux 127 à 134 : La variabilité des arbres d'avenir 324

Tableaux 135 à 145 : La variabilité des arbres adultes 329

Qualea rosea

Tableau 11 : La structure du module ou UA1 chez *Qualea rosea* 146

Tableau 12 : La structure de l'UA2 chez *Qualea rosea* 149

Tableaux 146 à 148 : La variabilité des arbres d'avenir 336
Tableaux 149 à 161 : La variabilité des arbres adultes 339

Eperua grandiflora

Tableau 13 : La structure du module ou UA1 chez *Eperua grandiflora* 167
Tableau 14 : La structure de l'UA2 chez *Eperua grandiflora* 171
Tableaux 155 à 168 : La variabilité chez les plantules 347
Tableaux 169 à 175 : La variabilité des arbres jeunes 355
Tableaux 176 à 191 : La variabilité des arbres d'avenir 360
Tableaux 192 à 210 : La variabilité des arbres adultes 369

Eperua falcata

Tableau 15 : La structure du module ou UA1 chez *Eperua falcata* 194
Tableau 16 : La structure de l'UA2 chez *Eperua falcata* 197
Tableau 17 : La structure de l'UA3 chez *Eperua falcata* 199
Tableaux 218 à 228 : La variabilité chez les plantules 380
Tableaux 229 à 247 : La variabilité des arbres jeunes 386
Tableaux 248 à 253 : La variabilité des arbres d'avenir 394
Tableaux 254 à 268 : La variabilité des arbres adultes 397

INTRODUCTION

1. Définition de la variabilité

La variabilité des êtres vivants intéresse les hommes depuis longtemps. Dans le domaine appliqué la variabilité a été utilisée, d'abord de manière intuitive puis avec des objectifs de plus en plus précis, en amélioration. De nombreux travaux de sélection et d'amélioration dans les domaines agronomiques, forestiers, horticoles, ont permis de sélectionner et de multiplier les variétés. En ce qui concerne la forme, ces travaux de sélection reviennent à favoriser certaines parties de la plante (floraison, fructification, bois) ou au contraire de les réduire, voire de les supprimer (floraison précoce avec suppression d'une grande partie du tronc, diminution de la taille des noyaux, ...).

La variabilité est un aspect primordial sur lequel repose la spéciation. La définition de la notion d'espèce dépend ainsi largement de la variabilité, depuis que la théorie populationiste fait autorité dans le domaine de la génétique. Alors qu'autrefois, pour les typologistes, la "*variabilité était considérée au mieux comme un inconvénient, une sorte d'élargissement de la forme essentielle*" (Gould 1986), la véritable révolution philosophique réalisée en biologie selon Mayr (1974), a consisté à décrire les populations, et donc les individus, en terme de statistique. Dans ce contexte de la théorie populationiste, les types sont des abstractions et la variabilité est réelle.
La notion d'espèce bien que théoriquement facile à appréhender puisqu'elle repose sur la possibilité de croisements féconds est délicate à définir à cause du "*manque de renseignements sur le degré de variabilité de l'espèce en cause* " (Mayr 1974). Par exemple, les populations de *Parinari excelsa* ou de *Symphonia globulifera* présentes en Amérique du Sud et en Afrique de l'Ouest sont-elles interfécondes ?

Ce problème est toujours d'actualité, en particulier dans le domaine de la compréhension de la forme des végétaux ligneux. S'il existe maintenant une méthode, avec l'architecture des végétaux, pour décrire le mode de développement spécifique des arbres, la description ne donne que des caractères moyens, une synthèse de ce que l'on peut observer chez tous les individus. La variabilité n'est pas prise en considération et c'est peut-être l'une des raisons pour laquelle l'architecture n'est pas utilisée par les

praticiens.
Des hypothèses sont avancées pour expliquer les différences de comportement entre le règne animal et le règne végétal (Mayr 1974, Stebbins 1963,...), la très grande plasticité observée dans le règne végétal ou pour en comprendre le déterminisme.
De nombreux auteurs expliquent la grande variabilité des plantes par leur inaptitude à se déplacer. Si un animal peut fuir des conditions de vie difficiles, un végétal a dû s'adapter à la fixité et trouver d'autres parades, notamment une grande variabilité. "*Les plantes dépendent énormément de leur substrat et manifestent pleinement cette dépendance dans leur comportement*" (Mayr 1974).

Briggs et Walters (1984) distinguent, chez les plantes, trois types de variation individuelle selon qu'elle est :

- génétiquement déterminée
- induite par l'environnement
- due au développement.

Ces trois types de variations interagissent, façonnent la plante et sont à l'origine de la variabilité de l'espèce. Cependant elles n'interviennent pas au même niveau et peuvent être confondues dans certains cas. Les deux dernières sont souvent désignées sous le terme de plasticité (adaptative). Le déterminisme de la variabilité ne peut être réalisé qu'après expérimentations. Des individus clonaux ou des hybrides sélectionnés, placés dans diverses conditions de milieux, permettent de comprendre la réaction individuelle aux modifications environnementales. Au contraire, en milieu contrôlé, les réactions de diverses provenances peuvent être testées.

C'est dans ce contexte qu'un travail de description de la variabilité de la forme de la cime des arbres a été envisagé. Les individus observés sont issus du milieu naturel et ni les modifications climatiques, ni les critères génétiques ne sont connus. Ainsi la variabilité a été considérée comme une interaction entre le génome et le milieu environnant, sans chercher à en connaître les causes.

2. La variabilité de la forme des arbres

La variabilité intra-spécifique de la forme des arbres a fait l'objet de nombreux travaux qui peuvent être séparés en deux grands groupes selon que cette variabilité a une origine endogène ou exogène.

2.1. L'influence du milieu sur la forme des arbres

L'environnement est fréquemment évoqué pour expliquer la variabilité de la forme des végétaux. Mais les expérimentations pour tester les réactions aux conditions de milieux sont souvent effectuées sur des plantes de culture rapide ou sur des arbres à des stades jeunes.

2.1.1. L'influence de la lumière

La forme générale de l'arbre est grandement influencée par la quantité de lumière qu'il reçoit. En effet, un arbre de plein champ possède une forme trapue avec un tronc court alors qu'un arbre s'étant développé en milieu fermé est généralement plus élancé avec une cime plus réduite en diamètre et des branches qui s'élaguent plus rapidement. Ce caractère est d'ailleurs exploité par les forestiers qui cultivent en rangs serrés les jeunes arbres de plantation.

La présence de lumière favorise également la présence de fourches (Thiébaut *et al.* 1985). Des individus de *Viburnum prunifolium* observés par Pickett et Kempf (1980) ont tendance à avoir un degré de ramification plus important en milieu ouvert. De plus ces auteurs affirment que parmi les individus qu'ils ont observés, ceux qui poussent dans les champs sont plus variables que les arbres de forêt. En revanche, pour des plants de tomate et de petits pois, Went (1953) affirme que dans des conditions optimales de milieu la variabilité est minimale, sans donner de précisions sur ces conditions optimales (en serre).

L'influence de l'éclairement peut également se répercuter à l'intérieur de la plante elle-même. Les expériences de Snow (1931, in Sachs 1986) reprises et complétées par Novoplansky *et al.* (1989) montrent sur le pois, qu'un axe ombragé est inhibé et finit même par mourir si un autre axe voisin est disposé en pleine lumière. Pour ces auteurs les branches situées dans les meilleures conditions sont capables d'inhiber les autres et de détourner les ressources nutritives à leur profit. Wilson (1990) confirme que l'ombrage sur des feuilles diminue la productivité des branches et conduit à la mort de l'axe.

Les effets de lisière ou de bordure, bien connus des forestiers, donnent aux arbres situés à la périphérie des parcelles une forme dissymétrique.

2.1.2. L'influence du vent et de la neige

L'étude des forêts d'altitude en Amérique Centrale a permis de mettre en évidence une propriété particulière des arbres poussant au sommet des crêtes. Chez ces individus les axes ont une croissance primaire d'autant plus

réduite et au contraire une croissance en diamètre plus importante qu'ils sont soumis à des vents violents et tourbillonnants (Ashby *et al.* 1979, Lawton 1982, Cordero *et al.* 1994). Ce phénomène a été décrit par Jaffe (1973) sous le terme de thigmomorphogenèse. Les expériences de Holbrook et Putz (1989) sur le liquidambar (*Liquidambar styraciflua* L.) permettent d'aboutir aux mêmes conclusions. Un individu haubané, donc empêché de se balancer dans le vent, pousse plus rapidement en hauteur qu'un individu planté sans protection. Le vent entraîne donc une plus grande rigidité via l'activation de la croissance secondaire.

L'ombrage accentue davantage les effets de la protection contre le vent (Holbrook et Putz 1989).

L'influence de la neige est souvent combinée à celle du vent.
La hauteur du manteau neigeux imprime des différences dans la forme des épinettes noires (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) observées par Bégin (1991). Les branches basses sont favorisées quand elles sont recouvertes par la neige et elles peuvent acquérir une structure robuste et complexe. De plus elles portent parfois des réitérats d'autant plus éloignés du tronc que les traumatismes dus au froid ont été fréquents. Lavoie et Payette (1991) précisent que l'érosion des tiges et des apex à l'interface air-neige est responsable de la grande variété de formes observées sur des épinettes noires des régions sub-arctiques.
De son côté, Arquillière (1986) définit différents types de forme de *Picea abies* (L.) Karsten, selon leur situation, exposée ou non aux vents dominants, dans les zones de congères. Selon la protection dont les arbres disposent, le tronc ou les branches ont la possibilité de se développer.

2.1.3. L'influence de la gravité

Pour Jankiewicz *et al.* (1976) ou Brown (1971), la gravité est également un des paramètres qui permettent d'expliquer la variabilité de la forme des arbres. Ils constatent que les branches situées au sommet de la cime sont plus dressées qu'à la base. Quand la branche s'allonge, elle s'affaisse. Cette explication peut paraître curieuse car la gravité est la même pour tous les axes et tous les organismes et ce sont plutôt les proportions ou la composition des axes qui expliquent ces divergences.

D'ailleurs, dans leur article, Jankiewicz *et al.* (1971) mettent en opposition à ce critère l'existence du bois de réaction qui est capable de contrecarrer cette

force. Les angles d'insertion de toutes les branches au sein d'une même cime ne sont pas identiques et ce ne sont pas les plus grandes qui sont les moins verticales. Ils concluent que le poids des branches s'ajoute bien à ces forces, mais ne permet pas d'expliquer suffisamment toutes les modalités observées. Il existe en outre des arbres capables de soutenir des branches horizontales sur plusieurs mètres de long voire plusieurs dizaines de mètres (*Cedrus*, *Quercus*, *Platanus*, *Terminalia*, *Ficus*, *Ceiba*, *Parinari*, *Moronobea* ...).
Si certaines branches s'affaissent, d'autres au contraire peuvent rester verticales. Deux forces majeures doivent modifier l'orientation des branches :

- les pressions mécaniques exercées par les tissus du tronc sur les jeunes tissus des branches qui augmentent de diamètre, et inversement,
- la formation de bois de réaction.

Ainsi plus que l'effet de gravité c'est la présence ou l'absence de bois de réaction et sa distribution dans l'axe qui modulent la forme des branches (Fisher et Mueller 1983, Fisher 1985, Fournier 1990).

2.1.4. Le sol

La disponibilité en eau du sol (Tranquilini, 1963, in Arquillière 1986), la texture et la composition minérale du sol exercent aussi une influence sur les possibilités de développement des arbres et donc sur leur forme globale.

2.1.5. Conclusion

L'impact des conditions environnementales affecte principalement la croissance des axes, en terme de longueur des unités de croissance, de nombre d'entre-nœuds, de croissance en diamètre, et d'orientation des axes.

2.2. Les critères endogènes de la variabilité

De très nombreux articles décrivent les critères de variabilité des arbres qu'ils soient typiquement morphologiques ou bien qu'ils impliquent des facteurs physiologiques ou ontogéniques.
La plupart de ces travaux relatifs à la forme des arbres ont pour objectif de déterminer la "vigueur" des individus afin d'accélérer la mise en exploitation.

2.2.1. La perte de l'apex - la dominance apicale

Il existe un consensus pour reconnaître le rôle très important de la

dominance apicale dans la forme des arbres. Cela peut s'exprimer de diverses manières, selon que l'on parle de la persistance du tronc, de corrélation entre organes (Wilson 1990, Champagnat 1950), de "vigueur" (Borchert, 1976, Fisher 1984, Crabbé 1986) de "vitalité" (Roloff 1991), de contrôle apical (Brown *et al.* 1967) ou de dominance apicale, de croissance relative entre les axes (Borchert, 1976, Fisher 1984) de proportions entre les axes longs et les axes courts (Remphrey et Powell 1984).
Les auteurs anglo-saxons (Kramer et Kozlowski 1979, in Remphrey et Davidson 1991), distinguent deux grands types de forme, séparant grosso modo les Conifères (softwood) des feuillus (hardwood), qui traduisent également ces phénomènes de dominance entre les axes. Ils désignent sous le terme de "excurrent" un arbre de forme conique ayant un tronc dominant traduisant l'existence d'une forte dominance apicale et de "decurrent" un arbre de forme plus sphérique chez lequel les branches latérales peuvent avoir une croissance comparable à celle du tronc. En France les forestiers utilisent les termes de monopodial pour excurrent et de sympodial pour decurrent. Ces qualificatifs peuvent cependant prêter à confusion par rapport au mode de développement de l'arbre.

Remphrey et Davidson (1991) expriment l'idée que les morts d'apex et également les réponses différentielles à de tels événements doivent jouer un rôle dans la variabilité des couronnes de *Fraxinus excelsa*, mais ce n'est pas l'avis de Brown *et al.* (1967) pour qui une répétition de la disparition de l'apex dominant peut seule amener un arbre excurrent à devenir décurrent. Pour Wilson (1990) la disparition de l'apex ne modifie pas la forme de l'individu, puisque la réaction est de restaurer la forme caractéristique de l'arbre plutôt que de la modifier. Par contre, il précise que des fourches peuvent éventuellement se former quand la plante est dans un stade avancé de maturité.

D'autres types d'observations, ayant trait à la dominance apicale, sans la nommer, viennent compléter ces données. Elles sont souvent quantitatives.

- la durée de croissance saisonnière (Borchert 1976, Kremer *et al.* 1990),
- la longueur des branches (Remphrey et Powell 1984)
- le nombre de rameaux "branching ratio" (Pickett et Kempf 1980, Remphrey et Powell 1984)
- le degré de ramification "bifurcation ratio" (Whitney 1976).

2.2.2. L'angle de ramification

C'est un caractère important de variabilité chez des individus de *Fraxinus excelsa* observés par Remphrey et Davidson (1991), et chez *Fraxinus pennsylvanica* (Remphrey et Powell 1984).

Brown (1971) remarque un changement dans l'orientation des branches du sommet à la base de la cime, qu'il relie au phénomène de gravité. Les branches prennent, au cours de leur vie, différentes valeurs d'angle par rapport au tronc et, au fur et à mesure qu'elles se développent, l'angle est de moins en moins aigu. Jankiewicz et Stecki (1976) rejoignent cette opinion, mais précisent les mécanismes. Des dessins explicites de ces auteurs montrent comment la base des branches est englobée dans le bois du tronc. Ainsi ce n'est pas l'angle d'insertion qui change mais le point de jonction entre les deux écorces (tronc - branche) qui est de plus en plus éloigné de la moelle. Si la branche âgée s'est affaissée, l'angle paraît ainsi plus ouvert.

Honda (1971) montre par simulation qu'une très petite modification dans l'angle d'insertion des branches peut entraîner un changement notable dans la forme de la couronne (*Terminalia*).

2.2.3. La croissance en diamètre et les réorientations des axes

Selon Wilson (1990) les branches tendent à se dresser vers le sommet de façon à ce que leur apex se situent à la surface de la couronne. De plus, les axes portant de nombreuses feuilles s'épaississent pour favoriser les transports aqueux, et supporter les contraintes mécaniques dues au poids du feuillage.

Fisher (1984) mentionne que la réorientation ou le changement dans la position des branches après croissance secondaire est un aspect important dans la formation de l'arbre, souvent en relation avec le bois de réaction.

Ces aspects sont également en concordance avec les problèmes de forme des branches évoquées par cet auteur pour décrire la variabilité de la forme des cimes.

2.2.4. La prolepsie (développement retardé) et la syllepsie (développement immédiat) des axes latéraux :

Remphrey et Powell (1985) font de la syllepsie un critère important de variabilité au moins chez les jeunes individus de *Larix laricina*. Cette caractéristique des axes est reliée à la vigueur de l'axe porteur. D'après Champagnat (1950), les rameaux anticipés (ou sylleptiques) se forment lorsqu'un seuil de vitesse de croissance journalière est dépassé. Ce seuil est variable selon les espèces.

2.2.5. Autres caractères

D'autres caractères impliqués dans l'expression de la variabilité sont parfois mentionnés de façon plus rare.

Le nombre de branches formées à chaque unité de croissance : Ce type de variabilité est également cités dans différents travaux, notamment ceux de Gill et Tomlinson (1969) sur *Rhizophora mangle*, de Remphrey et Powell (1984) sur des plantules de *Larix laricina*. Ce critère est également mentionné comme prometteur par Leakey (1986) pour identifier les clones "supérieurs" (à croissance rapide) chez *Triplochiton scleroxylon*. Cet auteur note une relation inverse entre la croissance en hauteur ou la croissance en diamètre et le nombre de branches par unité de longueur du tronc.

La rectitude des axes (Verhaegen *et al.* n.d.) et l'écart à la verticalité (Kremer 1981) sont des critères employés par les forestiers.

Le polycyclisme ou la mise en place de plusieurs pousses annuelles entre dans les critères de sélection des arbres de plantation (Kremer 1984).

La variabilité due au système racinaire : Eis (1978) a observé plusieures espèces de Conifères dont les individus sont issus de régénération naturelle. Les arbres dominants possèdent des systèmes racinaires plus développés, plus symétriques, avec une faible mortalité des racines. Le système racinaire de tels arbres occupe la litière avant ceux des étages sous-jacents qui comblent les vides laissés.

3. Conclusion

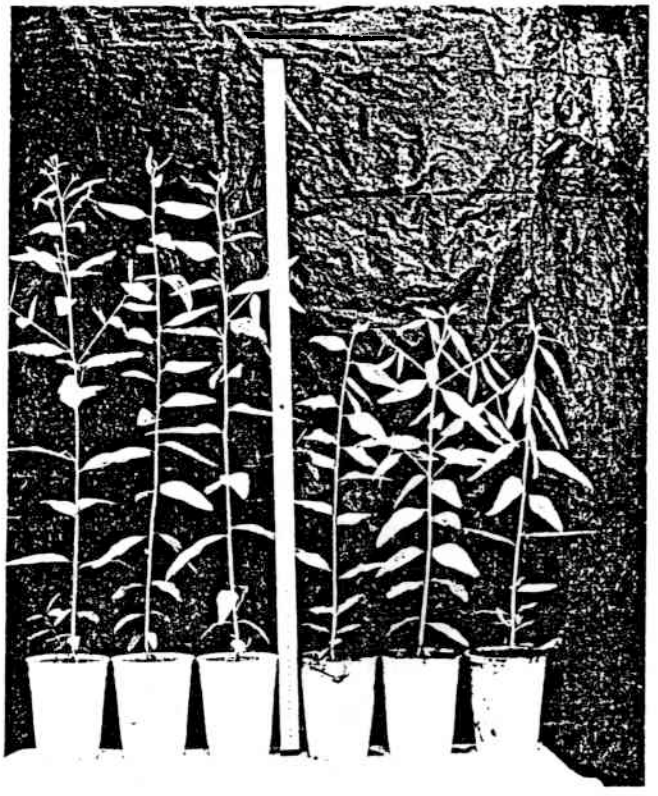
Les données concernant ce problème de la variabilité sont parfois contradictoires. Plusieurs raisons peuvent l'expliquer.

En premier lieu les observations tiennent rarement compte du stade de développement des individus.
Tous les caractères décrits précédemment ne se situent pas au même niveau. La dominance apicale par exemple est un syndrome de caractères qui peut être décomposé ou "traduit" en de nombreux autres, alors que la longueur des branches est un critère brut, facilement mesurable.
Enfin d'autres paramètres évoluent en fonction de l'âge de la plante (orientation, longueur des axes, la forme globale ...).

En ce qui concerne l'influence du milieu, on peut également supposer qu'un même environnement peut avoir des effets variés sur des individus différents. C'est d'ailleurs l'un des principes de la sélection dans le domaine de la résistance au froid, aux agents pathogènes. Longman *et al.* (1979) ont montré que chez quatre clones de *Terminalia superba* ayant subit différentes conditions d'éclairement et de température, la variabilité interclonale est supérieure à l'effet des traitements. Ils précisent encore que les clones ne réagissent pas de la même manière aux différents traitements.
Si l'on est bien attentif à certaines photos montrant des lots de plantes soumises à des conditions de milieu différentes (Kozlowski *et al.* 1991), certains critères de variabilité au sein d'un même lot, ne sont pas pris en compte. On voit par exemple des individus ramifiés, d'autres monocaules, des tailles variables des entre-nœuds au sein d'un même lot (Figure 1). Ainsi les différences dans la taille globale des plantes masquent des divergences plus profondes du comportement ontogénique de la plante.

Dans le même ordre d'idée, Briand *et al.* (1991) n'ont trouvé aucune différence significative dans l'architecture comparée d'individu de *Thuja occidentalis* L. se développant soit au sommet d'une falaise soit dans des marécages, correction faite de l'âge des arbres. Ils en concluent que leur observations ne permettent pas d'affirmer l'existence d'une différence dans l'architecture des deux populations de falaise ou de marécages. Ainsi l'échelle d'observation est aussi un critère important, et dans certains cas seule une partie de l'arbre peut être analysée (croissance du tronc, jonction tronc - branches).

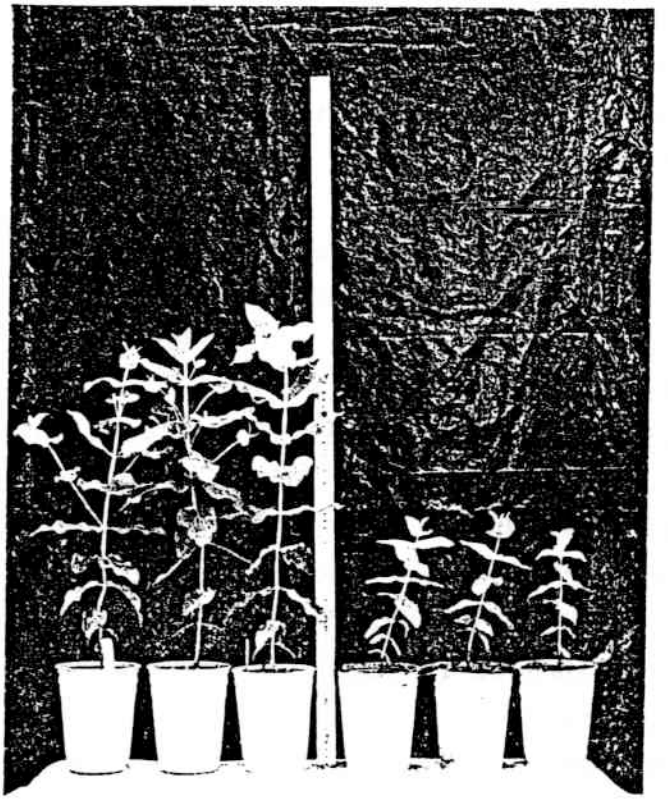
S'il est reconnu que le milieu peut façonner la morphologie et la physiologie des plantes, les exemples montrent que les adaptations des végétaux à leur environnement sont subtiles. Stebbins (1963) traduit ces observations par le fait que le phénotype des plantes est assez facilement modifié par les conditions environnementales, tels que la lumière, la température, l'humidité et les éléments nutritifs, qui sont toujours présents.
Dans certains cas les modifications induites par le milieu peuvent aussi simuler ou masquer celles produites par les facteurs génétiques. Le meilleur exemple qui permette d'illustrer cette affirmation est celui des rythmes de croissance. On a longtemps considéré que les arrêts de croissance des plantes tempérées étaient dus à la baisse de température automnale et que les plantes équatoriales avaient une croissance continue. Or ceci doit être nuancé. S'il est parfois difficile de déceler les arrêts de croissance chez les plantes de climats



Eucalyptus camaldulensis

Figure 1 : Etude de l'effet du sol sur le développement de jeunes plantules d'arbres. D'après Kozlowski *et al.* 1991.
Sol sec à gauche et sol gorgé d'eau à droite.
Les différences de structure entre individus d'un même lot (longueur des entre-nœuds, ramification) n'entrent pas en ligne de compte dans la description. Seule la hauteur est appréciée pour marquer les différences de comportement entre les lots.

Eucalyptus globulus



équatoriaux, cela n'implique pas leur absence. L'hévéa (Hallé et Martin 1968), le manguier (Scaronne 1969) ou le cacaoyer (Greathouse *et al.* 1971) sont maintenant des exemples classiques d'arbres tropicaux à croissance rythmique.
A l'inverse, de jeunes chênes cultivés à température constante de 25°C présentent une croissance rythmique endogène basée sur une période de 20 jours environ (Champagnat *et al.* 1986). Ces divers auteurs ont montré qu'il existe une compétition entre le méristème et les feuilles qu'il initie aboutissant à l'expression des rythmes. L'influence de la température se calque sur ce rythme, module le nombre de pousses réalisées au cours de l'année, la taille des feuilles ou des entre-nœuds, mais il ne l'induit pas.

Tous ces éléments nous amènent à la conclusion que les données concernant ce problème de la variabilité sont fragmentaires, ne tiennent que rarement compte de la globalité de l'arbre car elles sont focalisées sur un aspect ponctuel dans le temps et/ou dans l'espace. Or c'est une question importante aussi bien du point de vue théorique, afin d'améliorer la connaissance des végétaux et en particulier de leur mode de développement, que pratique, puisque la forme des arbres est l'objet de nombreux travaux en amélioration.

Sur quels critères la variabilité de la forme des arbres repose-t-elle ?

Le travail présenté ici a pour but de répondre à cette question. Le problème a été envisagé sur l'arbre entier, en analysant la nature et l'apparition de la variabilité au cours de son développement.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

1. Principe de la méthode

L'objectif de ce travail a été d'aborder la variabilité de la forme des arbres du point de vue de leur ontogenèse à l'aide d'un grand nombre de caractères observés conjointement. Pour ce faire, l'architecturale végétale a été utilisée comme outil d'analyse.
Cette méthode permet de décrire le mode de croissance des végétaux à l'aide de critères morphologiques et fournit une description de l'individu "moyen" à différents stades de son développement. L'architecture végétale nous permet ainsi d'appréhender le végétal dans sa globalité d'un point de vue dynamique.

Habituellement, l'étude architecturale d'une espèce implique que l'on élimine ce qui est dû à la variabilité individuelle et à l'induction par le milieu environnant pour ne faire ressortir que les lois de croissance communes à tous les individus de l'espèce. La variabilité est néanmoins appréciée implicitement par le fait que plus l'espèce est variable, plus le nombre d'individus à observer est grand et plus la synthèse est difficile à réaliser!
Ici, au contraire, l'objectif est de faire ressortir les potentialités individuelles à partir de la connaissance du développement de l'espèce. Montrer la variabilité de la forme de l'arbre revient en quelque sorte à décrire comment les individus observés s'écartent de l'individu moyen, mais aussi à rechercher quels sont les caractères sur lesquels la variabilité se manifeste. Il s'agit en d'autres termes d'une analyse qualitative de la variabilité exprimée au travers de la forme de la cime de quelques espèces arborescentes.

Les espèces ont été choisies en fonction de leur mode de développement afin de vérifier si leur architecture a une influence sur l'ampleur de la variabilité au sein de l'espèce.

2. Choix des espèces et des individus

Huit espèces tropicales de Guyane française ont été retenues :
L = *Laetia procera* (Poeppig) Eichler *FLACOURTIACEAE*
Sg = *Symphonia globulifera* L.f. *CLUSIACEAE*

Sc = *Symphonia sp.* 1 espèce non décrite *CLUSIACEAE,*
V = *Virola surinamensis* Warb. *MYRISTICACEAE*
X = *Xylopia nitida* Dunal *ANNONACEAE*
Q = *Qualea rosea* Aublet *VOCHYSIACEAE*
E = *Eperua grandiflora* (Aublet) Bentham *CAESALPINIACEAE*
W = *Eperua falcata* Aublet *CAESALPINIACEAE*

Pour chaque espèce, les arbres ont été numérotés dans l'ordre où ils ont été dessinés. La lettre située devant le numéro fait référence à l'espèce considérée, selon la liste ci-dessus. Par exemple L3 est le troisième individu de *Laetia procera*, E45 le quarante-cinquième *Eperua grandiflora* .
Le nombre d'individus observés est donné dans le tableau n° 1.

Tableau 1 : Nombre d'individus observés en fonction des stades :

	Plantules	Arbres jeunes	A. d'avenir	A. adultes
Laetia procera	0	2	10	15
Symphonia globulifera	0	0	0	24
Symphonia sp. 1	0	0	5	24
Virola surinamensis	0	4	6	11
Xylopia nitida	0	5	8	11
Qualea rosea	0	0	3	14
Eperua grandiflora	14	7	16	20
Eperua falcata	10	14	6	15

Les échantillons d'herbier ont été déposés à l'Institut de Botanique de Montpellier.

Les critères de choix :
Le choix des espèces répond à deux exigences, l'une pratique et l'autre théorique. La première est d'avoir une grande abondance d'individus à tous les stades de développement.
La seconde est d'avoir une gamme d'espèces présentant des modes de développement très variées, avec différents degrés de hiérarchisation. Les critères pris en considération pour déterminer les différents plans d'organisation sont :
- la structure de l'unité architecturale (monopodiale ou sympodiale)

- le nombre d'unités architecturales pour les espèces sympodiales
- les modalités de réitération (retardée ou immédiate).

Ainsi quatre espèces à développement monopodial et quatre espèces sympodiales ont été étudiées en Guyane, toutes des Angiospermes. Parmi ces huit espèces, le développement architectural de six d'entre elles était déjà connu. En ce qui concerne *Eperua grandiflora* et *Xylopia nitida* l'analyse architecturale a due être réalisée au cours de ce travail.

3. Les critères d'analyse

Dans ce travail, les observations ont été effectuées en grande partie à l'aide des critères utilisés en architecture végétale. Un rappel des principaux caractères, et des concepts de l'analyse architecturale est donné, avec des précisions sur les emplois particuliers qui en ont parfois été faits.
Au cours de l'étude est apparu nécessaire de faire appel à quelques critères complémentaires.

3.1. Caractères utilisés lors de l'analyse architecturale

3.1.1. La croissance définie ou indéfinie

La croissance d'un axe est potentiellement **indéfinie** lorsque son méristème terminal garde une aptitude illimitée à fonctionner. Elle est **définie** quand l'apex cesse de fonctionner ou se transforme. Il peut selon les cas se parenchymatiser, devenir inflorescentiel ou se nécroser (Figure 2a).

En fonction de l'âge et de la position des axes dans la cime, les potentialités de croissance vont être variables. Dans la plupart des cas, un axe très différencié, ou un axe formé chez une plante âgée, a une croissance définie.

3.1.2. Les rythmes de croissance

La croissance **rythmique** implique que l'axe soit soumis à une alternance de phases d'élongation et de repos apparent où aucune croissance n'est perceptible. Si la croissance est **continue** on n'observe pas une telle périodicité (Figure 2b).
Dans le premier cas, chaque pousse détermine la mise en place d'une **unité de croissance** (UC), portion d'axe délimitée par des marqueurs de croissance plus ou moins visibles et exprimés : écailles séparées par des

entre-nœuds courts, feuilles de petite taille . Mais chez certaines espèces ces marqueurs sont invisibles, tout au moins dans les jeunes stades, et seul un suivi de croissance permet de déceler la nature rythmique des axes (Comte 1988, Edelin 1993).

Les types d'unités de croissance décrites dans ce travail font appel à la typologie de Comte (1988) : l'unité de croissance simple et l'unité de croissance ramifiée, parfois jusqu'à l'ordre n.

La taille des unités de croissance est variable au cours du développement d'un axe. Le nombre des entre-noeuds et leur longueur varient avec l'âge (Lauri 1988, Comte 1993).
Le nombre d'unités de croissance par axe diminue également jusqu'à aboutir à une "*convergence de tous les axes du système vers l'établissement d'unités de croissance terminales toutes identiques*" (Comte 1993).

Toutes les espèces étudiées dans ce travail ont une croissance rythmique. Cependant, chacune d'entre elles possède un rythme qui lui est propre, variable également selon les individus, leur stade de développement et même les types d'axes considérés (Comte 1993). Au sein d'une même espèce les individus les plus jeunes ont potentiellement des périodes de repos notablement plus courtes que les arbres adultes. Ainsi, au cours d'une période de temps donnée, pour une unité de croissance mis en place chez l'arbre adulte, un jeune arbre en formera plusieurs. Dans ce sens, Ng (1979) oppose la croissance continue des jeunes arbres à la croissance rythmique des arbres adultes.

Quand cela était possible les caractères de synchronisme et désynchronisme des axes qui découlent de ces rythmes ont été notés :
La reprise de croissance : Elle est rarement synchrone sur tous les axes d'un même individu. En particulier la croissance des axes principaux est privilégiée par rapport à celle des axes latéraux dans les stades hiérarchisés. L'allongement des bourgeons débute d'abord par le tronc puis les branches sommitales pour gagner selon un gradient basitone les axes basaux et d'ordres ultimes. Inversement, cet ordre n'est pas respecté dans le cas de systèmes ramifiés polyarchiques et chez un arbre âgé par exemple les rameaux d'ordres ultimes peuvent commencer à s'allonger avant les axes qui les portent.

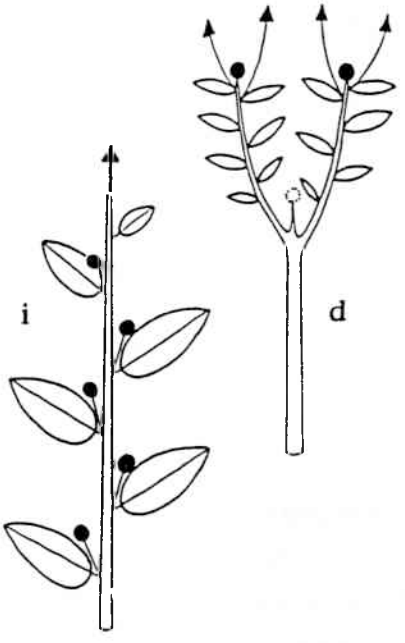
Les durées de l'allongement : Ce phénomène de désynchronisme de croissance entre les axes peut se manifester de manière encore plus prononcée si l'on considère les durées de l'allongement, en terme d'entre-nœuds ou d'unités de croissance formés. Ainsi on remarque, chez un jeune *Eperua grandiflora*, davantage d'unités de croissance sur un axe d'ordre 1 que sur des axes d'ordre 2 ou a fortiori 3, formées au cours de la même période de temps. Cette croissance privilégiée finit par s'atténuer au cours du développement. C'est ce que Comte (1993) désigne par le terme de "saut de vagues" au cours duquel les axes latéraux les plus âgés ou d'ordre ultime ne concrétisent pas leur potentiel de croissance.
La croissance très épisodique de certains rameaux d'ordre ultime a été désignée sous le terme de **croissance intermittente** dans la description des espèces.

Alors que la rythmicité traduit la variabilité individuelle, et ceci peut très clairement se voir dans les zones équatoriales, les désynchronismes phénologiques entre individus d'une même espèce ou entre les différentes parties d'une même cime (Oldeman 1974, Loubry 1993), sont utilisés par certains auteurs pour décrire la "vigueur" ou l'âge physiologique de la plante (Borchert 1976, Ng 1979).
Bien qu'aucun suivi approfondi n'ait été réalisé ici, toutes les données concernant les rythmes de croissance ont été recueillies, lorsque des arbres en période de végétation ont été observés. Ces phénomènes de croissances différentielles au sein des systèmes ramifiés donnent des indications sur l'état de hiérarchisation de l'arbre.

3.1.3. La différenciation orthotrope ou plagiotrope des axes

Les axes peuvent être **orthotropes** ou **plagiotropes** (Figure 2c). L'orthotropie est définie par une orientation verticale et une symétrie radiale, la plagiotropie par une orientation horizontale et une symétrie bilatérale.
Ces deux types de différenciation sont plus ou moins nets, labiles ou susceptibles d'évoluer et des cas intermédiaires peuvent exister au niveau des directions de croissance. Cette caractéristique peut être modifiée selon les types d'axes et leur position dans l'arbre, notamment au cours de la croissance en épaisseur. Ainsi par exemple un jeune axe plagiotrope peut se redresser et acquérir une symétrie radiale au cours de son développement (cas d'*Eperua grandiflora*). De même un axe peut être orthotrope à sa base et

Figure 2 a : croissance indéfinie (i) et croissance définie (d)



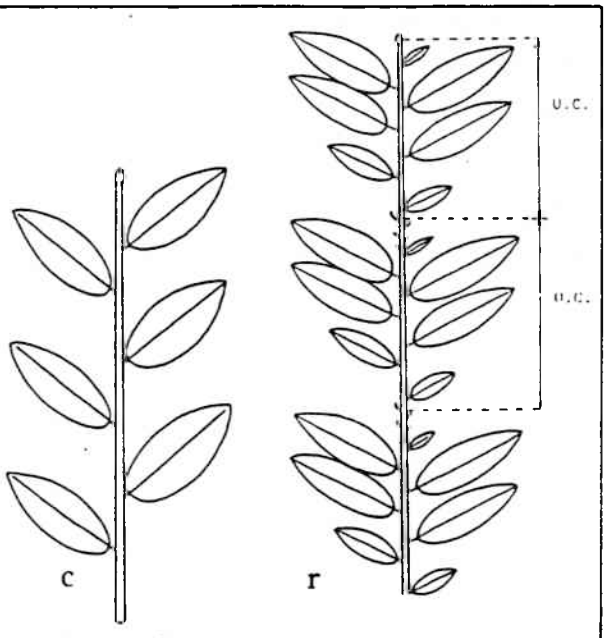


Figure 2b : croissance rythmique (r) et croissance continue (c)

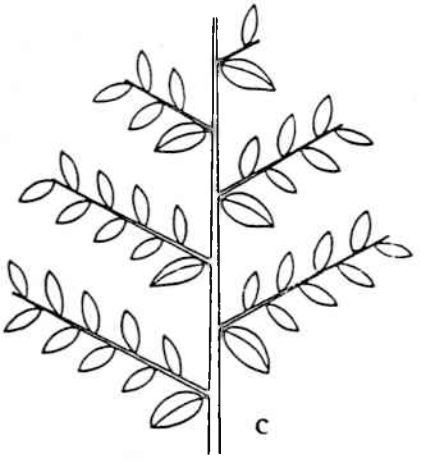
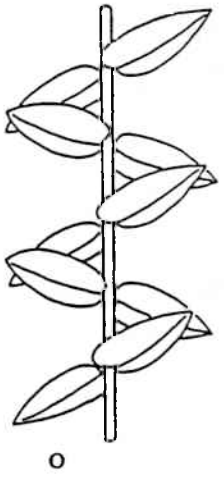
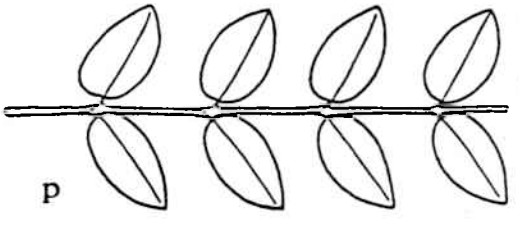


Figure 2d : Ramification continue (c) ou rythmique (r)





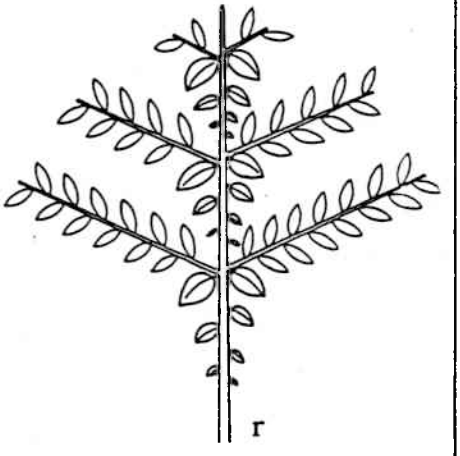


Figure 2c : Différenciation orthotrope (o) et plagiotrope (p) des axes

plagiotrope à son sommet et dans ce cas on parle d'axe mixte (Hallé et Oldeman 1970). Ce phénomène peut concerner la totalité du tronc dans le cas du hêtre (Nicolini 1991) ou se produire au niveau d'une partie du tronc chez *Parinari excelsa* (Hallé et Oldeman 1970).

Ces critères de différenciation d'axes sont très importants pour décrire la variabilité des arbres. Chez les espèces à tronc orthotrope, certains individus peuvent avoir, quand ils sont âgés, une phase de plagiotropisation apparaissant de manière plus ou moins précoce et accentuée, comme certains individus de Pin maritime (Loup 1990). De plus la symétrie des axes et leur géométrie (inclinaison, forme générale, orientation spatiale des axes) sont des critères descriptifs de la variabilité utilisés par Hallé et Guillaumet (1967), Fisher (1984) et Remphrey et Powell (1984).

3.1.4. Les ramifications rythmique, diffuse ou continue des axes

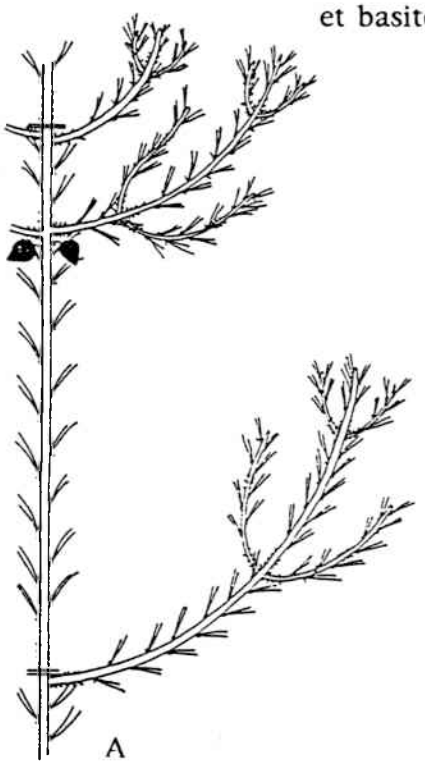
La ramification est qualifiée de **continue** lorsque chaque aisselle foliaire axile un axe latéral et **rythmique** lorsque les axes latéraux sont situés à des endroits privilégiés de l'unité de croissance. La ramification **diffuse** caractérise des axes où seuls quelques bourgeons se sont développés de manière irrégulière et espacée (Figure 2d).
Dans le cas de certaines espèces, le terme de ramification **intermittente** a été employé dans les description des espèces pour désigner un axe chez lequel la ramification concerne un très petit nombre d'unités de croissance.

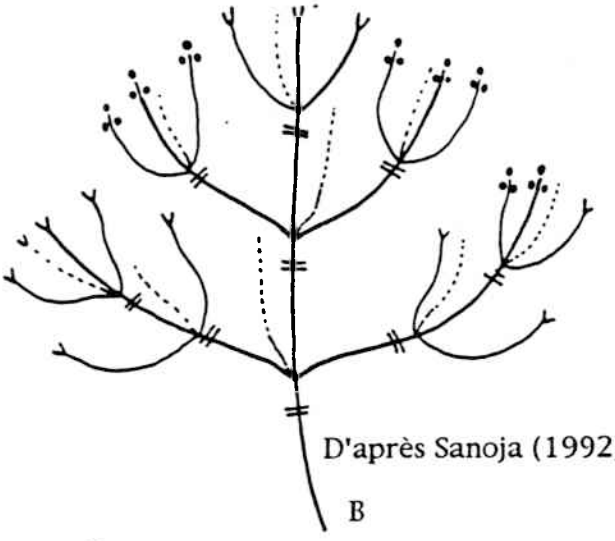
Ce critère important de variabilité qu'est la ramification est utilisé sous son aspect quantitatif pour décrire la densité de la ramification, ou le nombre d'axes formés à chaque unité de croissance.

3.1.5. L'acrotonie, la mésotonie et la basitonie

Une unité de croissance est **acrotone** si les axes les plus développés sont situés à son sommet, **basitone** s'ils sont à sa base, et **mésotone** s'ils sont disposés dans son milieu (Figure 3a).
Secondairement, ces critères peuvent être utilisés pour décrire un fonctionnement à une échelle plus petite (module, arbre entier).
Utilisés pour la description de l'unité architecturale, ces critères ne sont cependant pas sujets à variabilité.

Figure 3a : Ramification acrotone (A) chez *Pinus pinaster* Ait. et basitone (B) chez *Vochysia surinamensis* Stafleu





D'après Sanoja (1992)

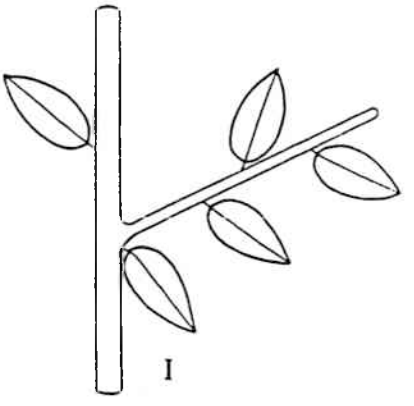
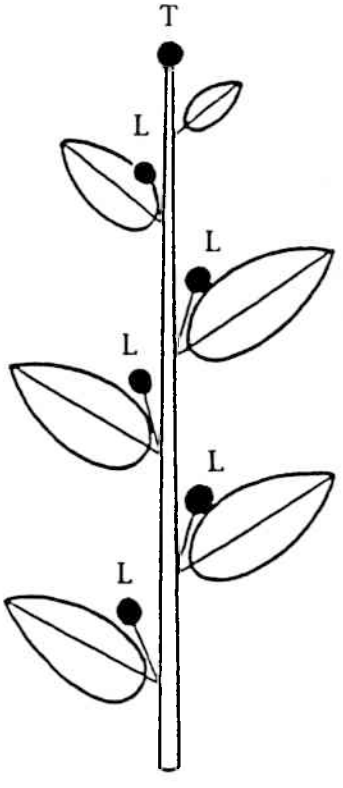


Figure 3b : Ramification immédiate (I) ou retardée (R)



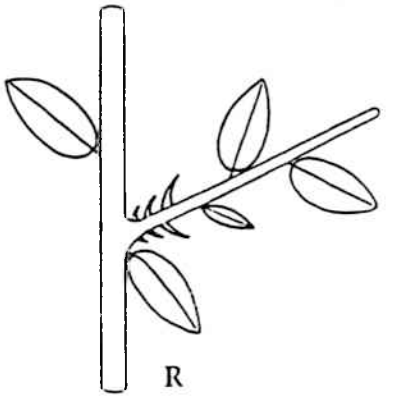


Figure 3c : Position de la floraison
L : latérale, T : terminale

3.1.6. La ramification immédiate ou différée

Lorsqu'il existe une phase de repos succédant à la formation du bourgeon qui va l'initier, l'axe **proleptique** possède un **développement différé**. A sa base on observe le plus souvent des écailles séparées par des entre-nœuds courts (Figure 3bR).

Un axe **sylleptique** à **développement immédiat** ne possède pas de phase de latence ou de repos précédant son allongement. Dans ce cas on n'observe généralement pas d'écailles basales, et l'hypopodium est plus long que les entre-nœuds suivants (Figure 3bI).

Alors que ces critères permettent de décrire le mode de ramification des axes et sont donc pertinents à l'échelle de l'unité de croissance ou de l'unité architecturale, pour certains auteurs la présence et la fréquence des axes sylleptiques est un facteur de variabilité de la forme chez de jeunes arbres (Borchert 1976, Remphrey et Powell 1985).

On observe au sein du même individu, une évolution de son expression au cours du développement. Chez certaines espèces, cela peut d'abord se traduire par une tendance à la disparition de la syllepsie observée par Borchert (1976) due, selon Champagnat (1950) à une diminution de la vitesse de croissance de l'axe porteur. Puis, en phase ultime de développement les axes se terminent toujours par des UC non ramifiées, définies par Comte (1993) sous le terme "d'unités de croissance terminale". Ainsi ces caractères sont utilisés pour décrire l'ontogenèse de l'arbre, plus que la variabilité : à l'échelle d'observation qui est celle de ce travail, ils sont difficilement utilisables.

Cette notion de chronologie dans le développement des axes a été considérée au niveau du développement des réitérats retardés, par le biais de l'observation des figures et des rides d'insertion.

3.1.7. La structure monopodiale ou sympodiale des systèmes ramifiés

Le fonctionnement du méristème détermine la ramification monopodiale ou sympodiale des axes (Figure 4a).

La **ramification monopodiale** correspond à un système d'axes différenciés où se dégage un axe principal mettant en place des axes latéraux issus de bourgeons axillaires situé à l'aisselle des feuilles.

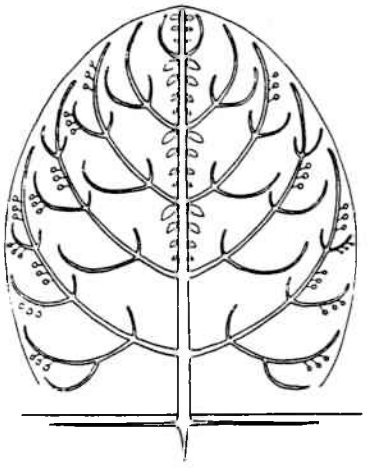


Figure 4a : Monopode (modèle de Rauh)

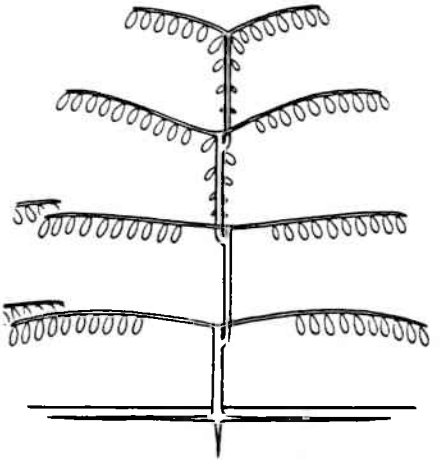


Figure 4b : Sympode (modèle de Nozeran)

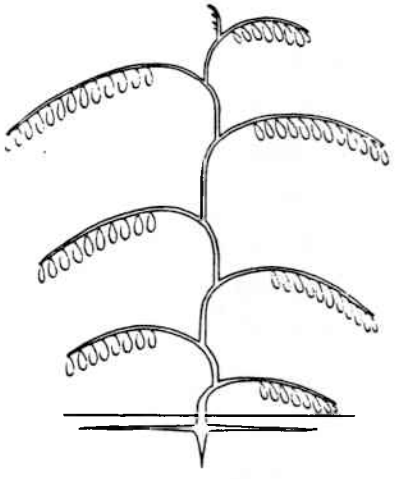


Figure 4d : Sympode complexe (modèle de Troll)

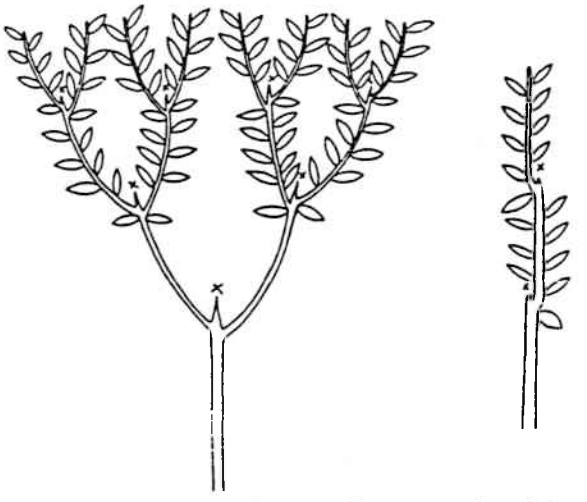


Figure 4c : Sympode monochasial et sympode dichasial

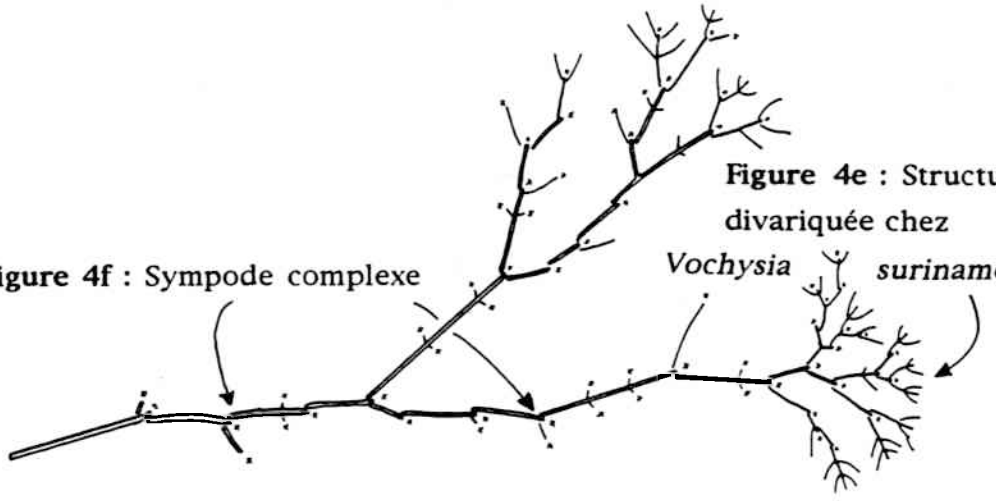


Figure 4f : Sympode complexe

Figure 4e : Structure divariquée chez *Vochysia surinamensis*

Si la mise en place de l'axe nécessite la formation de relais successifs ou "**modules**" (Prévost 1967, Hallé 1986a et 1986b), la **ramification** est **sympodiale** (Figure 4b).
Il existe de nombreuses modalités de ramification sympodiale.
Elle peut être la conséquence d'une mort d'apex intervenant de manière régulière par parenchymatisation ou différentiation en organes floraux (Hallé *et al.* 1978).
Mais la disparition de l'apex n'est pas obligatoire, et le sympode peut être la conséquence d'une modification dans la différenciation de l'apex de l'axe concerné. Par exemple, il peut s'agir d'une phase de plagiotropisation allant parfois jusqu'à la formation d'un cladode terminal chez le petit houx.
Les deux types de ramification, monopodiale et sympodiale, peuvent coexister au sein d'une même plante.

La nomenclature suivante a été employée pour qualifier différents modes de ramification sympodiale (Figure 4c, 4d, 4e).
La ramification est **sympodiale monochasiale**, dans le cas où un seul relais est formé. Elle est **sympodiale dichasiale** si deux relais se développent et un organe finit par avoir une structure **divariquée** lorsque ce phénomène se répète.
Au niveau de la plante entière, on parle de **sympode mixte** (sympode composé de monopodes) et de **sympodes complexes** (sympodes composés de sympodes) (Figure 4f).

La structure des axes est un caractère important car de nombreuses variations sont possibles :
* D'abord aucun arbre à développement monopodial n'est à l'abri de la disparition de l'apex de son axe principal. Ainsi la capacité de former un relais unique ou multiple, leur position sur l'axe initial et la possibilité de masquer par la croissance secondaire les déviations qui en découlent, ont été notées.
* Les modules successifs d'une espèce entièrement sympodiale peuvent avoir une phase de développement monopodial plus ou moins durable.
* Chez les axes monopodiaux, le nombre moyen et la répartition des axes latéraux, au niveau des unités de croissance ou de l'ensemble de l'axe, ont été appréciés.

Sur les axes sympodiaux le nombre de relais formés est variable selon les modes de développement et les organes considérés, mais aussi fonction de la position de l'axe et de l'âge de la plante.

* La position du relais est un bon indicateur de l'état de vigueur de l'axe ou de l'individu au moment où celui-ci est apparu. Chez les plantes sympodiales à axes mixtes on observe une reprise de croissance par relais à partir de bourgeons latents situés en position acrotone ou au sommet de la portion orthotrope. Chez des arbres plus vieux ou peu vigoureux, les relais se développent à une distance de plusieurs entre-nœuds sous l'apex. Crabbé (1986) a expérimenté ce phénomène chez le pommier sur des axes qu'il a taillés. Si l'axe est vigoureux, un seul relais apparaît, situé sous l'apex ; sur un axe peu vigoureux plusieurs relais acrotones se développent mais au cours du temps l'un d'entre eux va finir par prendre le dessus sur les autres, et sur un axe très faible, un seul relais se forme, plusieurs noeuds sous la blessure. Ce phénomène a été observé en Guyane sur les arbres étudiés, par comparaison de la position des relais sur de jeunes et de vieux individus.

3.1.8. La position de la floraison

Les inflorescences peuvent se situer sur un rameau court spécialisé et ne pas entraver le développement des axes principaux ; dans ce cas la floraison est dite **latérale**. Par contre chez certaines espèces la mise à fleur peut entraîner l'arrêt du fonctionnement d'un axe édificateur et implique un mode de fonctionnement sympodial. Dans ce cas la floraison est dite **terminale** (Figure 3c).

Dans le cadre de ce travail, les observations n'ont pas toujours coïncidé avec les époques de floraison des espèces étudiées. Ce caractère est donc resté très secondaire dans l'analyse, sauf dans quelques exemples particuliers. En règle générale la floraison peut être un bon marqueur du stade de développement de la plante, car elle ne peut se produire qu'après une phase de jeunesse de durée variable. De plus, comme l'a montré Barthélémy (1988) elle apparaît d'abord sur des catégories précises d'axes, en général d'ordre ultime. Puis elle envahit peu à peu la plante et finit par se situer sur les branches et même sur le tronc dans le cas des arbres cauliflores. Lorsque la plante est très âgée et n'est plus capable de former que des unités minimales (la structure réitérative élémentaire nécessair eà l'apparition de la sexualité), les fleurs se trouvent parfois sur des branches qui ne sont pas ramifiées (Barthélémy 1988).

3.2. Les concepts utilisés en architecture végétale

Parmi toutes les combinaisons possibles pour décrire les systèmes ramifiés, à partir des caractéristiques des axes énumérés ci-dessus, seul un petit nombre ont été reconnues dans la nature par Hallé et Oldeman (1970). Ce sont les 23 modèles architecturaux (Hallé *et al.* 1978).

Dans ce travail il ne sera fait allusion à ces modèles que pour donner une idée du mode de développement des espèces. Aussi, seuls ceux mentionnés dans la description des espèces étudiées ont été illustrés (Figure 4g). Par contre, ce sont les notions d'unité architecturale (Edelin 1977), de réitération (Oldeman 1974, Hallé *et al.* 1978) et de plans d'organisation (Edelin 1991), largement employées dans les descriptions, qui seront plus amplement décrites.

3.2.1 L'unité architecturale

Le fait qu'un même modèle puisse aboutir à l'expression de formes complètement différentes selon les espèces a amené Edelin (1977) a concevoir le concept d'unité architecturale (UA) qui, lui, est spécifique. L'unité architecturale (Edelin 1977, Barthélémy *et al* 1989) permet de décrire le mode de développement de chaque espèce.

Au cours de sa vie un arbre met en place, selon une séquence de développement précise, des axes qui peuvent être regroupés en différentes catégories.

La définition de l'unité architecturale repose sur la diagnose complète des différentes catégories d'axes propres à chaque espèce. Pour cela il convient donc de décrire les différents types d'axes, par leurs modes de croissance, de ramification, de différenciation, et de les identifier par des critères morphologiques, structuraux et fonctionnels. Leur nombre est toujours faible et inférieur à sept pour les espèces étudiées jusqu'à ce jour.

Les résultats sont consignés dans un tableau descriptif où chacune des catégories est décrite à l'aide des caractères qui permettent de ll'identifier et d'un schéma de synthèse retraçant les principaux événements morphogénétiques se produisant au cours du développement. Les différentes catégories d'axes sont désignées par les termes de A1 pour axe d'ordre 1 (tronc), A2 pour les axes portés par l'axe A1 (les branches), A3 pour les axes d'ordre 3 (les rameaux) (Figure 5).

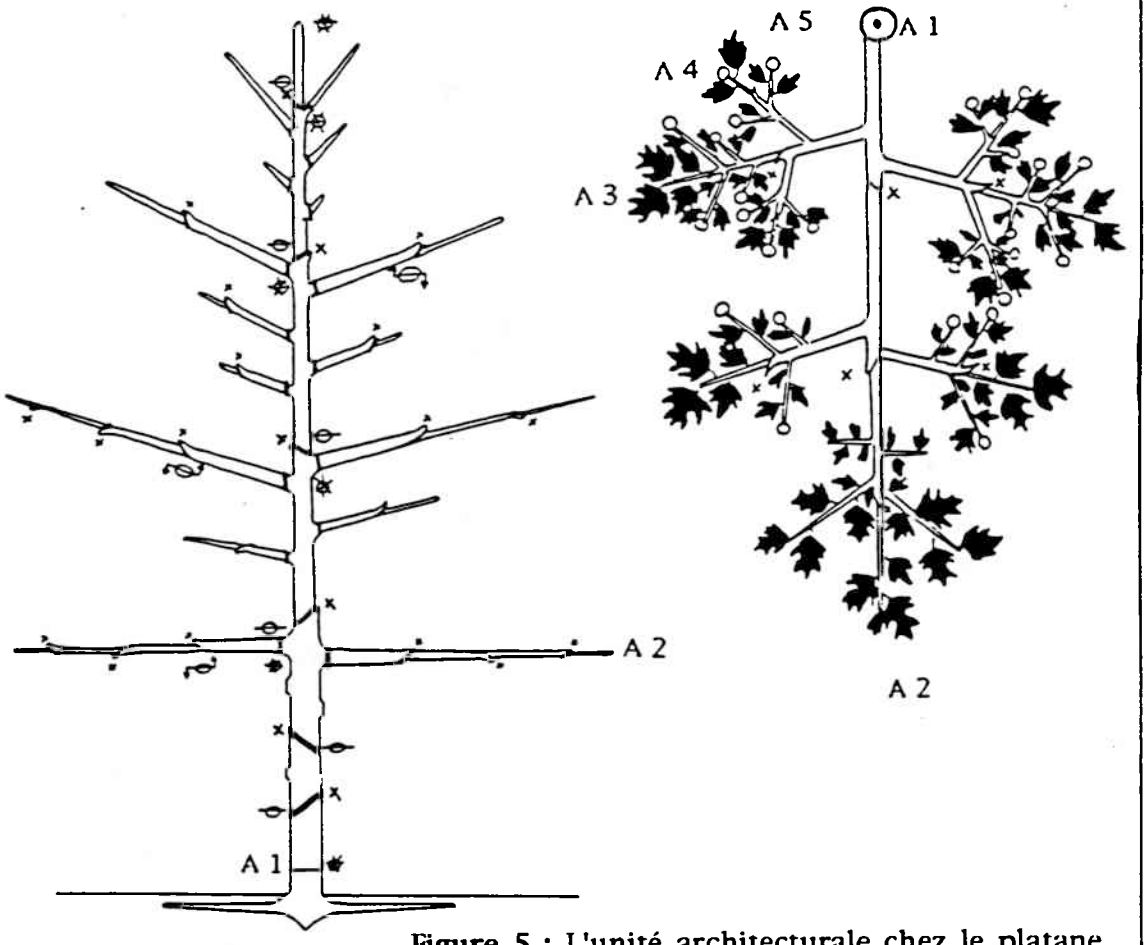


Figure 5 : L'unité architecturale chez le platane *Platanus hybrida* Brot. (CARAGLIO & EDELIN 1990)

Axe 1 (Tronc)	Axes 2	Axes 3	Axes 4	Axes 5
Orthotrope	Plagiotrope	Plagiotrope	Plagiotrope	Plagiotrope
	Modules d'une quinzaine de noeuds	Modules d'une dizaine de noeuds	Modules de sept noeuds	Modules de cinq noeuds
Phyllotaxie alterne	Base du module distique, partie distale spiro-distique à spiralée	Base du module distique, partie distale distique à spiro-distique	Distique	Distique
			Sexualité terminale	Sexualité terminale
Ne s'élague pas	Elagage à long terme	Elagage à moyen terme	Elagage aprés 1 à 6ans	Elagage aprés 1à 4 ans

Ce concept est l'un des plus important pour cette étude car il a fallu dégager pour chacun des individus observés les particularités de son unité architecturale. Alors que les caractères qualitatifs descriptifs des axes sont invariants, la variabilité est davantage d'ordre quantitative ou se manifeste au niveau de la manière avec laquelle ils évoluent au cours du temps, ou dont ils s'agencent entre eux. Ces caractères sont en particulier :

- la longueur des axes au sein de chacune des catégories
- le diamètre des axes au sein de chaque catégorie
- le nombre de rameaux latéraux par unité de croissance.
- les angles d'insertion
- les modalités de la croissance secondaire
- les modifications secondaires de l'orientation des axes (axe orthotrope qui s'affaisse, ou au contraire axe plagiotrope qui se redresse)
- la régularité et l'abondance des catégories d'axes au sein de l'unité architecturale
- l'ampleur des différences entre les catégories d'organes. De même en cas de réitération partielle la distinction entre un réitérat partiel et un axe séquentiel d'ordre supérieur
- l'homogénéité dans la structure des axes de même ordre.

3.2.2. La réitération

Actuellement la réitération (Oldeman 1974) est utilisée dans le sens d'une répétition de l'unité architecturale, plutôt que du modèle.

La réitération peut avoir une origine traumatique et dans ce cas un axe en cours de développement ou un bourgeon latent vont remplacer la partie manquante. Mais surtout elle fait partie du processus normal de développement de la plante et constitue une étape nécessaire de la mise en place de la cime. Dans ce cas plusieurs modalités peuvent être observées.

La réitération partielle et la réitération totale

La réitération peut être une duplication de la totalité de l'unité architecturale ; c'est la **réitération totale**. Dans ce cas il y a formation de réitérats totaux, ayant les caractéristiques d'un tronc qui, selon les espèces, se positionnent sur le tronc lui-même ou sur les branches. Plusieurs ordres de réitération peuvent se succéder dans la cime et les réitérats totaux sont désignés par A'1, A"1, A'"1 selon leur ordre.

Figure 6a : La réitération partielle chez *Symphonia globulifera* (Barthélémy 1988)

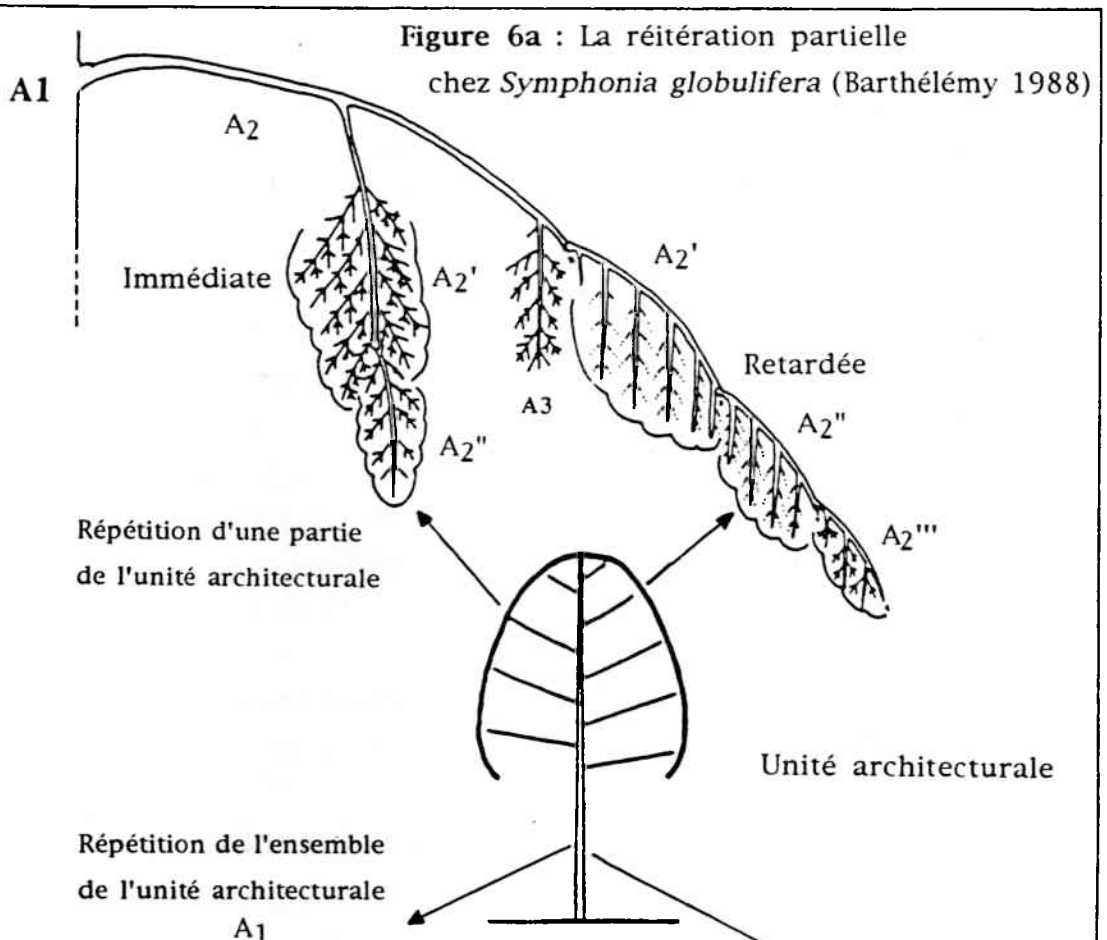


Figure 6b : réitération totale retardée

Figure 6c : Réitération totale immédiate

Si la répétition de l'unité architecturale concerne uniquement des catégories d'axes périphériques, la réitération est partielle et aboutit à la formation de **réitérats partiels.** Il s'agit de la répétition de rameaux ou de branches sur une catégorie d'ordre inférieur ou égal à l'axe porteur (Figure 6a). Ces réitérats sont désignés par A'2, A''2 quand la réitération répète la structure de la branche, A'3, A''3 quand il s'agit uniquement de la répétition des rameaux....

La réitération retardée et la réitération immédiate :
La réitération retardée (Figure 6b) est la duplication de l'unité architecturale à partir du développement de bourgeons latents. Il en résulte la formation de réitérats retardés. Cependant la période de temps séparant la mise en place du bourgeon et celle du réitérat peut être extrêmement variable au sein d'une même espèce ou d'un même individu.

Contrairement au cas précédent, la **réitération immédiate** (Figure 6c) provient de la transformation d'axes en cours de développement. Ce phénomène est consécutif à une dédifférenciation de l'axe qui présente des caractéristiques semblables à celles de l'axe dont il est issu.
La **métamorphose** (Edelin 1984) désigne une modification progressive des propriétés des branches, qui de plagiotropes à l'origine, acquièrent peu à peu une orientation de croissance orthotrope avec une catégorie d'axes supplémentaire.

Dans la plupart des cas l'arbre construit sa cime par réitération. Souvent la réitération partielle précède, au cours du développement, la réitération totale. Ce phénomène de répétition d'une structure initiale aboutit à l'existence d'un individu plus ou moins intégré, chez lequel on peut parfois observer des phénomènes de timidité (Ng 1979, Gautier 1986) ou de désynchronisme phénologique (Loubry 1993).

La manière dont s'exprime la réitération chez les différents individus d'une même espèce est extrêmement variable, car la variabilité peut s'exprimer à tous les niveaux dans le temps et dans l'espace. Les critères observés sont :

- le type de réitération (retardée ou immédiate)
- la position dans la cime
- la physionomie des réitérats (dimensions, forme globale...)
- l'abondance de la réitération partielle

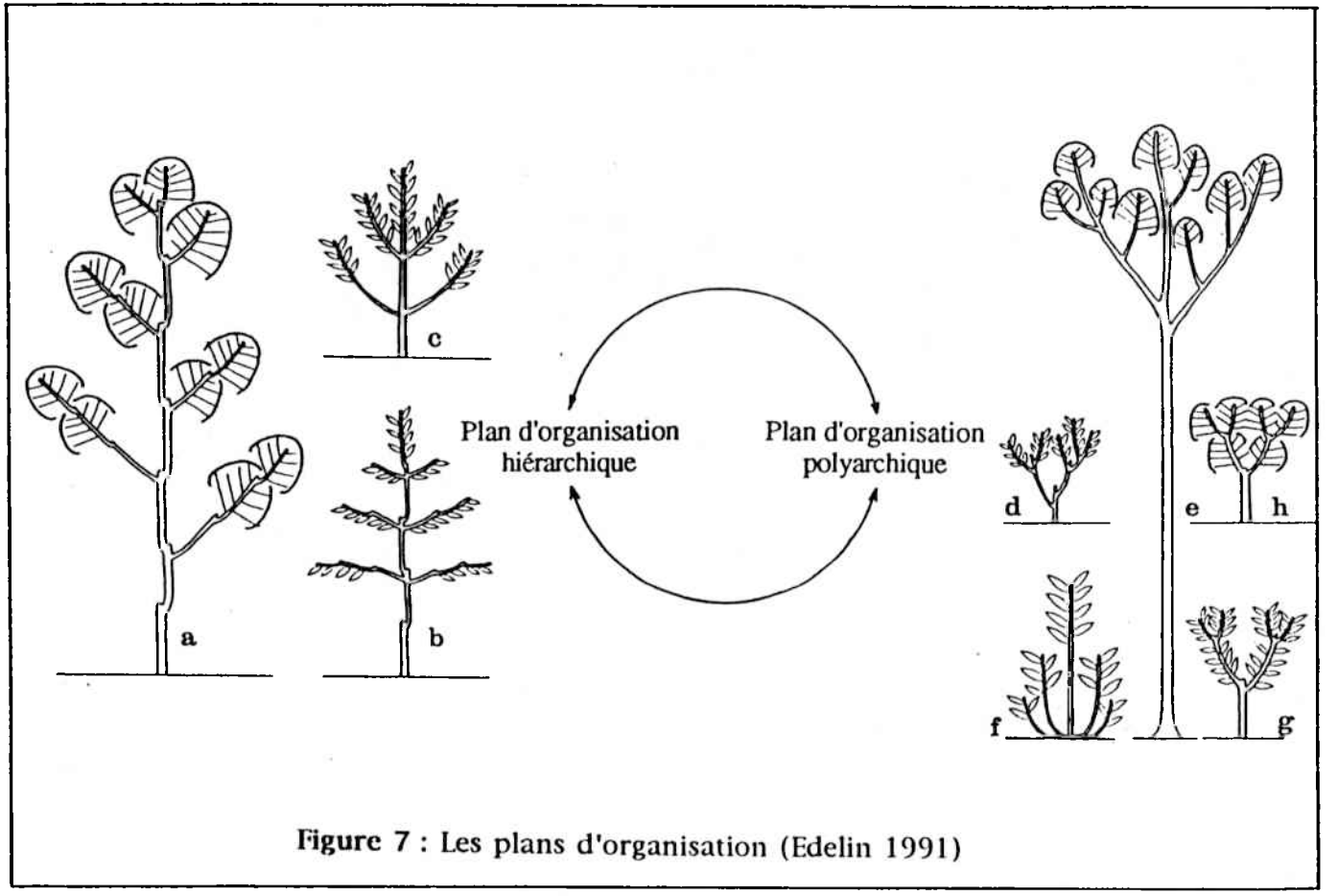


Figure 7 : Les plans d'organisation (Edelin 1991)

- l'abondance de la réitération totale : nombre de réitérats totaux formés, nombre de séries successives de réitérats totaux, désigné par le terme de catégories de réitérats
- l'amplitude de la métamorphose
- les figures et les rides d'insertion.

3.2.3. Les plans d'organisation

L'étude de plantes se développant selon un mode de croissance sympodial, a montré que le fonctionnement monopodial ou sympodial n'était peut-être pas le plus pertinent pour décrire le développement des arbres (Edelin, 1991). En effet, un certain nombre d'espèces à développement sympodial présentent une structure très comparable à celles qui ont un développement monopodial. Les divergences apparaissent plus tard lors de la phase réitérative. Le clivage se ferait plutôt sur la nature et l'intensité des relations morphogénétiques qui s'instaurent entre les axes, et qui définissent le plan d'organisation du système ramifié. Edelin (1991) en déduit l'existence de deux grands états structuraux, "*états extrêmes vers lesquels tendent les systèmes ramifiés mais qu'ils n'expriment pas forcément dans leur totalité* " (Figure 7).

* Dans le **plan d'organisation hiérarchique** les axes sont interdépendants, soumis à un fort réseau de corrélation, ce qui aboutit à la différenciation en organes. Les plantes à développement monopodial ou chez les arbres sympodiaux, le platane (Caraglio et Edelin, 1990), en sont des exemples. Dans ce cas le tronc, vertical dès sa mise en place, exerce une dominance importante sur les branches plagiotropes qui ont à leur tour une influence dominatrice sur les rameaux qu'elles ont formés. Un fort réseau de corrélations est d'emblée établi entre les différents axes, leur conférant des caractéristiques morpho-fonctionnelles définies.

* Dans le **plan d'organisation polyarchique** tous les axes sont équivalents, avec des morphologies identiques et des fonctionnements autonomes. Le système ramifié est alors une colonie d'axes au sein de laquelle il n'existe pas de hiérarchie, ni morphologique, ni fonctionnelle. Des exemples types de ce mode d'organisation sont les très jeunes stades de développement d'*Eperua falcata*, les arbres âgés, ou les plantes se développant selon les modèles de Leeuwenberg et de Tomlinson (Edelin 1991).

D'après Edelin (1991), l'architecture des systèmes ramifiés oscille entre ces deux états. Chaque organisme possède une structure plus ou moins stable, intermédiaire entre les deux plans d'organisation. Dans les jeunes stades, les

systèmes ramifiés monopodiaux possèdent un plan d'organisation hiérarchisé, mais au cours de leur ontogenèse ils peuvent passer à un plan d'organisation polyarchique, notamment en phase de réitération.
Chez certaines espèces sympodiales cette oscillation entre les deux plans d'organisation est très importante et intervient à plusieurs reprises au cours de la formation de l'arbre, comme cela se produit chez *Eperua falcata*. Les axes de la jeune plante sont équivalents, disposés selon un plan d'organisation polyarchique. Peu à peu la plante se structure et passe par une phase de développement hiérarchisée (mise en place du tronc) pour, à la fin de son cycle, revenir à une organisation polyarchique.

3.2.4. Les niveaux d'organisation

Le développement des plantes sympodiales se fait par répétition de structures élémentaires ramifiées, les modules, qui possèdent des caractéristiques particulières. Ils constituent un premier niveau d'organisation ou unité architecturale de niveau 1 (UA1). L'empilement des modules aboutit à une structure plus vaste et plus complexe d'axes ramifiés qui constitue un deuxième niveau d'organisation ou unité architecturale de niveau 2.
Le passage d'un niveau d'organisation au suivant se fait par répétition d'une structure élémentaire, mais diffère de la réitération en cela qu'il conduit à une structure plus complexe et différente d'une simple superposition des éléments de base. Il implique l'existence de mécanismes d'**intégration** qui aboutissent peu à peu à l'élaboration d'une structure qualitativement différente de celle de départ. On peut ainsi décrire différentes unités architecturales, UA1, UA2 et éventuellement UA3, caractéristiques de l'espèce. Seul le dernier niveau d'organisation rend compte du développement de la plante entière et constitue la véritable unité architecturale de l'espèce (Edelin 1991).

A chacun des divers niveaux d'organisation correspond un tableau descriptif.

3.3. Autres critères utilisés pour décrire les arbres ramifiés

3.3.1. Le feuillage

La disposition des feuilles : Selon les individus, les feuilles peuvent être disposées de manière régulière le long des branches ou pas. Les arrêts de

croissance sont marqués par l'absence de feuilles assimilatrices ou par des feuilles de taille différentes. Ainsi un axe formé de nombreuses et petites unités de croissance aura des feuilles disposées de manière beaucoup plus irrégulière que dans le cas où les unités de croissance sont longues.
Ce caractère traduit la composition et le degré d'intégration de la branche correspondante.

La densité du feuillage : C'est un critère à utiliser avec précaution car il traduit à la fois une variabilité structurale (taille des unités de croissance par exemple) et phénologique (formation et chute des feuilles). Les arbres, étudiés durant des périodes différentes de l'année, ont donc été observés à différents stades. Ce caractère a été cependant considéré en tant que complément d'information sur l'état physiologique des individus. Il permet de traduire deux phénomènes :

- La densité de la ramification. Un feuillage abondant traduit une croissance et une ramification abondantes.
- Le nombre d'unités de croissance formées au cours de la durée de vie d'une feuille. Sur certains individus plusieurs unités de croissance portent des feuilles alors que pour d'autres il n'y en a qu'une. Ce fait permet de comparer les potentialités de croissance des arbres.

Le taille des feuilles : Bien que cela ne soit souvent pas retenu comme étant un caractère important car cela implique également la réaction à des conditions externes (Roloff 1991), il y a, au cours du vieillissement de l'arbre une diminution de la biomasse foliaire : la taille globale des feuilles est plus réduite et les axes sont de moins en moins ramifiés. Cette observation, non valable aux yeux de Roloff, est cependant constatée sur nombre espèces tropicales, chez lesquelles les limbes foliaires des jeunes individus sont en moyenne beaucoup plus grands que ceux des arbres adultes. Ce phénomène est notamment observé par Corner (1949) et Chuah (1977) qui indique une relation inverse entre le nombre des axes et leur dimensions. Lauri (1988) note ainsi une diminution de la taille moyenne des feuilles de *Cecropia obtusa* après que la plante se soit ramifiée. Cet auteur précise également que les dimensions des feuilles ont des évolutions différentes selon le type d'axe qui les porte. Pour leur part, Isebrands et Nelson (1982) mesurent des feuilles plus grandes et plus lourdes au sommet du tronc de jeunes peupliers hybrides, et un gradient décroissant du sommet de la cime vers la base.

Au sein d'une cime, il apparaît donc des hétérogénéités dans les dimensions des feuilles selon l'ordre de l'axe qui les portent et son stade de développement.

Ainsi la disposition, la taille et la densité du feuillage sont des critères de variabilité labiles, mais qui m'ont été précieux pour comparer l'état physiologique des individus au moment où ils sont observés.

3.3.2. La croissance secondaire

Alors que la croissance secondaire n'est pas explicitement prise en considération dans l'analyse architecturale, elle est apparue comme étant un facteur important pour expliquer et définir la variabilité des arbres observés. Plusieurs phénomènes ont été considérés.

Le défilement des axes : L'évolution du diamètre le long de l'axe, ou défilement, a été notée. Les axes peuvent avoir une forte diminution de leur diamètre d'un point à un autre, notamment à chaque nœud ou au contraire la variation peut être ténue. Ce caractère traduit la qualité de la croissance en diamètre des axes.

La rectitude des axes : Les axes de certains individus observés sont plus rectilignes que d'autres.

Chez les plantes à feuilles alternes, les axes ont une forme en zigzag, du fait de la position du bourgeon apical part rapport à la feuille et son bourgeon axillaire. Ces déviations sont d'autant plus prononcées que les entre-nœuds sont courts. Cependant elles peuvent être plus ou moins rapidement atténuées par la croissance en diamètre. Ainsi les axes sont rectilignes chez des plantes vigoureuses, et deviennent de plus en plus sinueux au cours du vieillissement.

En outre les branches peuvent montrer de légers changements de direction à la limite de chaque unité de croissance formée, ce qui leur confère une forme plus ou moins sinueuse. Tout se passe comme si la base de l'unité de croissance avait une croissance plus orthotrope que son extrémité. L'arrêt dans l'allongement des ébauches correspondrait à une réjuvénation du méristème, comme le propose Nozeran (1978). Cependant chez les axes ayant une croissance secondaire active ce phénomène est très peu marqué.

Les phénomènes de réorientation des axes sont d'autant plus prononcés que la croissance en diamètre est active.

3.3.3. Les caractères de l'écorce

La couleur, la texture de l'écorce ainsi que les rides formées autour de l'insertion des axes ont été prises en considération.

La couleur et la texture de l'écorce : Ces caractères évoluent au cours de la vie d'un axe et sont précieux pour avoir des indications sur la chronologie dans l'apparition des axes. Une différence de couleur et de texture de l'écorce prononcée entre un tronc et le réitérat qu'il porte indique qu'un laps de temps important s'est écoulé entre la formation des deux axes.

La présence de mousses et de lichens sur l'écorce : Ce caractère a été noté car il peut dans certains cas renseigner sur la rapidité de renouvellement de l'écorce c'est-à-dire sur l'activité des méristèmes secondaires. Il doit être relié au diamètre de l'axe.

Les figures d'insertion : Leur forme et la profondeur des rides d'insertion des axes, en particulier les réitérats totaux, sont des critères de variabilité entre les arbres. Chez certains individus les rides sont globalement ténues et discrètes alors qu'elles sont profondes et visibles pour d'autres. La forme des cicatrices autour de la base de l'axe, apporte aussi des informations précieuses. Les rides peuvent être circulaires et dans ce cas elles sont superficielles. Elles se situent à la base d'axes formés de manière très retardée sur l'axe porteur. Certaines sont, à l'inverse, beaucoup plus elliptiques et entourent fortement l'axe porteur. Les axes correspondant semblent plus profondément ancrés dans l'axe qui les a émis.

Une ride visible et crevassée possède une forme circulaire et une ride peu marquée correspond à une figure d'insertion plus allongée et entourant le support. On peut observer, au sein de la cime, des gradients où les rides sont d'autant plus marquées et crevassées que les axes se sont formés de manière tardive, sur un axe porteur à la fin de sa vie.

4. Méthode d'étude

Cette étude a nécessité la mise au point d'une méthode particulière comprenant les étapes suivantes :

- **La connaissance de l'analyse architecturale des espèces.** Pour la plupart des espèces, le développement architectural était connu et l'étude avait été menée par différents auteurs. Cependant afin de comparer la variabilité des espèces en fonction de leur plan d'organisation, l'analyse architecturale de deux espèces supplémentaires a été réalisée .
- **La mise en évidence des caractères morphologiques soumis à variabilité** d'un arbre à l'autre au sein de chaque espèce. Connaissant les

modes de développement généraux grâce aux résultats de l'analyse architecturale, il a fallu dans un premier temps mettre en évidence les caractères sujets à variation au sein de chaque espèce. Ces caractères ont été détectés petit à petit et parfois plusieurs "passages" ont été nécessaires dans le but d'affiner les observations. C'est la raison pour laquelle les arbres les plus anciennement étudiés ont pu être suivis sur une période pouvant aller jusqu'à deux ans et demi.

Les arbres ont été observés à l'aide d'une paire de jumelles, d'une longue vue et d'un télescope. Seuls les individus dont la totalité de la cime était visible ont été retenus. Les observations ont été retranscrites sous forme de dessins et d'annotations.

Les individus étudiés correspondent à trois stades de développement. L'âge chronologique ou réel des arbres de milieu naturel en forêt équatoriale étant impossible à déterminer, ces trois classes traduisent l'état physiologique dans lequel se trouvent les arbres au moment où ils ont été dessinés.

- Les arbres jeunes, de trois à dix mètres, parvenus au stade de l'unité architecturale ou en début de phase de réitération partielle.

- Les arbres d'avenir (selon Oldeman 1974) dont la cime de forme cylindrique est encore en pleine phase de construction, avec parfois apparition des tous premiers réitérats totaux. Ils ont en moyenne une vingtaine de mètres.

- Le stade où l'arbre a atteint son plein développement c'est l' "arbre du présent" (Oldeman 1974). Dans le cas précis de cette étude j'ai recherché les individus ayant commencé à montrer quelques signes de sénescence (Drénou 1994) pour être certaine que la cime avait atteint sa pleine expansion (grosses branches ou grands réitérats morts ou élagués, présence de petits réitérats très retardés au sein de la cime).

Dans ce travail le terme d' "arbre d'avenir" est employé pour désigner le stade de développement et j'ai réservé le terme d' "arbre plus", des forestiers (Jankiewicz *et al.* 1976, Ducci *et al.* 1990, Longman *et al.* 1993), pour décrire les arbres ayant un fort potentiel de croissance. Par opposition "arbre moins" désigne les arbres "mal venus" (Thiébaut *et al.* 1985). Le tableau 2 récapitule les caractères couramment admis par les forestiers pour désigner les arbres "plus" ou "moins" (d'après Longman *et al.* 1993 et Verhagen *et al.* n.d.).

Tableau 2 : Critères de distinction entre les arbres "plus" et les arbres "moins" :

	Arbre plus	Arbre moins
Diamètre	Elevé	Faible
Hauteur du fût	Elevé	Faible
Hauteur de la première branche	Haute	Basse
Nombre et densité des chicots de branches	Faible	Importante
Nombre et densité des branches	Comparables	
Diamètre des branches	Faible	Important
Orientation des branches	Horizontales	Obliques
Feuillage	Dense	Peu dense
Symétrie de la couronne	Radiale	Disymétrie
Elagage naturel	Rapide	Lent

Ces critères utilisés par les forestiers permettent de favoriser des arbres ayant un fût développé au détriment de l'envergure de la cime.

5. Transcription des résultats

Pour chaque espèce, sont présentés :

- le développement architectural, comprenant une description de l'unité architecturale et des modalités de réitération,
- des tableaux présentant, pour chaque individu, les caractères de variabilité observés et leur valeur. Dans le but de faciliter la lecture, ils ont été regroupés pour chaque espèce, à la fin des descriptions.
- un bilan des critères sur lesquels repose la variabilité au sein de chaque stade, avec la mise en évidence des caractères extrêmes,
- la description des arbres présentant les situations extrêmes de variabilité dans chaque classe définie,
- le dessin de tous les individus observés.

A chaque individu correspond ainsi un tableau donnant les caractéristiques de chaque catégorie d'axes. Pour les jeunes arbres toutes les cases peuvent être remplies. Par contre pour les arbres du présent, certaines indications peuvent manquer, comme le nombre d'axes latéraux ou le nombre d'entre-nœuds. Ces cases sont alors supprimées. Chez la plupart des grands arbres,

dans les rubriques "ramifications" ce sont les branches des réitérats totaux qui sont prises en considération.

Pour les espèces monopodiales, toutes les catégories d'axes ont été prises en considération et apparaissent dans les tableaux.
Ce n'est pas le cas des espèces polyarchiques, comme *Qualea* et les deux *Eperua* chez lesquels seuls les axes A1 et A2 ont été observés. De plus selon le stade de développement, le niveau étudié peut être différent. Les plantules permettent de décrire la première unité architecturale et les arbres plus âgés la seconde voire même la troisième unité architecturale chez *Eperua falcata*. Dans ce cas le niveau d'organisation décrit est précisé sous le numéro de l'individu.
De plus pour ces espèces, une rubrique supplémentaire peut apparaître, qui décrit "la structure du module" remplaçant dans le cas des arbres adultes celle de "la structure de l'UC".

Une case non remplie signifie qu'une donnée est absurde (par exemple le nombre de catégories de réitérats quand il n'y a pas de réitération).
Un point d'interrogation traduit une donnée non observée ou non observable.
Les caractères variables ont été écrits en caractères gras et italique afin de les faire ressortir.

Les critères d'ordre quantitatif ont été estimés par classes de valeurs, car aucune mesure chiffrée n'a été prise. Plusieurs raisons ont motivé cette décision :

- Devant l'ampleur des informations à relever et le peu de renseignements disponibles, il a semblé judicieux de dégrossir le problème en faisant appel à des données qualitatives ou comparatives plutôt que d'ordre absolu.

- La nécessité d'abattre les arbres. Pour les grands arbres, la prise de données d'arbres abattus est extrêmement périlleuse (escalade d'un entrelacs de tronc et de branches maîtresses) pour un résultat peu rentable, car il est souvent impossible de retrouver les parties repérées du sol. Cette solution a été écartée. Dans le cas des jeunes arbres des mesures ont été réalisées pour ceux dont l'analyse architecturale a été faite.

Les classes de valeurs ont été attribuées aux caractères suivants :
- "Diamètre des axes n+1 / partie de l'axe n au-dessus de son point d'insertion". Les valeurs sont données selon trois classes :

>> 1 : diamètre du tronc très supérieur au diamètre des branches

> 1 : diamètre du tronc supérieur au diamètre des branches

= 1 : diamètre des branches équivalent à celui du tronc

- "Longueur des axes n+1 / longueur des axes d'ordre n au-dessus de son point d'insertion". Cette case donne une indication sur la dominance du tronc sur ses formations latérales. Quatre classes de valeurs sont indiquées :

> 1 : la taille de l'axe porteur (n) est supérieure à celle de l'axe porté (n+1), pour la partie située au-dessus du point d'insertion

= 1 ou ≥ 1 : les axes porteurs et les axes portés ont des longueurs comparables

< 1 : les axes portés sont plus longs que les axes porteurs

<< 1 : les axes portés sont beaucoup plus longs que les axes porteurs.

- L'amplitude de la métamorphose a été notée chez une espèce (*Symphonia sp.* 1), selon quatre classes :

0 : métamorphose nulle

1 : métamorphose faible, avec simple redressement de l'extrémité des axes A2

2 : métamorphose par redressement des axes A2 et légère redisposition des rameaux A3

3 : métamorphose important avec redressement des axes A2 prononcé et présence de rameaux A3 dans le plan vertical.

6. Lieux d'étude

Les données exposées dans ce travail ont été recueillies en Guyane française près du camp de l'O.R.S.T.O.M., situé au sud-ouest du village de Sinnamary à une latitude Nord de 5°2 (Figure 8). Les arbres observés se trouvent le long de la piste forestière de Saint-Elie et de ses diverticules latéraux, qui totalisent une longueur de soixante kilomètres environ. Un tel environnement permet d'avoir le recul nécessaire pour voir l'ensemble de chaque individu, ce qui n'est pas possible en pleine forêt. Grâce à la présence de botanistes et à l'existence de l'herbier de l'ORSTOM à Cayenne, la détermination des espèces est possible.

Cinq séjours répartis sur deux ans et demi, totalisant une durée sur le terrain de 14 mois, ont été nécessaires.

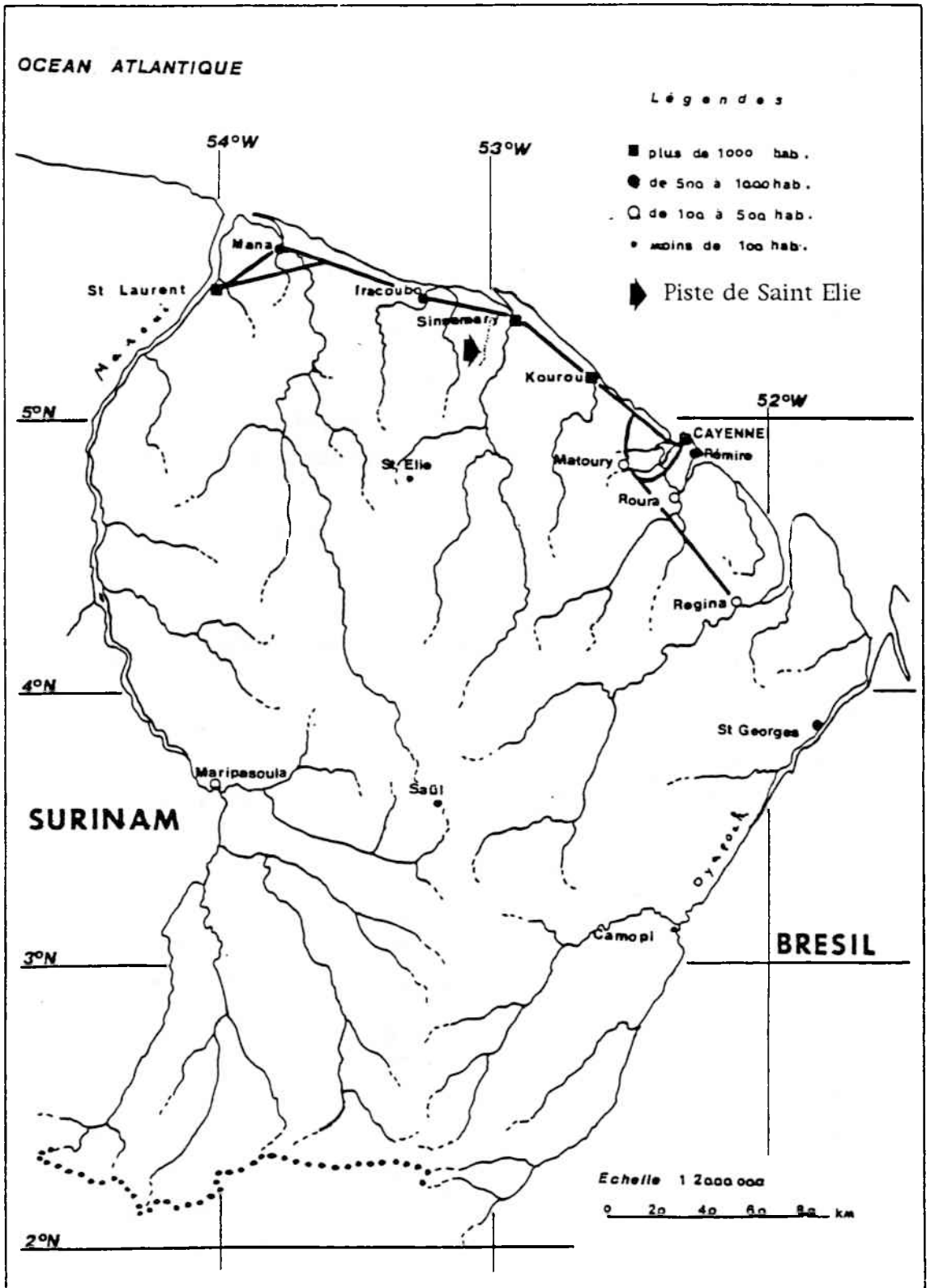


Figure 8 : Carte de la Guyane, avec situation de la piste de Saint Elie
D'après de Foresta (1981)

Le climat guyanais est de type équatorial, avec une température moyenne de 26°C et une pluviométrie annuelle de 3500 mm. La saison sèche dure trois mois, de Septembre à Novembre, et alterne avec une saison des pluies généralement interrompue en février ou Mars par une petite saison sèche de un mois environ (voir Groene 1990 pour plus de précisions).

7. Critique de la méthode

Certains critères d'observation importants n'ont pas pu être pris en considération. Ce sont ceux liés au temps : les rythmicités de croissance, arrêts dans l'allongement des axes, vitesses de croissance, périodes de floraison.... Ils peuvent parfois être appréciés indirectement, par les marqueurs des arrêts de croissance, les longueurs des unités de croissance, le nombre d'UC feuillées, etc ... Or ils auraient constitués des indicateurs complémentaires précieux.

L'arbre a été considéré comme une entité façonnée par son génome et son environnement, et c'est ce résultat qui a été analysé. Il nous a en effet paru raisonnable de d'abord connaître et de décrire les processus d'expression de la variabilité plutôt que d'en rechercher les déterminismes. Car comme le remarque Fisher (1992), "*in a tree that has experienced hundred or even thousands of growing seasons, it is a challenge to distinguish the genetically determined form and structure from environmental damage and phenotypic plasticity. The structure of an aged tree is a visible historic record of an organism, the integration of a lifetime of continued growth, organogenesis, organ death, and active structural responses to a changing environment*".

Seuls les "*comment*" par lesquels s'exprime la diversité des formes de la cime ont été abordés et non les "*pourquoi*".

Il pourra en outre sembler à certains lecteurs que cette recherche n'est qu'un survol du problème car la variabilité n'a été étudiée que dans une aire géographique restreinte. En effet, je me suis heurtée au choix d'aborder ce problème au sein de plusieurs espèces sur une petite région ou au contraire de choisir un petit nombre d'espèces dans une aire plus grande. Cependant, l'analyse architecturale implique l'étude de plusieurs espèces, car pour étudier des arbres se trouvant dans leur milieu naturel il est impossible de pouvoir procéder à des expérimentations classiques de répétitions ou de suivi, comme il est fréquent de le faire dans le cas des herbes. Pour pallier cette difficulté il est nécessaire d'étudier différentes espèces conjointement et

comparativement car l'identification d'un phénomène ne peut être validée, dans le cas de l'architecture, que s'il est observé chez plusieurs taxa.
En conséquence, plutôt que de faire le point sur l'expression de la variabilité de l'espèce dans son ensemble, le but essentiel de ce travail a été de se concentrer sur les modalités de son expression. De plus, la restriction de l'aire géographique à un site donné implique que les individus observés en zone équatoriale ont tous subi, grosso modo, des conditions macroclimatiques comparables au cours de leur existence. Les particularités concernant le milieu environnant de certains individus ont été notées. Ainsi les généralisations au niveau de l'espèce qui sont énoncées tout le long de ce travail ne concernent, bien entendu, que les individus observés.

PRÉSENTATION DES RÉSULTATS

Laetia procera (Poeppig) Eichler FLACOURTIACEAE

bois jaquot (créole)

caïman oudou (saramaka)

Herbier : CL 205

1. Présentation générale de l'espèce

L'aire de répartition de *Laetia procera* est comprise entre Panama, l'Amazonie Péruvienne et le Brésil (Polak 1992). Espèce pionnière et post-pionnière, les arbres peuvent atteindre trente-cinq mètres de hauteur en forêt. Les arbres adultes ont une couronne caractéristique en forme d'entonnoir, avec le plus souvent de longs axes peu épais, flexueux et même ployants. La germination des semences se fait dans des zones ouvertes (chablis, abattis ou bords de piste) et la présence du bois jaquot traduit l'emplacement de zones plus ou moins anciennement perturbées (Prévost 1981 ; Riéra 1982).

L'écorce est grise avec des gros lenticelles bruns disposés en rangées verticales. Les feuilles sont simples et alternes. Le limbe est coriace et glabre, de forme oblongue avec une marge finement dentée. Il est vert glauque, luisant sur la face supérieure.

Les nervures, au nombre de 9 paires chez l'arbre adulte et le pétiole court, robuste, entouré d'une paire de minuscules stipules, sont souvent légèrement rougeâtres. Les fleurs sont vertes ou rose pâle avec de nombreuses étamines (12 à 20). Les fruits sont des petites capsules déhiscentes à trois valves. C'est une espèce sempervirente (Polak 1992).

Des individus en fleurs et en fruits peuvent être observées d'avril à décembre (Loubry 1994).

2. Le développement architectural

Cette espèce, étudiée par Bégin (données non publiées) et décrite par Atger (1987 et 1992), se développe selon le modèle de Roux (Hallé et Oldeman 1970). L'unité architecturale de cette espèce comporte trois catégories d'axes.

2.1. La structure de l'unité architecturale

Au stade de l'unité architecturale, le jeune arbre mesure entre deux et quatre mètres (Figure 9a). Le tronc, à écorce brune, porte une couronne de forme cylindrique, aux branches horizontales.

Le tronc ou axe A1 est orthotrope, monopodial, à croissance indéfinie, rythmique et une ramification continue.

La phyllotaxie de ce tronc est alterne spiralée (indice 2/5) et les aisselles foliaires abritent un bourgeon surnuméraire.

Chaque feuille axille une branche (A2) plagiotrope, à développement immédiat et à croissance rythmique. La symétrie de ces branches est bilatérale, leur phyllotaxie alterne distique et leur orientation oblique à horizontale, l'angle variant de 50 à 90° par rapport à la verticale. Les branches A2 ayant formé plus de trois unités de croissance sont ramifiées à leur tour. Leur ramification est rythmique. L'apex des branches meurt après avoir formé entre cinq et dix unités de croissance.

Les rameaux A3, situés dans le tiers supérieur des unités de croissance, ont un développement différé. Ils sont monopodiaux, plagiotropes, à phyllotaxie alterne distique, et rapidement caducs. Leur croissance, rythmique, est limitée à quatre unités de croissance. Les rameaux A3 ne se ramifient pas, mais l'aisselle de leurs feuilles abrite un unique bourgeon latent.

Remarques

La floraison : Elle apparaît au stade de l'unité architecturale sur des arbres de dix mètres environ. Les inflorescences naissent à l'aisselle des feuilles sur les rameaux A3 (Figure 9b) et parfois sur les axes A2 eux-mêmes, mais de manière plus diffuse.

Les bourgeons axillaires : Chaque feuille axille un unique bourgeon pouvant régénérer la tige en cas de traumatisme. Sur le tronc ramifié ce sont des bourgeons surnuméraires qui ont une potentialité orthotrope. Ceux situés à l'aisselle des feuilles des axes latéraux sont latents et ont une potentialité plagiotrope.

Les marqueurs des rythmes de croissance : Les feuilles sont de taille relativement constante, seule la dernière est plus petite et plus rapidement caduque. Elle est en outre insérée dans un plan différent des autres. Les feuilles de chaque unité de croissance sont disposées dans un plan, qui change à chaque reprise de croissance (Comte 1988).

Les arrêts de croissance sont donc marqués par la présence d'une petite feuille,

par une cicatrice de feuille ou par une légère modification de leur plan d'insertion.

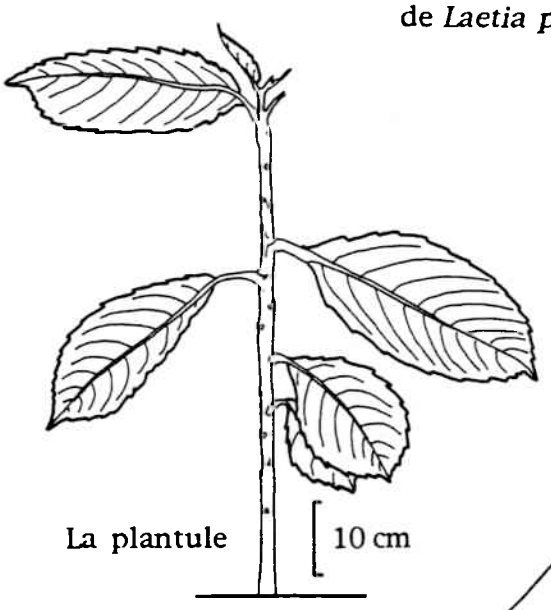
De profil, les branches présentent souvent une légère ondulation, due à une évolution dans l'orientation de l'apex au cours de l'allongement de l'unité de croissance : il est davantage dressé au début de la phase d'allongement qu'à la fin. Cela entraîne la formation d'un coude au niveau de l'arrêt de croissance et matérialise également l'existence de la rythmicité.

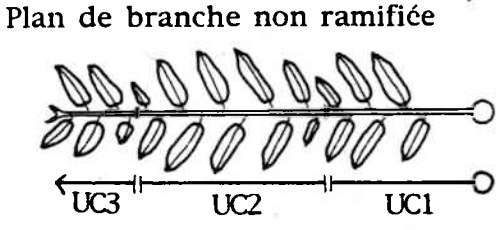
Les rameaux A3 ne se forment que lorsque la branche qui les porte a mis en place au moins trois unités de croissance (Figure 9, plans de branche). Il est remarquable qu'une branche composée de quatre unité de croissance est ramifiée sur ses trois premières unités de croissance, l'apparition de la ramification étant simultanée dans cette partie proximale de la branche.

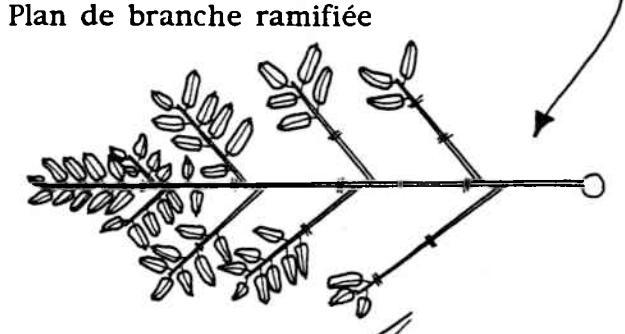
Tableau 3 : Récapitulation des caractéristiques de l'unité architecturale de *Laetia procera*

		A 1	A 2	A 3
Structure	_____	Monopodial	Monopodial	Monopodial
Croissance laire	Modalité	Rythmique	Rythmique	Rythmique
	Direction laire	Orthotrope	Plagiotrope	Plagiotrope
	Direction llaire	Verticale	Horizontale à oblique	Oblique à pendant
	Durée de vie ou longueur	Indéfinie	5 à 10 Unités de croissance	Brève : 4 UC
	Symétrie	Radiale	Bilatérale	Bilatérale
Structure des UC	Marqueur des arrêts de croissance	Présence de feuilles de taille réduite	Présence de feuilles de taille réduite et ondulation de l'axe	Présence de feuilles de taille réduite et ondulation de l'axe
	Types d'UC	Ramifiée	Non ramifiée	Non ramifiée
Ramification	Modalité	Continue	Rythmique	Non ramifié
	Chronologie	Immédiate	Retardée de 3 UC puis de une	_____
	Localisation	Acrotonie	Acrotonie	_____
	Angle d'insertion des axes latéraux	_____	50 à 90° par rapport au tronc	0 à 30° par rapport à l'horizontale
Feuilles	Phyllotaxie	Alterne spiralée (2/5)	Alterne distique	Alterne distique
	Forme	Oblongue	Oblongue	Oblongue
	Bourgeons axillaires	1 surnuméraire	1 latent	1 latent
	Stipules	Deux	Deux	Deux
Floraison	Modalité	Stérile	Parfois fertile	Fertile
	Localisation	_____	Latérale	Latérale

Figure 9 : La structure de l'unité architecturale de *Laetia procera* (d'après Atger, non publié)







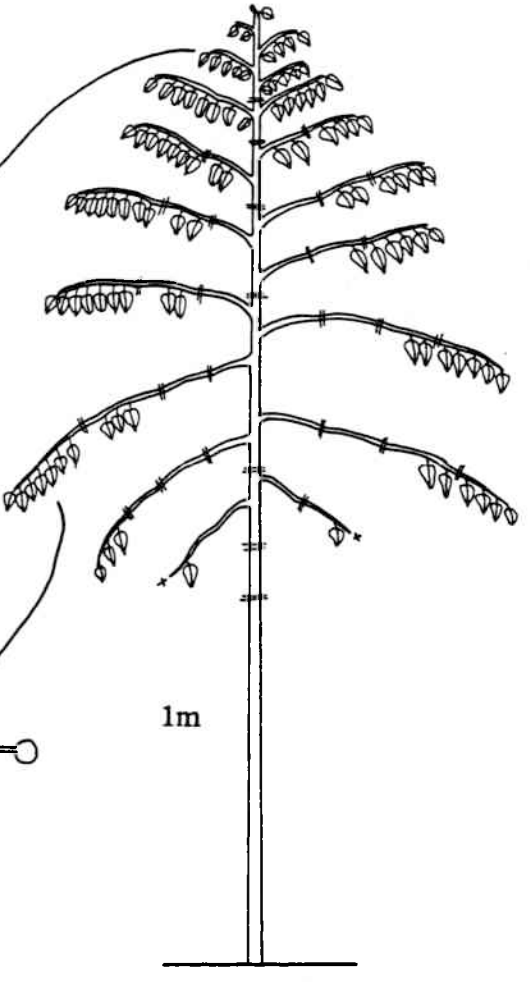


Figure 9a : L'unité architecturale

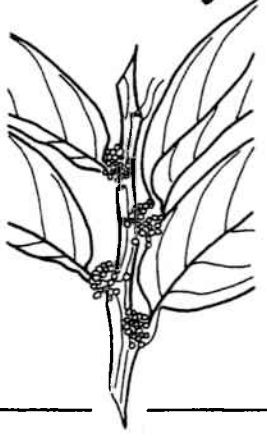


Figure 9b : La disposition des inflorescences (Bégin, non publié)

2.2. L'arbre au stade de la réitération partielle

Pour poursuivre son développement, le jeune individu de *Laetia procera* va répéter tout ou partie de son unité architecturale.
Le tronc dont l'écorce est grisâtre a poursuivi son développement en hauteur et en diamètre selon un mode monopodial, une croissance rythmique et une ramification continue. La figure 10a illustrant ce stade, montre que la frondaison, de forme conique, est maintenant portée en hauteur au-dessus d'une portion de tronc dépourvue de branches.

A ce stade on peut, par commodité, distinguer plusieurs structures de branches en fonction de leur position sur le tronc. Celles du sommet de l'arbre, les plus jeunes, ne sont pas ramifiées.
Un peu au-dessous, (Figure 10b) se trouvent des branches plus développées, légèrement affaissées et ramifiées. Les rameaux latéraux qu'elles portent sont à des stades de développement variés. A la base, ils sont morts et se sont élagués. Au sommet de la branche ce sont des axes monopodiaux, à croissance rythmique, non ramifiées, plagiotropes mais légèrement dressés au-dessus de l'axe porteur. Les axes A3 situés en position médiane sur la branche sont longs, pendants et en grande partie défeuillés. Les diamètres (environ 1 cm) et les angles d'insertion (environ 45°) de tous ces axes A3 sont à peu près équivalents les uns aux autres.
Vers le tiers terminal de la branche, on note la présence d'axes latéraux un peu particuliers, plus longs que les autres et ramifiés. Les rameaux latéraux qu'ils ont formé ont des caractéristiques et des dimensions semblables à celles des rameaux A3.
L'angle d'insertion de ces axes est plus fermé que celui des rameaux latéraux A3 précédemment décrits et leur diamètre équivalent à celui de la branche porteuse. Ces axes, plagiotropes et monopodiaux, ont une croissance rythmique et un développement retardé. Leur structure est globalement identique à celle des branches A2 qui les ont émises ; ce sont des réitérats partiels de branches A2. Leur présence entraîne une diminution sensible du diamètre de la branche porteuse au dessus de leur point d'insertion.

Les branches les plus basses de cet individu (Figure 10c) occupent une vaste surface assimilatrice. La partie terminale située au dessus des réitérats partiels est tombée, et les rameaux A3 se sont tous élagués. Sous la zone nécrosée, se trouvent deux réitérats partiels dont les apex sont morts à leur tour. Ces deux réitérats portent également dans leur partie apicale des petits réitérats partiels.

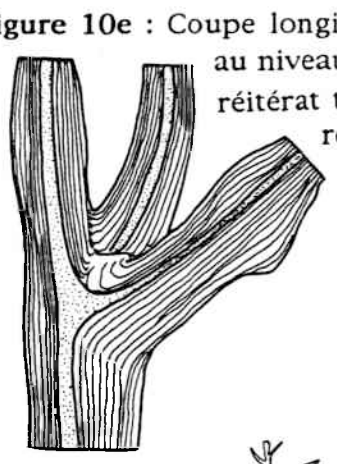


Figure 10e : Coupe longitudinale au niveau d'un réitérat total retardé

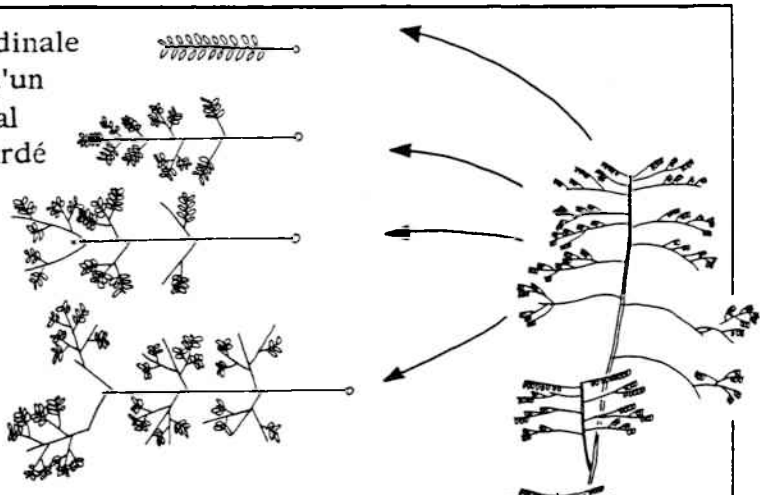


Figure 10 f : Plans de branches de l'arbre d'avenir

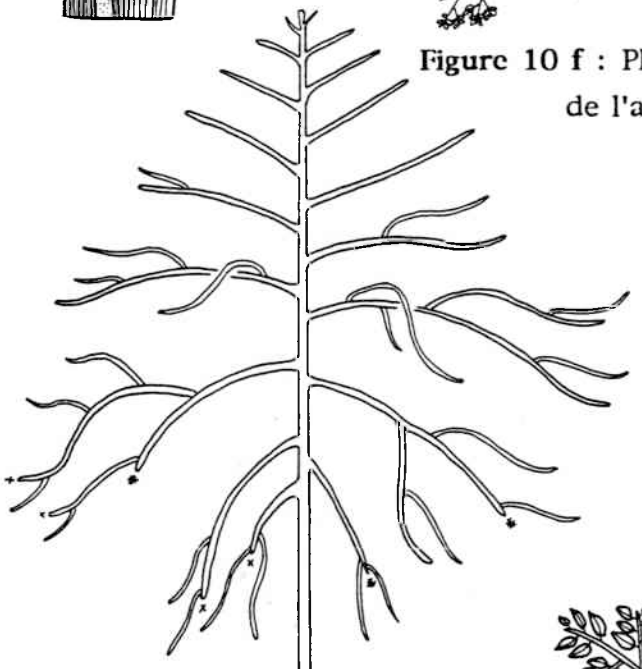


Figure 10a : L'arbre jeune au stade de la réitération partielle

1,5m

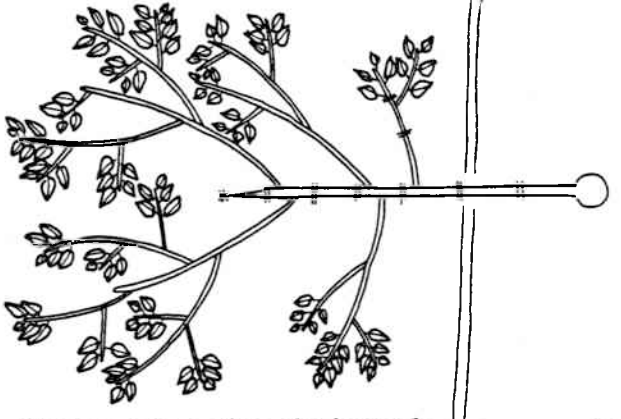


Figure 10c : Plan de branche réitérée de manière partielle

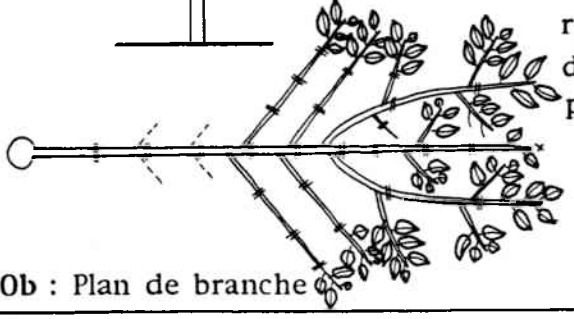


Figure 10b : Plan de branche

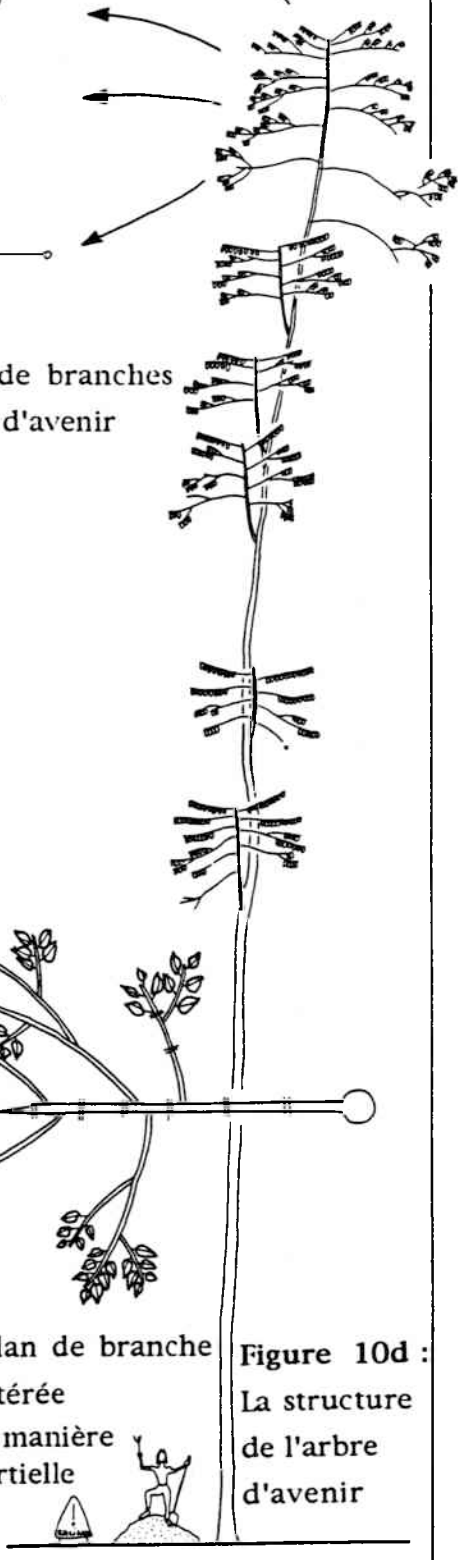


Figure 10d : La structure de l'arbre d'avenir

Les plus grandes branches sont ainsi constituées de plusieurs ordres successifs de réitération partielle. Cette réitération en cascade est à l'origine de longues branches en arceaux, parfois pendantes.

2.3. L'arbre d'avenir

Le tronc a une hauteur de vingt-cinq mètres environ (Figure 10d). Ses caractéristiques sont les mêmes que celles décrites précédemment : l'élagage des branches A2 les plus âgées s'est poursuivi et la physionomie de la cime n'est guère modifiée (Figure 10f).

Sous la cime, et réparties le long de la partie haute du tronc, de nouvelles formations semblables à des rejets sont apparues, issues du développement des bourgeons latents situés à l'aisselle des branches A2 (Figure 10e). Ramifiés, ils ont tous la même architecture.

Ces rejets, constitués d'un axe orthotrope, monopodial, à croissance rythmique, ont une ramification continue. Les branches plagiotropes, monopodiales, insérées selon une phyllotaxie spiralée, ont un développement immédiat et une croissance rythmique. Comme chez le jeune arbre, les axes A2 les plus jeunes ne sont pas ramifiés, alors que les branches situées dessous portent des rameaux A3, plagiotropes, à développement différé, florifères.

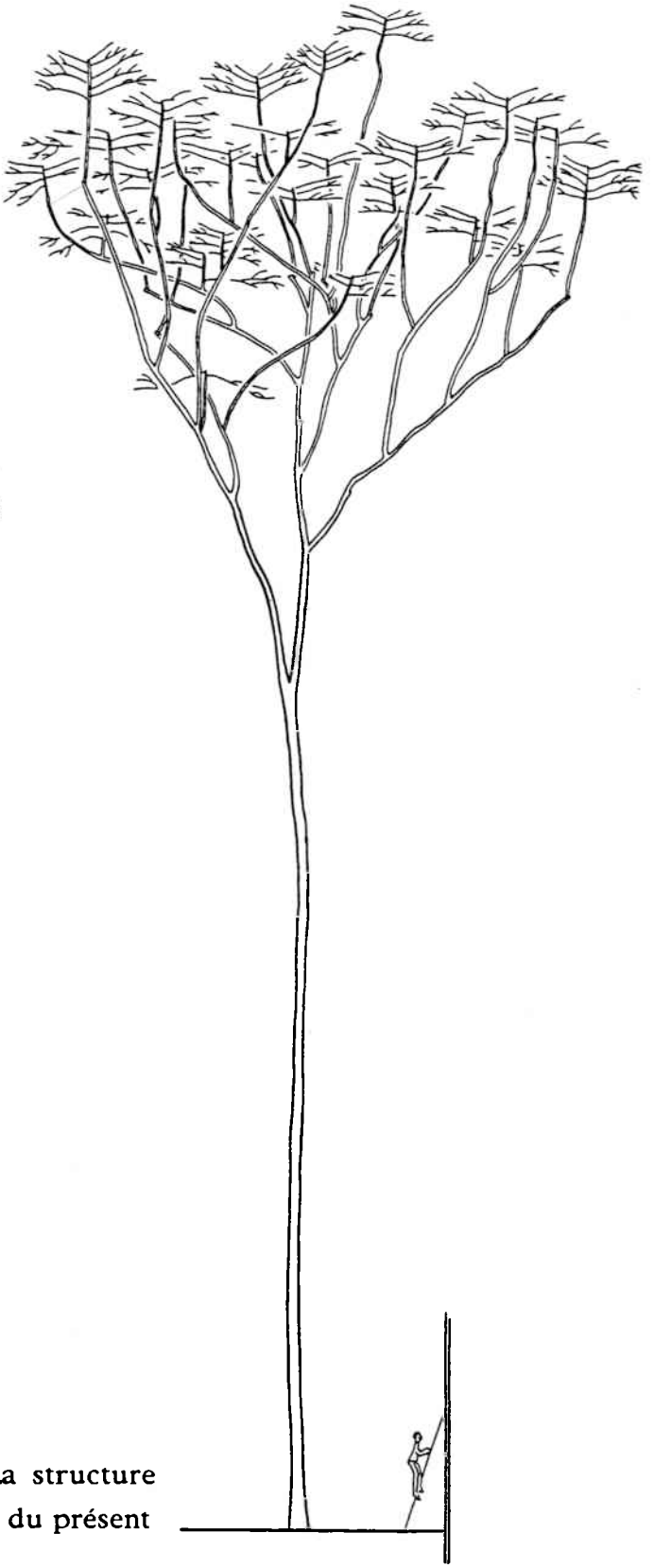
Ces systèmes ramifiés possèdent les caractéristiques du jeune arbre, avec des dimensions plus réduites. Ce sont des réitérats totaux apparus de manière différée.

2.4. L'arbre du présent

La cime d'un individu plus âgé (Figure 11a) a la forme d'une pyramide inversée. Le tronc est divisé en deux zones, une basale et une terminale. La partie basale est verticale, cylindrique et complètement dépourvue de branches. Dans sa partie terminale il a une orientation oblique, une forme conique et il porte la totalité des branches. Deux types de ramification peuvent être distingués à leur tour. A l'extrémité du tronc, un très petit nombre d'axes A2 persiste, tous réitérés partiellement et plus bas sont insérés des réitérats totaux, de dimensions et de complexité différentes.

Dans la partie terminale du tronc, les réitérats ont une structure comparable à celle décrite au stade précédent. Ils ont un axe principal, ne dépassant pas 4 mètres de haut, orthotrope, monopodial avec une ramification continue. Les branches sont monopodiales et plagiotropes. Les plus petites qu'ils

Figure 11b : La structure de l'arbre adulte ayant achevé la construction de sa cime



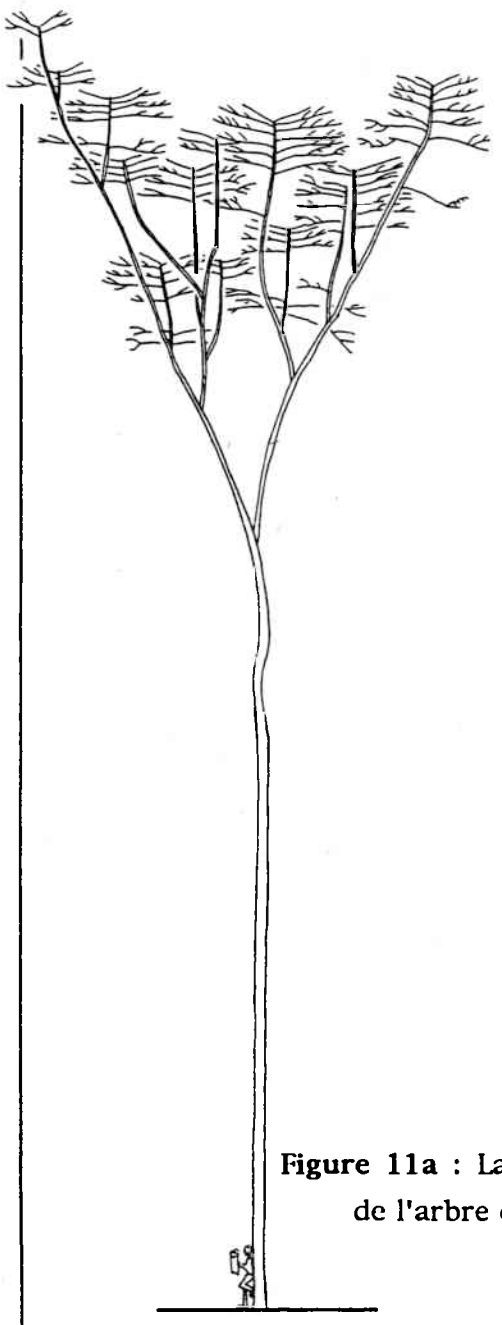


Figure 11a : La structure de l'arbre du présent

D'après Edelin (non publié)

ont émises, distales, ne sont pas ramifiées ou portent des rameaux A3. Les plus grandes, basales, sont terminées par des réitérats partiels.
A la base de la cime, les réitérats sont beaucoup plus grands avec une structure plus complexe. Tout comme le tronc, ils sont constitués d'un axe principal orthotrope, monopodial divisé en deux zones différentes. Une partie terminale, portant des branches A2 plus ou moins réitérées partiellement et une partie basale, de laquelle les branches sont élaguées. Dans cette deuxième zone, on note la présence d'un nouvel ordre de réitérats totaux, d'autant plus grands qu'ils sont en position proximale. Leur structure est en tout point comparable à celle de l'arbre d'avenir ou à celle des réitérats totaux situés dans la partie terminale du tronc.

Les plus grands réitérats de deuxième ordre ont émis un troisième ordre de réitérats totaux.

2.5. L'arbre adulte ayant terminé la construction de sa cime

Un grand arbre ayant terminé la mise en place de sa cime (Figure 11b), est constitué de petites cimettes juxtaposées les unes aux autres. Une telle cime résulte de la simple amplification du phénomène de réitération totale.
Le tronc est vertical sur une grande partie de sa hauteur, puis légèrement incliné et son extrémité est cassée. Il porte six réitérats de premier ordre, situés dans la partie externe de sa courbure, qui possèdent les mêmes caractéristiques que le tronc.
Ils sont eux-mêmes affaissés, leur extrémité est tombée et toutes leurs branches A2 se sont élaguées. Les réitérats basaux sont les plus grands et aussi ceux qui portent le plus grand nombre de réitérats de troisième ordre. Ils ont émis, chacun à leur tour, plusieurs réitérats de deuxième ordre, de un à quatre selon leur position.
Les réitérats de deuxième ordre sont de deux types. La majorité d'entre eux portent un petit bouquet terminal de branches A2 réitérées partiellement. Certains d'entre eux, par contre, ont déjà perdu leur extrémité tout comme le tronc. Les plus grands, souvent situés dans la partie basale de la cime portent un troisième ordre de réitérats totaux, souvent de petite taille.

La cime de *Laetia procera* est entièrement construite par un empilement de réitérats totaux, dont les axes principaux orthotropes constituent les branches maîtresses. En outre, l'apex de chacun des axes orthotropes meurt et la partie terminale, située au-dessus du dernier réitérat formé, finit par tomber.

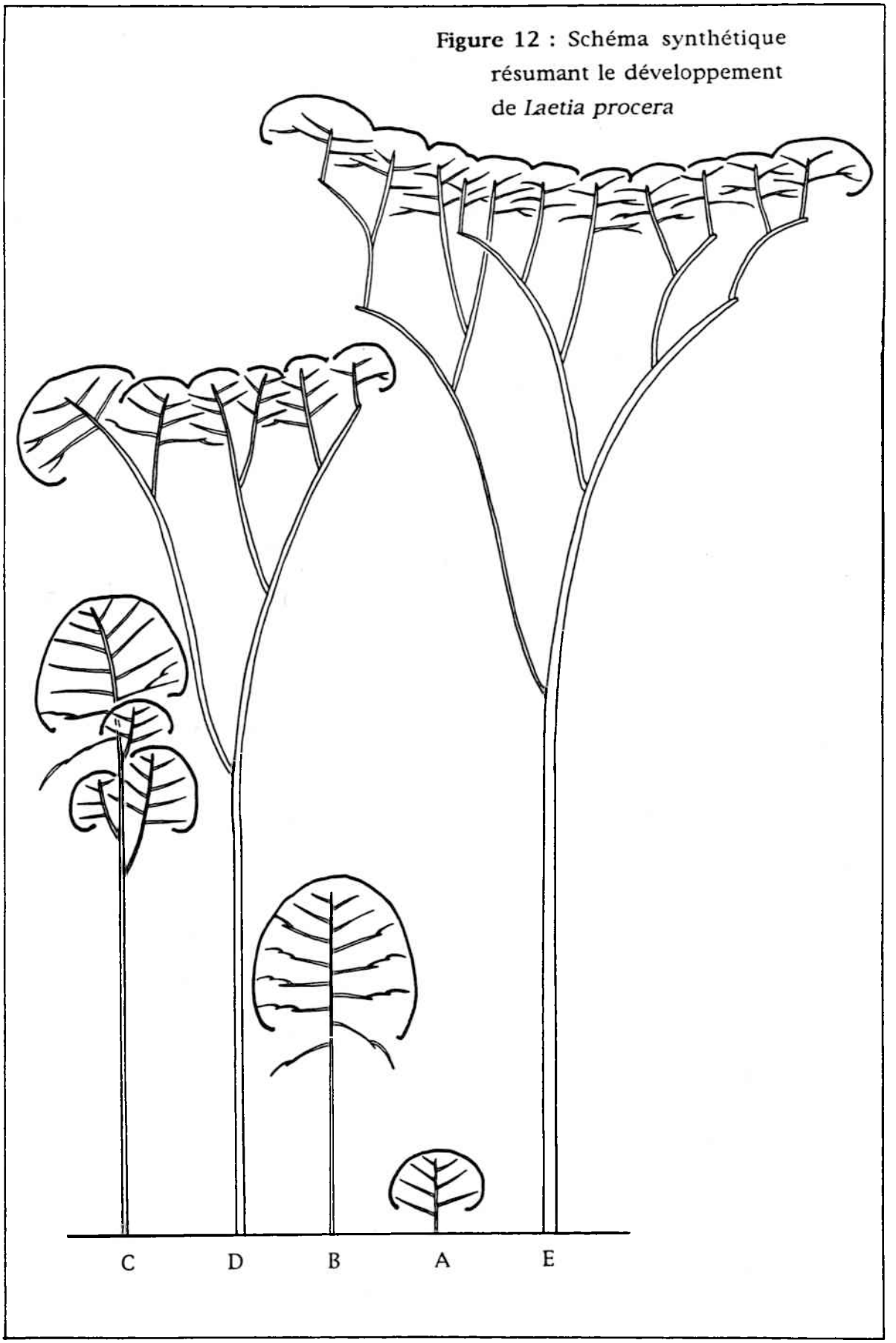


Figure 12 : Schéma synthétique résumant le développement de *Laetia procera*

Un schéma récapitulant le développement chez *Laetia procera* illustre la dynamique de croissance de cette espèce (Figure 12).

3. L'étude de la variabilité chez *Laetia procera*

Vingt-six individus ont été dessinés, dont quinze arbres adultes, neuf individus d'avenir et deux arbres jeunes.

3.1. La variabilité chez les arbres jeunes

La variabilité est peu importante à ce stade et deux individus poussant en bord de piste ont été étudiés (Tableaux n° 18 et 19 page 259 et Figure 13).

3.1.3. Bilan comparatif des jeunes arbres

Il ressort des tableaux que les critères de variabilité concernent les modalité de croissance secondaire, les relations de dominance entre le tronc et les branches la disposition des feuilles dans le plan horizontal et l'aptitude à réitérer. Ce dernier critère, d'ordre qualitatif, est le plus important et les autres en découlent plus ou moins directement. Pour récapituler, les principales différences sont les suivantes :

* **L'aptitude des branches à réitérer partiellement** : Les branches de l'individu L25 sont ramifiées en axes A3 tout au plus, tandis que les branches basses de L26 ont émis des réitérats partiels. Il en résulte des axes de gros diamètre basal, qui s'élaguent plus tardivement que ceux situés au même niveau chez L25.

Les branches réitérées partiellement de L26 sont uniquement celles situées du côté de la source lumineuse créée par l'ouverture de la piste, les autres sont déjà mortes ou élaguées. Le devenir des branches de cet individu est donc fortement influencé par leur position et l'ensoleillement qu'elles reçoivent. Ce phénomène n'est pas observé pour l'arbre L25, chez lequel l'élagage progressif des branches se réalise dans leur ordre d'apparition quelle que soit leur position radiale sur le tronc.

* **Le défilement des axes** : La différence dans la forme du tronc est en grande partie la conséquence de la capacité à réitérer. Les troncs de ces deux arbres ont la même hauteur, mais celui de L26, plus large à la base, a un défilement plus important. Le même phénomène peut être observé en ce qui concerne les branches A2.

* **La forme des branches** : Les branches A2 de l'individu L25 sont dressées et rigides, celles de L26, affaissées et sinueuses. La croissance en diamètre de ces deux arbres traduit des fonctionnements cambiaux différents : homogène et

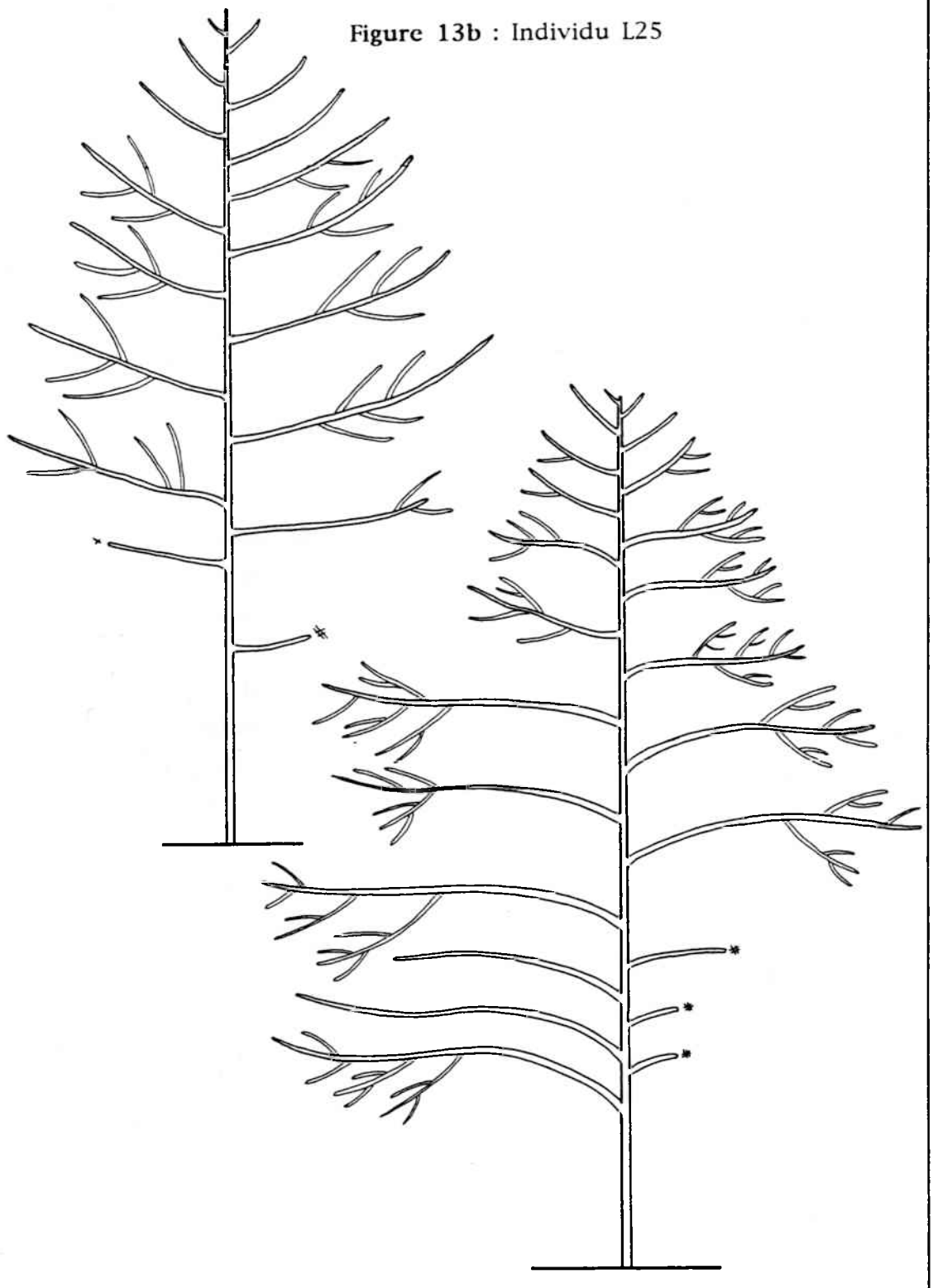


Figure 13b : Individu L25

Figure 13a : Individu L26

Figure 13 : La variabilité des jeunes arbres de *Laetia procera*

intégré dans le cas de L25 et plus fractionné pour L26.

* **La taille des unités de croissance** : Chez l'individu L25 elle est supérieure à celles de L26 mais les entre-nœuds sont plus courts. La petite taille des unités de croissance de l'individu L26 est rendue nettement visible par la disposition des feuilles par rapport au plan horizontal. Chaque nouvelle unité de croissance mise en place entraîne une disposition des feuilles dans un plan différent, ce qui donne à la branche une allure plus irrégulière.

3.2. La variabilité des arbres d'avenir

Chez les individus parvenus à ce stade, les observations ont surtout porté sur le comportement des axes A1 et A2 et la capacité des individus à réitérer. Neuf arbres ont été dessinés (tableaux 20 à 28page 261).

3.2.3. Les principaux critères de variation

La variabilité provient principalement, à ce stade, de la capacité à réitérer de manière totale ou partielle et de la direction de croissance secondaire du tronc. Dans une moindre mesure, des différences au niveau de l'angle d'insertion des branches et des rameaux, de la structure des unités de croissance et de la croissance secondaire (défilement et rides d'insertion) des axes ont été notées.

* **L'orientation du tronc** : Il peut être vertical sur toute sa longueur chez la plupart des individus et encore en cours de développement (L11, L12, L22 ....) ou bien affaissé et ayant achevé sa croissance (L19).

* **L'aptitude à la réitération partielle** : Les branches sont parfois très abondamment réitérées (L19) alors que la réitération partielle peut être rare (L12) voire presque inexistante (L22).

* **La structure et la position des réitérats totaux** : Ils se sont formés sur un tronc affaissé et ayant perdu son extrémité dans le cas de L19, alors que l'unique jeune et petit réitérat de l'individu L12, formé juste sous la cime, est porté par un tronc en plein développement.

Les arbres ayant des caractéristiques extrêmes et opposées, décrits à titre d'exemple sont, d'une part l'individu L19 représente l'arbre "moins" et à l'inverse l'individu L12. Les autres individus constituent des cas intermédiaires sauf L22, arbre très vigoureux encore non réitéré.

3.2.2. La description de l'arbre L19

L'arbre L19, de vingt-cinq mètres de haut, a été observé dans un bas-fond (Figure 14a).

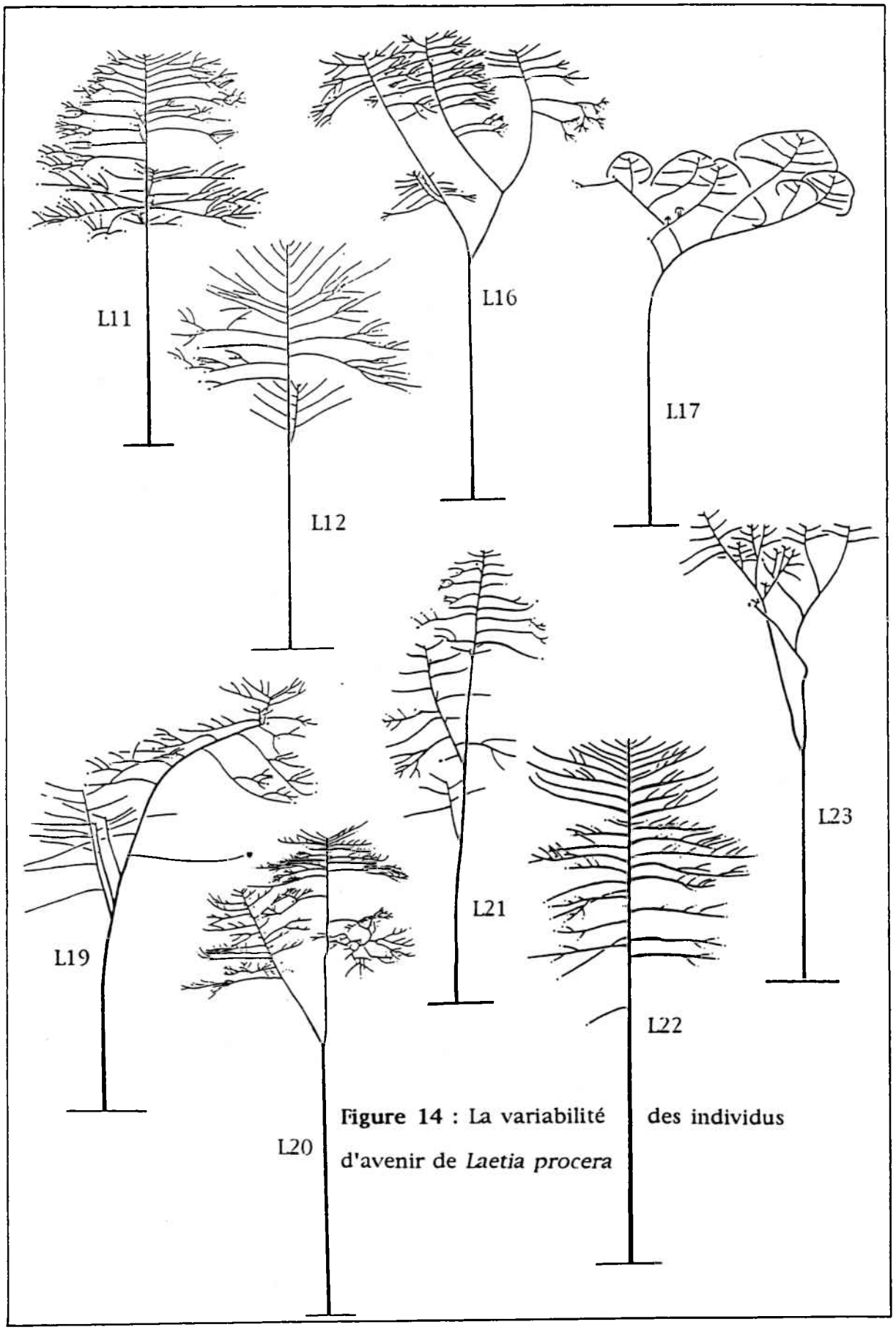


Figure 14 : La variabilité des individus d'avenir de *Laetia procera*

* **Le tronc** : Son diamètre est petit, le défilement devient rapidement important et, à chaque nœud, il se produit un fort rétrécissement. Cet axe se courbe pratiquement dès sa base et, à son extrémité presque horizontale, se sont formés deux réitérats totaux, juste au niveau de la zone de cassure. Du fait de son orientation, ils sont insérés perpendiculairement. A mi-hauteur, trois réitérats totaux de plus grande taille se sont développés.

* **Les branches portées par le tronc** : De grandes branches A2, au nombre de neuf, persistent sur le tronc, dispersées çà et là entre les deux zones de réitérats totaux. Elles ont un diamètre important, de l'ordre de 5 cm et équivalent à celui des réitérats totaux. Leur apex est mort, les rameaux A3 se sont élagués et plusieurs séries successives de réitérats partiels (jusqu'à 5) se situent aux extrémités des branches ou des unités de croissance plus anciennes. Du fait de la forte courbure du tronc, une partie de ces axes pendent vers le sol ; l'autre partie, située du côté du grand rayon de courbure du tronc sont d'abord orientées verticalement puis s'incurvent à l'horizontale.

* **Les réitérats totaux** : Deux types de réitérats totaux se développant sur le tronc peuvent être distingués.
Dans la partie terminale du tronc, ils sont au nombre de deux et mesurent moins de un mètre de hauteur. Leur croissance est très faible et l'axe orthotrope A1 du plus petit des deux n'a pas poussé au cours des observations échelonnées sur un an. Deux unités de croissance le constituent. La limite entre les unités de croissance est marquée par un fort rétrécissement du diamètre et par la présence d'axes latéraux de tailles très différentes, séparées par des entre-nœuds très courts. Celles de la première unité de croissance sont affaissées et longues, les autres sont très petites et obliques ; toutes sont réitérées partiellement. La croissance en hauteur de l'axe A1 s'est donc faite en deux temps, séparée par une longue période d'attente au cours de laquelle, seules les branches A2 se sont développées.
Le second réitérat sommital est un peu plus grand, avec un axe A1 de forme plus régulière, terminé par un bouquet de branches A2 horizontales ramifiées en A3. A la base, les branches sont élaguées sauf une qui est réitérée partiellement. Une nouvelle unité de croissance est en cours d'allongement au sommet de l'axe A1, qui a subi une mort de son apex.
Dans la partie médiane du tronc trois réitérats totaux bien développés sont insérés dans la zone de grand rayon de courbure du tronc. L'écorce est marron, comme chez de jeunes axes, ce qui traduit une croissance active. Ils portent des branches sur toute la hauteur de leur axe A1, séparées par de grands entre-

nœuds. Celles du sommet ne sont pas encore ramifiées en A3, celles de la base sont réitérées partiellement.

Ces deux groupes de réitérats totaux n'ont pas la même physionomie : de ce fait ils n'ont pas la même signification, ni le même devenir. Ceux placés en position apicale ont une insertion perpendiculaire au tronc ; ceci permet d'affirmer qu'ils sont apparus après son incurvation. Placés à l'extrémité horizontale du tronc, ils sont équivalents aux réitérats apparus très tardivement dans une grande cime, et comme eux, ils ont déjà une croissance en hauteur très ralentie : leurs branches sont longues comparativement à la hauteur de l'axe principal, qui de surcroît, est sympodial.
Les trois réitérats de la base de la cime de L19 sont davantage équivalents au petit réitérat qui se forme sous la couronne de L12. Comme lui ils sont apparus sous la cime et ont une croissance active. Cependant, il sont situés très bas, sur une portion de tronc comparativement plus vieille. Plus âgés, ils ont aussi atteint un stade architectural plus avancé car ils sont ramifiés en A3 et réitérés partiellement. D'après leur angle d'insertion, ils se sont formés après l'incurvation du tronc, et aussi après la longue période de réitération partielle qui a permis l'édification de grandes branches A2 qui ne se sont pas encore élaguées.

3.2.3. Description de l'individu L12

L'individu L12, haut de vingt-cinq mètres environ, est situé sur une très légère pente (Figure 14b).

* **Le tronc** : Cet individu se caractérise par un tronc encore en croissance, monopodial et complètement vertical jusqu'à son extrémité. Le défilement en diamètre est faible, et sa forme est régulière jusqu'au niveau de la cime.

* **Les branches** : Les axes A2 situés au sommet de la cime sont dressés à l'oblique et raides sur toute leur longueur, ceux de la base, légèrement affaissés ont pris une orientation horizontale. Les plus apicaux ne sont pas ramifiés ; ceux situés dessous ont émis des rameaux A3 vers la moitié de leur longueur. L'apex de certaines branches basses de la cime est mort, et des réitérats partiels se sont formés dans leur moitié supérieure. Ces réitérats sont de petite taille, et deux ordres de réitération partielle se sont tout au plus développés. Parmi ces branches quelques unes sont en train de mourir et de s'élaguer.

* **Le réitérat total** : Sous la cime, un petit réitérat total a pris naissance. Son axe principal A1 est en cours de croissance et ses branches A2 obliques ne sont pas ramifiées. Il ressemble, de par sa forme, à un tout jeune plant.

3.3. La variabilité des formes rencontrées chez les arbres du présent

Les arbres adultes de *Laetia procera* étudiés correspondent au stade décrit dans la paragraphe 2.5. Tous présentent un tronc ayant achevé sa croissance dont l'extrémité est tombée, portant des réitérats totaux selon plusieurs ordres successifs. Ils présentent cependant une variabilité importante au niveau du nombre et de la structure des réitérats qui se traduit essentiellement par le volume de la cime. Quinze individus ont été observés (tableaux n° 29 à 43 page 267 et Figure 16).

A ce stade, les branches portées par le tronc étant toutes élaguées, ce sont les branches des réitérats qui sont décrites dans la rubrique "ramification" des tableaux.
La rubrique "Nombre d'axes latéraux" a été supprimée car les données correspondantes n'ont pu être relevées pour aucun des arbres.

3.3.1. Les principaux critères de variabilité des cimes des arbres adultes

La variabilité entre les individus du présent est en très grande partie due au nombre de réitérats et au nombre d'ordres successifs formés. En deuxième lieu vient la longueur des axes A1 ainsi que leur orientation secondaire de croissance. Enfin une variabilité importante dans le nombre d'ordre de réitérats partiels et dans les figures d'insertion des réitérats totaux a été notée. Si ces deux derniers critères n'interviennent pas directement dans la variabilité architecturale des cimes et la physionomie globale des arbres, il peuvent cependant être reliés aux autres caractères (voir chapitre discussion).
* **Le nombre des réitérats totaux** : L'ampleur de la cime résulte principalement du nombre total de réitérats (de 18 à 100), déterminé à la fois par le nombre de réitérats émis par chaque axe principal (de 2 à 7) et par le nombre d'ordres de réitérats (de 3 à 7).

Une formalisation a été utilisée afin de mettre en évidence la variabilité en rapport avec le nombre de réitérats formés (voir le tableau 2 page 63). Pour chaque individu a été représenté le nombre de réitérats d'un ordre (axe des abscisses = n) en fonction du nombre de réitérats de l'ordre suivant (axe des ordonnées = n+1). Chaque courbe, de forme plus ou moins elliptiques et dont les points se répartissent de part et d'autre d'une droite "y=x", représente un individu (Figure 15). Cette droite sépare au-dessus les points correspondant à une augmentation du nombre de réitérats d'un ordre au suivant, et au-dessous

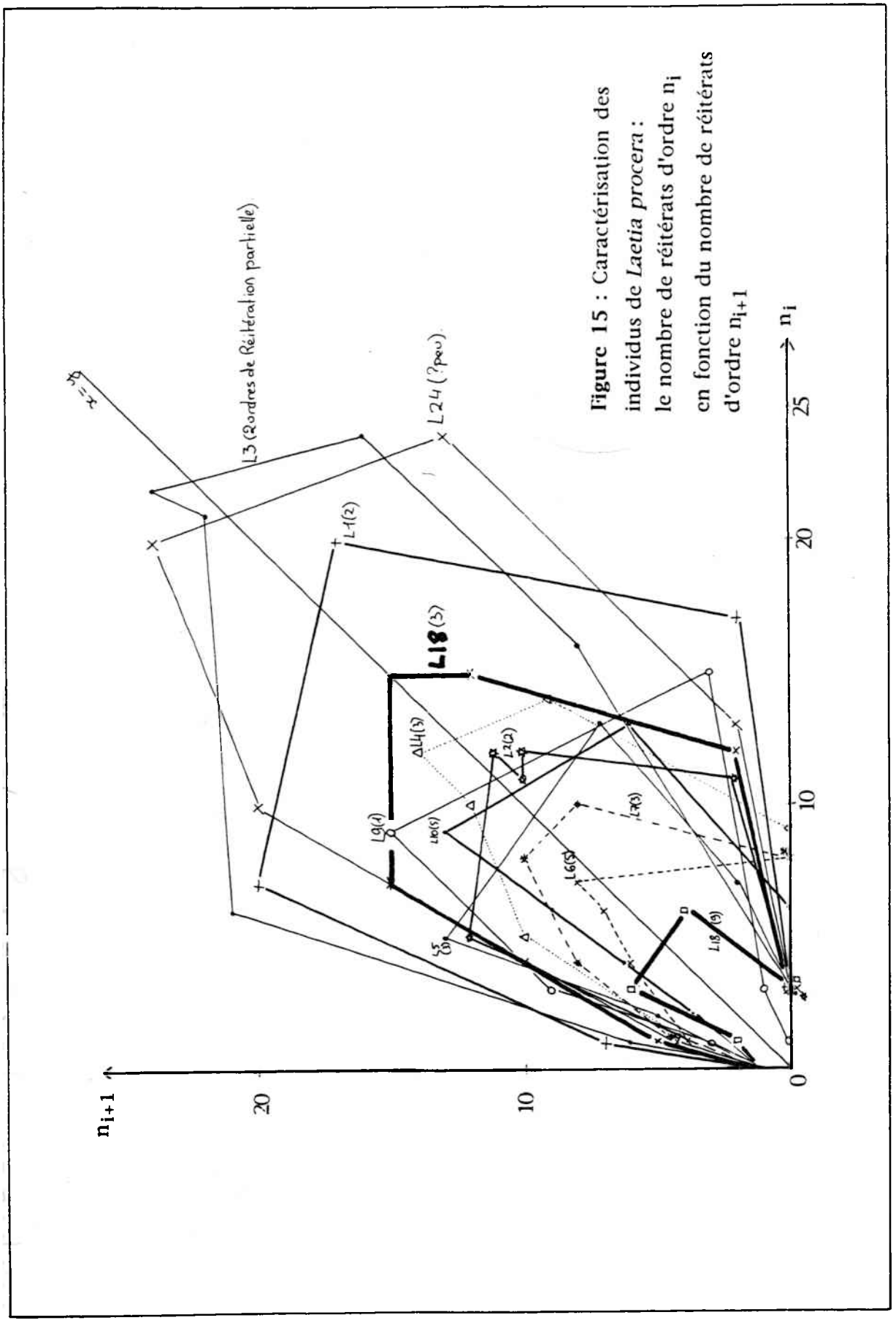


Figure 15 : Caractérisation des individus de *Laetia procera* : le nombre de réitérats d'ordre n_i en fonction du nombre de réitérats d'ordre n_{i+1}

	Catégories de réitérats								
Arbres	Tronc	ordre 1	ordre 2	ordre 3	ordre 4	ordre 5	ordre 6	ordre 7	Total
L1	1	7	20	17	2	0	0	0	47
L2	1	5	12	11	10	11	2	0	52
L3	1	6	21	22	24	16	8	3	101
L4	1	5	10	12	14	9	0	0	51
L5	1	2	4	8	4	0	0	0	19
L6	1	4	6	7	8	0	0	0	25
L7	1	4	8	10	8	1	0	0	32
L8	1	2	5	13	7	2	0	0	30
L9	1	3	9	15	3	1	0	0	32
L10	1	4	6	9	13	6	0	0	39
L13	1	3	7	15	15	12	2	0	55
L14	1	6	13	6	1	0	0	0	27
L15	1	6	14	2	0	0	0	0	23
L18	1	3	6	4	0	0	0	0	14
L24	1	4	10	20	24	13	2	0	74

Tableau 4 : Nombre de réitérats formés selon les ordres successifs

les points correspondant à une diminution de ce nombre.

L'ampleur de ces courbes traduit à la fois le nombre de réitérats formés pour chaque ordre et le nombre d'ordres successifs. Une courbe étirée avec des segments successifs formant entre eux des angles obtus, correspond à un individu ayant formé un grand nombre d'ordres de réitérats avec, pour chaque ordre, de nombreux représentants. Ces grands individus sont également caractérisés par :

- des segments de grande taille correspondant à une différence importante du nombre de réitérats entre les ordres successifs
- leurs premiers segments ayant des angles proches de 80°, c'est-à-dire un grand nombre de réitérats de premier ordre
- plusieurs points dans la partie située sous la droite "x=y", voire un retour de la courbe en pente douce vers le point zéro, soit une diminution lente du nombre de réitérats des ordres supérieurs
- une courbe proche de la symétrie par rapport à la droite "x=y", c'est-à-

dire un arbre ayant une forte augmentation du nombre de réitérats d'ordres inférieurs et une diminution progressive dans les ordres ultimes (L1, L3 ou 24)

A l'inverse les arbres à cime réduite (L5, L6, L18) sont représentés par des courbes beaucoup plus réduites, avec des segments courts séparant les points, et des angles plus aigus. Une autre tendance est également un retour brutal vers la droite des abscisses. Cela correspond à des arbres ayant un faible nombre de réitérats totaux et un faible nombre d'ordres, une faible différence entre deux ordres successifs.

* **La taille des réitérats totaux** : En plus du nombre, les dimensions atteintes en hauteur et en diamètre par ces axes sont variables. En général les réitérats les plus longs sont aussi souvent flexueux (L3, L4, L24 par exemple). Mais l'individu L1 par exemple contredit cette affirmation.

* **La forme des axes principaux A1** : Comme dans le cas des arbres plus jeunes, les axes A1 peuvent être en majorité rectilignes comme chez L1 et L5, ou au contraire rapidement courbes (L18). Tous les intermédiaires sont possibles. En règle générale, plus les axes sont longs et plus il sont incurvés. Cependant chez certains individus comme L18 le tronc se courbe sous la cime, alors que chez L1 par exemple, le tronc n'a commencé à se courber que vers la fin de son développement.

* **Le degré de ramification des branches A2** : Les branches vivantes chez les arbres parvenus à ce stade sont portées sur les réitérats périphériques encore vivants. Elles varient selon leur aptitude à réitérer partiellement.
Elles peuvent être raides et faiblement réitérées comme chez l'arbre L1 ou au contraire pendantes et fortement réitérées (L18, L10).
Ces différences aboutissent également à des différences dans leur diamètre final et impliquent un élagage qui ne se fait pas toujours dans l'ordre d'apparition des branches, et aussi la formation de cicatrices d'importance inégales. Sur L18, l'élagage de certaines branches de gros diamètre a entraîné la formation de cicatrices très visibles. Parfois même, une portion de la branche est restée en place, non englobée par la croissance secondaire. Par contre sur les réitérats basaux de L1 aucune marque de la présence des branches A2 ne persiste ; sur ceux de la périphérie, encore pourvus de bouquets de branches terminaux, les cicatrices sont nettes et de section égale à celles des branches en place. Cela prouve que leur taille, relativement homogène, était équivalente à celle des branches actuellement en place.

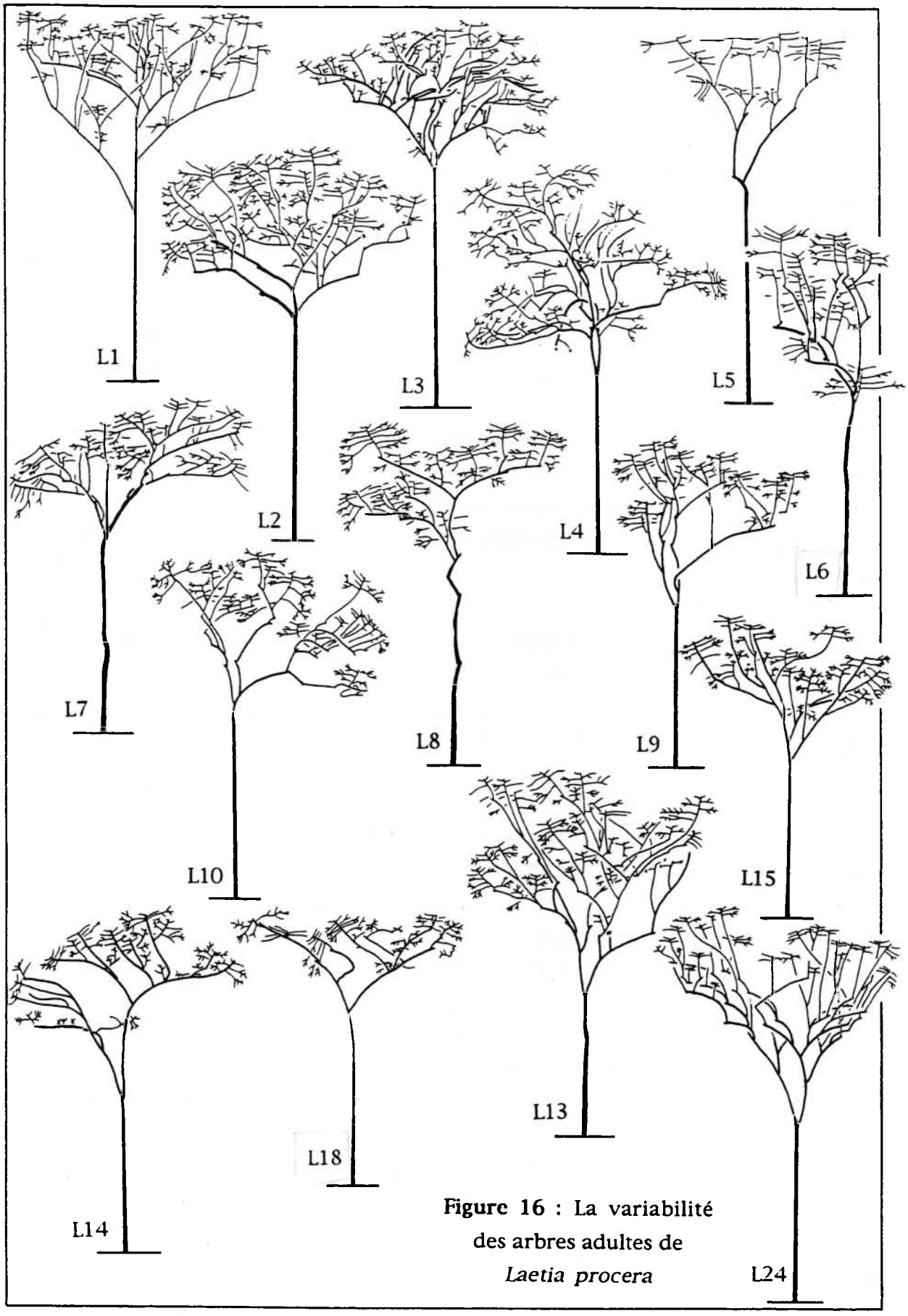


Figure 16 : La variabilité des arbres adultes de *Laetia procera*

* **La croissance secondaire** est plus forte chez les arbres à cime très développée (L1, L3 ou L24 par exemple), alors qu'elle est beaucoup plus faible chez les arbres à cime réduite comme L5, L6 ou L18. Il en découle également des figures d'insertion différentes.

* **Les figures d'insertion des réitérats totaux** : Il découle de l'orientation initiale de l'axe porteur, des figures d'accrochage variées, car les surfaces de jonction sont différentes. Petites et circulaires, puisque perpendiculaires pour les axes issus de troncs courbés, elles ont des rides très marquées, fissurées, mais superficielles sur l'axe dans le cas de L18. Elles sont grandes, obliques et profondément ancrées autour de l'axe porteur, mais elles sont plus discrètes chez les individus L1 ou L24 car les rides sont inscrites dans une écorce lisse et homogène.
Dans le premier cas, l'apparition du réitérat s'est faite de manière retardée et celui-ci peut être comparé à un rejet, alors que dans le second, l'apparition du réitérat a été plus simultanée et presque concomitante à la croissance de l'axe A1 porteur, et sa présence a été intégrée par l'organisme qui l'a davantage inclus dans son fonctionnement.

Il ressort de l'analyse de ces tableaux que les exemples extrêmes sont d'une part L18 pour l'individu à cime réduite et L1, L3 ou L24 pour les individus à cime très développées. L'arbre L1 est décrit ici car il est remarquable par la régularité de sa cime.

3.3.2. Description d'un arbre du présent ayant une cime réduite

L'individu L18 (Figure 17a), présente une cime très réduite et n'a pas atteint la voûte forestière. Il se développe en pleine forêt, pratiquement au sommet d'une pente.
* **Le tronc**, de petit diamètre, est courbé dès la moitié de sa hauteur et son extrémité est oblique. Il ne porte plus de branches A2, elles sont toutes élaguées. La cime est formée de trois ordres de réitérats totaux.

* **Les réitérats de premier ordre** sont au nombre de trois, insérés à équidistance les uns des autres. Très affaissés dès leur base, ils ont un angle d'insertion ouvert, et sont presque horizontaux. Leur extrémité, comme celle du tronc, est tombée. Leurs branches A2 sont toutes élaguées. Les cicatrices qui témoignent de leur présence passée sont très visibles. L'élagage ne s'est pas produit à la zone d'insertion, mais les branches se sont cassées à une certaine distance de l'axe A1 porteur, laissant dépasser de gros chicots non englobés par

la croissance en épaisseur.

* **Les réitérats de deuxième ordre**, au nombre de six, ont d'emblée une orientation de croissance oblique. L'extrémité de leur axe principal est, pour la plupart, encore en cours de croissance et les branches A2 plagiotropes sont en place. Du fait de l'orientation oblique des axes principaux, les branches situées vers le sol sont longues, pendantes et elles réitèrent partiellement de manière abondante, comme en témoigne l'une d'entre elles formée d'une succession de neuf ordres de réitération partielle. A l'opposé celles dressés vers le haut ont des dimensions plus restreintes : elles sont mortes et se sont élaguées plus rapidement car elles sont moins réitérées. Leur angle d'insertion est voisin de 90° par rapport à l'axe principal A1.

* **Les figures d'insertion** : Les réitérats totaux de deuxième ordre sont apparus sur des axes affaissés et il en découle des figures d'insertion caractéristiques (Figure 17a). Le point de jonction entre les deux axes est réduit car les réitérats sont insérés presque perpendiculairement sur leur axe porteur. Par contre leur apparition a provoqué une fissuration de l'écorce et les rides sont très visibles. De plus, le diamètre de l'axe porteur ne varie pratiquement pas d'un côté à l'autre de leur point d'insertion, et les réitérats paraissent comme posés sur leur axe porteur.
Contrairement à ce qui ce qui vient d'être décrit, la présence des deux premiers réitérats a induit une forte différence de diamètre du tronc, de part et d'autre de leur point d'insertion.

* **Les cicatrices** : La cassure de l'extrémité des axes principaux, que ce soit le tronc ou les réitérats de premier ordre, est souvent éloignée du dernier réitérat en place. Il s'est formé une excroissance très visible et irrégulière de laquelle dépassent des fibres de bois. Ces cicatrices, comme celles de certaines branches A2, n'ont pas été englobées par la croissance secondaire.

3.3.3. Description d'un arbre du présent ayant une cime très développée

Les individus L3 et L24 sont les plus grands arbres trouvés sur le site par le nombre total de réitérats, mais l'individu L1 (Figure 17b) est le plus remarquable par l'équilibre de sa cime. Il est caractérisé par la présence, à la base de quelques branches maîtresses, de petits réitérats retardés, marqueurs de la sénescence de la cime. Il pousse en contrebas de la piste, dans un vallon.

* **Le tronc** : Il est très long, dressé sur une grande hauteur et portant six

Figure 17a : Individu L18

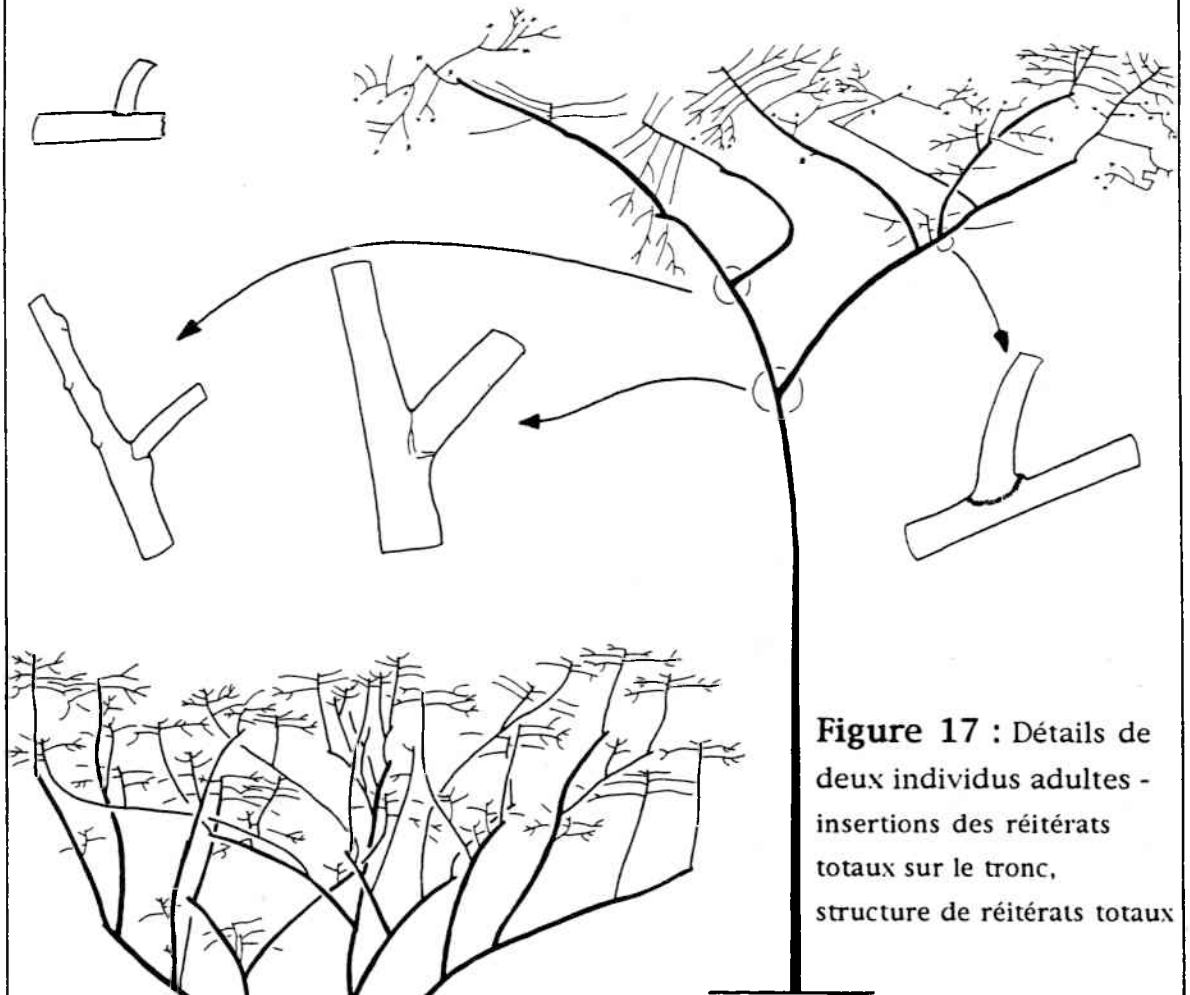


Figure 17 : Détails de deux individus adultes - insertions des réitérats totaux sur le tronc, structure de réitérats totaux

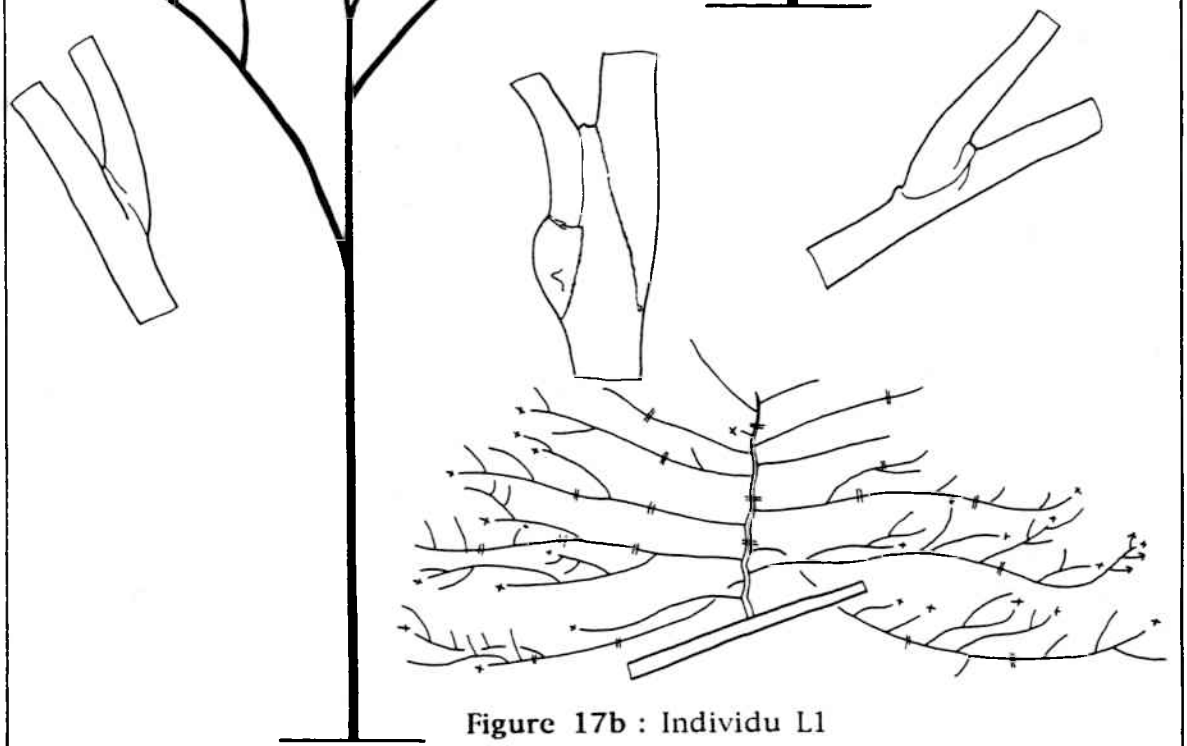


Figure 17b : Individu L1

réitérats totaux de premier ordre, contemporains. A partir de la base de la cime, vers les deux-tiers de sa hauteur, il est légèrement incurvé et a pris une direction de croissance oblique. Son extrémité est morte et cassée.

* **Les réitérats d'ordre un**, obliques, sont d'autant plus longs et réitérés qu'ils sont situés à la base de la cime. Leur angle d'insertion est variable de 20° à 50° par rapport au tronc. Ils sont dépourvus de branches A2 car elles sont déjà élaguées et ils portent tous un deuxième ordre de réitérats : ceux de la base quatre, ceux du sommet de la cime seulement deux. Comme le tronc, ils ont perdu leur extrémité.

* **Les réitérats de deuxième ordre :** La grande majorité d'entre eux sont dressés à la verticale, parfois légèrement sinueux.
Du point de vue de leur structure, ils constituent une population hétérogène. En effet, ceux situés le plus bas dans la cime sont au même stade que le tronc ou les réitérats d'ordre 1. Ils sont dépourvus de branches et leur extrémité est tombée, ce qui implique qu'ils ont déjà achevé leur développement. Par contre ceux du sommet de l'arbre sont encore en cours d'ontogenèse, et ceux situés en position intermédiaire ne croissent plus en hauteur mais sont encore pourvus de branches A2 vivantes. La plupart d'entre eux portent des réitérats de troisième ordre.

* **Les réitérats totaux de troisième ordre** : La plupart sont en cours de développement ; certains commencent à mourir, mais tous possèdent des branches A2 vivantes. Quelques uns portent un quatrième ordre de réitération, mais ce n'est pas le cas général. Ces derniers ordres de réitération sont, dans l'ensemble, dressés et terminés par un petit bouquet de branches A2 portant tout le feuillage de l'arbre, les inflorescences et les fruits.

* **Les figures d'insertion** : Parce qu'ils sont apparus sur des axes dressés, les figures d'insertion des réitérats totaux d'ordre 1 (Figure 17b), sont de forme elliptique. De ce fait les rides sont grandes et entourent une bonne partie de la circonférence de l'axe porteur. Par contre elles sont faiblement marquées et elles forment des petites dépressions dans une écorce peu différente en texture et en couleur de part et d'autre de la zone d'insertion. Tous ces caractères d'écorce et de rides montrent une grande continuité morphologique entre l'axe et le réitérat qu'il porte.

* **Les branches A2** de cet individu sont toutes de longueur réduite,

horizontales, raides et ont formé, tout au plus, deux ordres de réitérats partiels. Leur angle d'insertion est de l'ordre de 80°.

* **L'élagage des branches A2** se fait de manière progressive et continue sur tous les axes. Il ne reste pas de branches A2 isolées et réitérées partiellement. Sur les axes orthotropes les plus anciens les cicatrices d'élagage des branches A2 sont complètement invisibles, masquées par la croissance en diamètre. Par contre elles le sont davantage sur les réitérats périphériques et leur diamètre est équivalent à celui des branches encore en place. On ne remarque cependant pas de chicots après l'élagage des branches : les cassures, nettes se sont faites au niveau du point d'insertion sur l'axe A1.

Symphonia globulifera L. f. Clusiaceae

Manil

Herbier : CL 211

1. Présentation générale de l'espèce

Symphonia globulifera est présente en Amazonie, en Afrique de l'Ouest et à Madagascar. Cette espèce très fréquente en Guyane, est inféodée à des milieux hydromorphes, que ce soit les bas-fonds forestiers ou les savanes inondables. Les feuilles, courtement pétiolées, sont de forme elliptiques, luisantes et foncées à la face supérieure, plus claires face inférieure. Elles sont opposées décussées. Les fleurs sont hermaphrodites, de couleur rouge vermillon. L'écorce, grise et fortement fissurée, exsude un latex jaune à la moindre blessure, virant à l'orange par oxydation (Thiel 1984). Ce latex est parfois à l'origine de grosses protubérances lorsque les branches s'élaguent.
A la base du tronc se forment des racines échasses et des pneumatophores sortent du sol le long de racines se trouvant dans des zones fréquemment inondées. Sur les plus gros individus de *Symphonia globulifera*, des racines adventives ont également été observées à la face inférieure des branches les plus basses portant les réitérats totaux.

2. Le développement architectural de *Symphonia globulifera*

L'étude architecturale de *Symphonia globulifera* a été réalisée par Barthélémy (1988). La description, entièrement reprise de ce travail, va être résumée.
Symphonia globulifera se développe conformément au modèle de Massart, avec une unité architecturale ramifiée jusqu'à l'ordre cinq. Les unités de croissance sont composées d'entre-nœuds courts à écailles à la base, et d'entre-nœuds longs à feuilles assimilatrices dans leur partie supérieure. Au repos l'apex est protégé par des cataphylles.
Le développement de *Symphonia globulifera* se fait, en forêt, à l'ombre dans le sous-bois.

2.1. La structure de l'unité architecturale

Elle peut être observée chez un arbre de huit à dix mètres de haut (Figure 18a). La jeune plante possède un tronc (axe A1) orthotrope, monopodial, à phyllotaxie opposée décussée et à croissance rythmique.
Le tronc porte des branches (axes A2) situées à l'aisselle des deux ou quatre premières feuilles de l'unité de croissance. Ces branches sont plagiotropes, monopodiales à croissance rythmique et développement immédiat. Leurs feuilles sont opposées décussées, mais ramenées dans le plan horizontal par torsion du pétiole et des entre-nœuds ; les branches ont une symétrie bilatérale. La ramification est rythmique, le développement des axes latéraux (A3) immédiat (Figure 18b).

Les axes A3 sont situés à la base des unités de croissance des branches dans le plan horizontal. Ils sont plagiotropes, ont un développement immédiat et une croissance rythmique. La phyllotaxie est opposée décussée mais la symétrie bilatérale est acquise par torsion des entre-nœuds. Ces axes A3 sont ramifiés, de manière intermittente.
Les axes A4 et A5 ont des propriétés morphologiques comparables à celles des axes A3. Ils sont monopodiaux, à croissance rythmique et symétrie bilatérale. Les axes A5 constituent l'ordre ultime et ne sont pas ramifiés. Ces trois catégories d'axes diffèrent principalement les unes des autres par la taille de leurs unités de croissance et des entre-nœuds qui les composent ainsi que par la sexualité.

Les inflorescences sont terminales sur les rameaux courts A5 et sur certains rameaux A4. Chaque rameau court peut porter trois à quatre ordres de relais florifères successifs, par ramification sympodiale, après la transformation de son apex en inflorescence.

Remarque

Les rythmes de croissance chez *Symphonia globulifera*

La croissance et la ramification sont rythmiques et les limites des unités de croissance sont nettement matérialisées par des écailles associées à des entre-nœuds très courts. Cependant, on observe sur tous les axes, une alternance d'UC ramifiées et d'UC non ramifiées. La ramification est rythmique mais les périodes ne coïncident pas entre rythme de croissance et rythme de ramification (Comte 1993).

Tableau 5 : Récapitulation de l'unité architecturale de *Symphonia globulifera*

		A 1	A 2	A 3	A 4	A 5
Structure	_____	Monopodial	Monopodial	Monopodial	Monopodial	Monopodial
Croissance	Modalité	Rythmique	Rythmique	Rythmique	Rythmique	Rythmique
	Direction Iaire	Orthotrope	Plagiotrope	Plagiotrope	Plagiotrope	Plagiotrope
	Direction IIaire	Verticale	Horizontale	Horizontale	Horizontale	Horizontale
	Durée de vie ou longueur	Indéfinie	Longue	Moyenne	Courte	Très brève
Structure des UC	Marqueur des arrêts de croissance	Entre-nœuds courts et cataphylles	Entre-nœuds courts et cataphylles	Entre-nœuds courts et cataphylles	Entre-nœuds courts et cataphylles	Entre-nœuds courts et cataphylles
	Types d'UC	Ramifiée	Ramifiée	Ramifiée	Ramifiée	Simple
	Nombre d'entre-nœuds ou longueur des UC	0,5 - 1 m	30 cm	10 cm	3 cm	0,3 cm
	Nombre de paires de feuilles assimilatrices / UC	4-5	3-4	2	1	0-1
Ramification	Modalité	Rythmique	Rythmique	Rythmique	Rythmique	_____
	Chronologie	Immédiate	Immédiate	Immédiate	Immédiate	Non ramifié
	Localisation	2 à 4ème feuilles	2 à 4ème feuilles	Mésotone	Mésotone	_____
	Angle d'insertion	50 à 90 °	± 80°	90°	90°	_____
Divers	Nombre d'UC ramifiées	1/2	1/2	1/3 - 1/4	rare	_____
Symétrie	_____	Radiale	Bilatérale	Bilatérale	Bilatérale	Bilatérale
Feuilles	Phyllotaxie	Opposée-décussée	Opposée-décussée	Opposée-décussée	Opposée-décussée	Opposée-décussée
	Forme	Simple, elliptique	Simple, elliptique	Simple, elliptique	Simple, elliptique	Simple, elliptique
Floraison	Modalité	Stérile	Stérile	Stérile	Fertile	Fertile
	Localisation	_____	_____	_____	Terminale	Terminale

Une croissance différentielle peut s'observer entre les catégories d'organes ou selon la position de l'axe. Par exemple, plusieurs vagues de croissance sont réalisées dans le même temps sur l'axe A1 et le dernier étage d'axes A2, une seule pour les branches situées plus bas et les rameaux.

Une seule unité architecturale est reconnue chez cette espèce monopodiale.

2.2. La structure de l'individu réitéré partiellement

L'arbre poursuit son développement par répétition, en partie ou en totalité, de cette unité architecturale.

Chez un individu de quinze à vingt mètres, la forme générale de la couronne est conique.

Le tronc a poursuivi sa croissance selon un mode monopodial, orthotrope, avec une croissance et une ramification rythmiques. Les branches situées au sommet de l'arbre sont ramifiées, et l'on dénombre cinq catégories d'axes.

Les branches A2 situées à la base de la couronne sont plus longues et ont un diamètre plus important (Figure 18c). En certaines zones, des fourches latérales se sont formées. Chaque élément de fourche est un axe monopodial, à croissance et ramification rythmiques, avec une différenciation plagiotrope. Les axes A3 qu'ils portent ont un développement immédiat, sont plagiotropes et à ramification rythmique. Deux catégories d'axes supplémentaires A4 et A5 peuvent être distinguées. Ces axes, ayant une structure comparable à celle des branches sont des réitérats partiels A'2.

Sur certains réitérats A'2, on peut également observer des réitérats partiels A'3. La surface assimilatrice de ces branches abondamment ramifiées est ainsi augmentée sensiblement.

2.3. La structure de l'individu réitéré totalement

Le grand arbre ayant atteint la voûte forestière montre une cime plus complexe (Figure 18d). Le tronc a poursuivi sa croissance tout en conservant ses caractéristiques initiales.

Sur les branches A2 se sont formés des rejets composés d'un axe principal orthotrope ramifié. Les branches plagiotropes les plus apicales de ces rejets sont ramifiées jusqu'en A5. Les plus anciennes sont très longues, parfois pendantes et réitérées partiellement. Ces rejets ont reproduit la séquence de développement du jeune arbre. Ils se sont formés à partir de bourgeons latents situés sur les branches A2. Ce sont des réitérats totaux à développement retardé,

Selon la position dans la cime, ces réitérats totaux sont plus ou moins éloignés du tronc. Sur les branches les plus basses et celles du sommet de l'arbre, ils sont localisés dans la partie proximale alors que sur les branches intermédiaires ils sont plus éloignés du tronc.

Ces réitérats sont répartis de manière aléatoire sur quelques branches de la cime. Leur présence a entraîné, à terme, la mort puis la chute de la partie

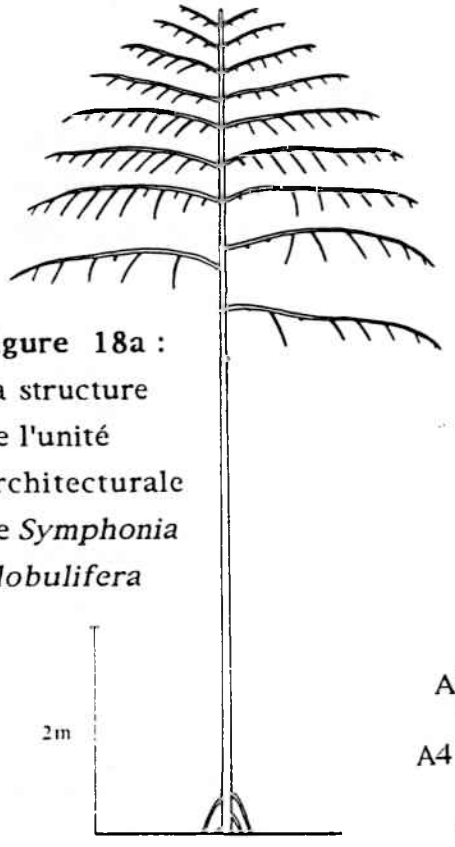


Figure 18a : La structure de l'unité architecturale de *Symphonia globulifera*

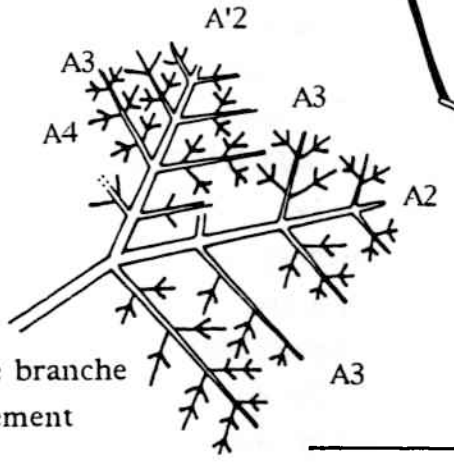


Figure 18c : Schéma d'une branche réitérée partiellement

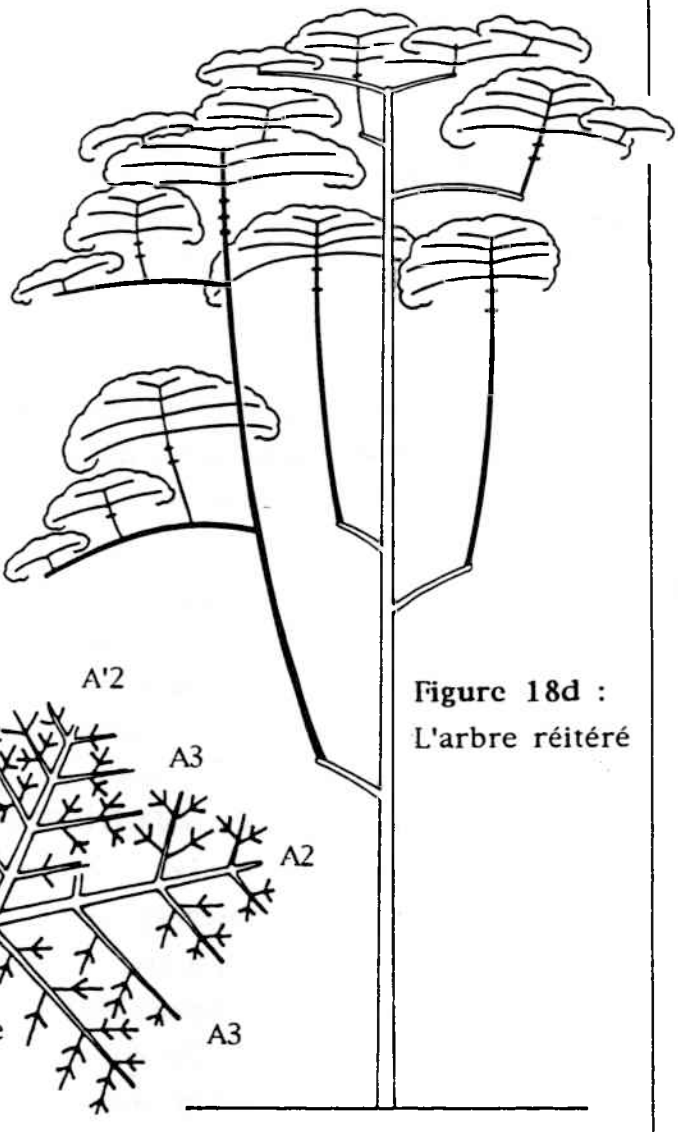


Figure 18d : L'arbre réitéré

Source : Barthélémy (1988)

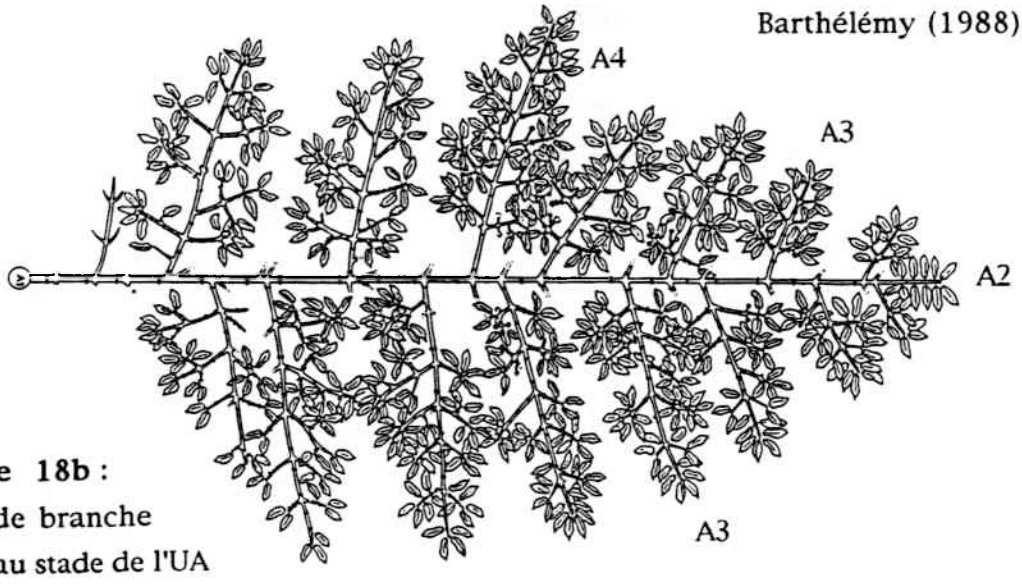


Figure 18b : Plan de branche au stade de l'UA

terminale de la branche porteuse. Par contre, le diamètre de la partie de branche conservée a été considérablement augmenté.

Ces réitérats totaux possèdent la particularité d'émettre des branches A2 de grandes dimensions par rapport à leur hauteur. Ils ont le plus souvent une grande envergure, et le rétrécissement du diamètre de l'axe principal au dessus de chaque paire de branches est important. Ainsi, la croissance des branches latérales de ces réitérats est favorisée par rapport à celle de leur axe principal.
Chez les individus les plus volumineux observés, les branches A2 des réitérats totaux portent elles aussi des réitérats totaux. Plusieurs ordres de réitérats peuvent ainsi être observés.

Dans la plupart des cas, les réitérats totaux sont donc situés sur les branches. Cependant il peut parfois s'en former sur le tronc, dans les parties où il est incurvé ou bien, à la suite de la mort de son apex.

3. La variabilité architecturale de *Symphonia globulifera*

Pour cette espèce, les observations ont uniquement porté sur de grands individus adultes. Vingt-six arbres ont été dessinés, tous se sont développés en forêt (tableaux n° 44 à 69 page 275).
Les arbres de savane que j'ai pu voir montrent les mêmes gammes de variabilité avec une nuance quantitative : ils sont moins hauts. On trouve de la même façon en savane, des individus avec des cimes très développées et d'autres qui sont très peu réitérés.

La variabilité de la forme des cimes chez *Symphonia globulifera* est très grande, et repose sur (Figure 19) :
* **L'arrêt plus ou moins précoce de la croissance du tronc** : Chez certains individus le tronc, unique, persiste jusqu'au sommet de la cime (Sg 24, Sg45). Si l'apex meurt, celui de l'axe de remplacement garde une dominance forte qui neutralise plus ou moins rapidement la formation de fourche. Chez d'autres au contraire, il s'arrête de croître à la base de la cime. Celle-ci est alors constituée par les réitérats totaux issus de branches situées sous l'arrêt (Sg9), ou bien une fourche se met en place (Sg40, Sg46). La formation de fourches est également possible au niveau de ces parties obliques de tronc (Sg60).

* **La rectitude des axes A1** : Le tronc est également plus ou moins rectiligne (Sg45, Sg24) ou parfois, franchement courbé (Sg50) il finit par mourir. Cela peut se produire aussi bien pour le tronc lui-même que pour les axes principaux des réitérats totaux (comparer Sg9, Sg23 Sg34 et Sg22, Sg40, Sg46). Ce phénomène n'est pas corrélé avec la longueur des réitérats.
Suivant les arbres, les axes principaux des réitérats totaux sont plus ou moins longs et rectilignes. De plus la mort de l'apex de ces axes peut entraîner la formation d'un axe unique (Sg45) ou bien celle d'une fourche (Sg40).

* **L'orientation des branches, leur longueur et leur nombre** : Les branches peuvent être courtes (Sg 12, Sg23, Sg45) ou très longues (Sg24, Sg41, Sg48). Leur orientation dans l'espace varie légèrement selon qu'elles sont parfaitement horizontales (Sg45), légèrement redressées (Sg3, Sg48, Sg41) ou pendantes (Sg12, Sg24). Le nombre de branches portant des réitérats totaux peut varier aussi de façon importante (de 2 à 20).

* **L'abondance de la réitération partielle** : La réitération partielle peut s'exprimer de manière très différente selon les individus et l'on peut par exemple comparer les branches de Sg3, Sg4 ou Sg48, très longues et abondamment réitérées avec celles de Sg12, Sg23, Sg39 ou Sg45, beaucoup plus courtes et peu réitérées.

* **La plus ou moins grande régularité de la ramification** : Les grands individus montrent une ramification très régulière, même s'ils ont atteint le stade de l'unité minimale, les unités de croissance des axes A2 et A3 sont pour la plupart ramifiées. Ce n'est pas le cas des arbres à cime moins développée, où des unités de croissance ramifiées alternent avec de grandes portions d'axes aux unités de croissance non ramifiées.

* **Le nombre de catégories d'axes atteintes** : Les réitérats totaux de Sg45 ont formé cinq catégories d'organes, régulièrement formés, alors que chez l'individu Sg40, on peut en compter jusqu'à six par réitération partielle et les axes A5 sont moins nombreux.

* **La plus ou moins grande activité de la croissance secondaire** : Cela se traduit par le diamètre des individus mais aussi par leur aptitude à masquer les cicatrices d'élagage des branches.
La réitération totale exprimée par la fréquence des réitérats, leur silhouette (proportion des axes entre eux) et leur position sur les branches influent

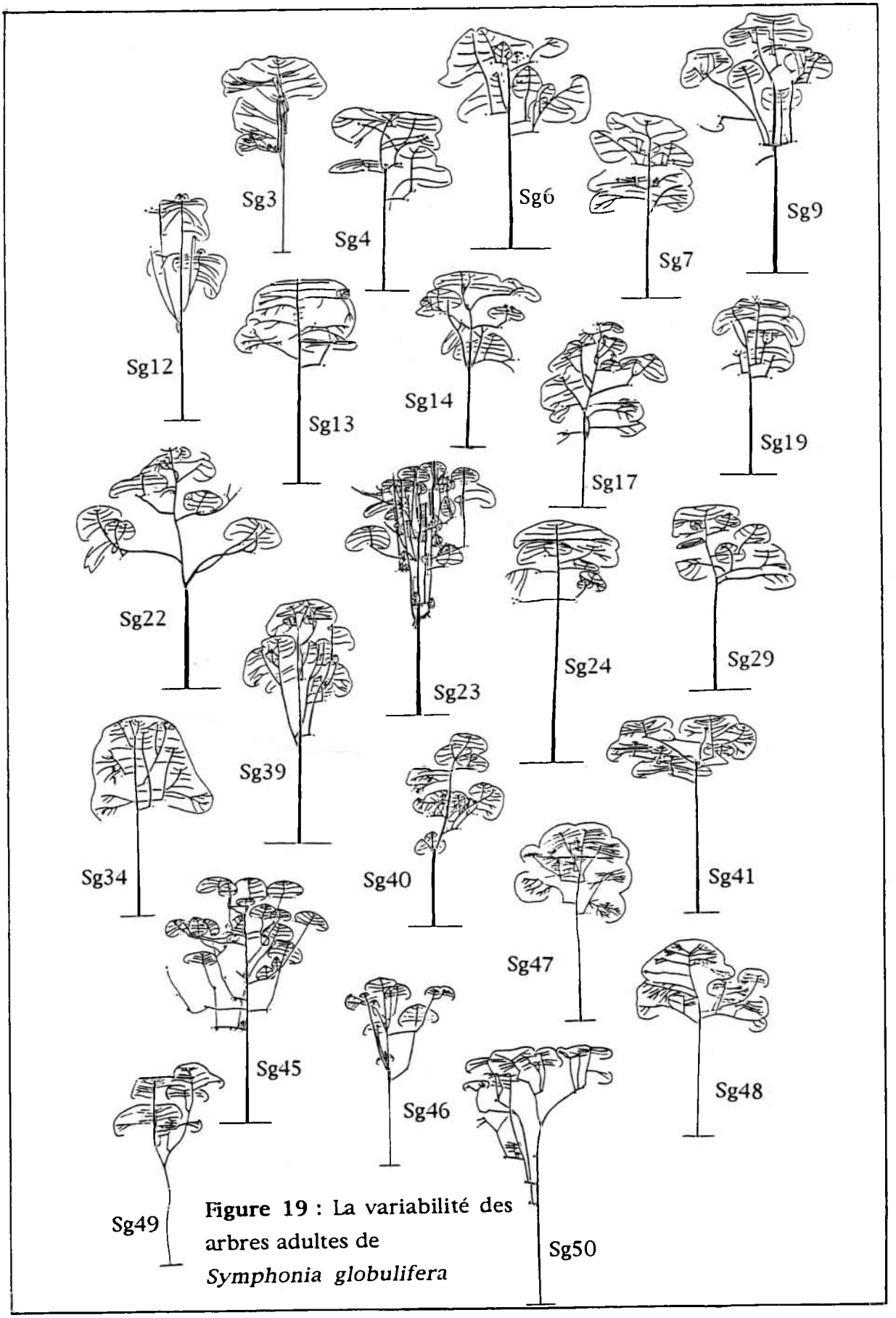


Figure 19 : La variabilité des arbres adultes de *Symphonia globulifera*

particulièrement sur la forme de la cime.

* **La taille des réitérats totaux** : Les réitérats totaux peuvent avoir des hauteurs et des envergures très variables. Cependant en règle générale un long axe principal A'1 porte un petit bouquet de branches A2 courtes, qui sont peu ou pas réitérées partiellement. A l'opposé, un axe A'1 de petite taille a développé de longues branches A2 abondamment réitérées. Il y a une sorte d'antagonisme entre le développement de ces deux types d'axes, A'1 et ses propres branches. Chez les arbres les moins développés les réitérats totaux sont petits et rapidement affaissés.

* **La distance variable du tronc à la base du réitérat total** : Plus la cime est vaste et plus les réitérats totaux se situent en position éloignée du tronc. Ils sont donc portés sur une portion de branche A2 de grande taille. Ce phénomène est d'ailleurs mentionné dans la thèse de Barthélémy (1988).

Deux grandes catégories d'arbres ressortent ainsi de ces tableaux.
Ceux qui ont formé des réitérats totaux de grande taille. Parmi eux, un petit nombre ont une cime très développée, avec de nombreux réitérats totaux, comme Sg45 qui sera décrit ou Sg9, Sg23, Sg39. La cime des autres (Sg4, Sg7, Sg14 ou Sg40) est constituée de quelques réitérats totaux de dimensions moyennes. L'individu Sg22 se remarque par la grande taille de ses branches A2, qui présentent un fort redressement. A l'inverse certains arbres sont presque dépourvus de réitérats totaux : Sg12 et Sg24, décrits en détail, mais également Sg7, Sg13 ou Sg54.

3.1. La description de quelques arbres

3.1.1. L'arbre proche de l'unité architecturale

L'arbre Sg24 illustre ce cas (Figure 19).

* **Le tronc** : La cime est réduite par rapport à la hauteur totale de l'arbre. Le tronc est rectiligne et encore en cours de croissance. Il porte un nombre de branches vivantes relativement faible.

* **Les branches A2** : Les dernières branches ont une direction de croissance horizontale. La ramification est régulière, les axes sont espacés mais tous sont ramifiés jusqu'à l'ordre 5. Ainsi le feuillage est abondant.
A la base de la cime, il persiste un petit nombre de branches, de faible

diamètre, portant des réitérats partiels ou totaux affaissés. Entre les deux il persiste quelques longues branches A2 réitérées partiellement, dont l'extrémité est pendante.

* **La réitération partielle** : Seules les branches les plus longues ont formé quelques réitérats partiels A'2. Les autres sont abondamment ramifiées car elles sont constituées d'un grand nombre de réitérats partiels A'3. Tous les réitérats partiels sont pendants, ont une insertion perpendiculaire dans le plan horizontal par rapport à la branche porteuse et ne forment pas de véritables fourches.

* **La réitération totale** : Quatre réitérats totaux, dont l'un est déjà mort, se sont formés sur cet individu. De petite envergure, ils sont également très affaissés car le diamètre de leurs axes est réduit. Ils sont insérés sur des branches qui n'ont pas développé une grosse section, et dont le diamètre est comparable à celui des branches non réitérées.
Le réitérat le plus basal a formé dans la portion oblique de son axe principal un deuxième ordre de réitérat total de petite taille. Quant à celui situé sur la branche la plus haute, il possède des branches plus longues que ne l'est son axe principal.
Des individus comparables à Sg24 ont été observés par exemple Sg13, dont la cime est cependant plus fournie car elle a davantage réitéré.

3.1.2. L'arbre réitéré totalement

Deux individus très remarquables, hauts de quarante-cinq mètres ont été observés. L'arbre Sg45, mieux conservé, est représenté sur la figure 19b. Cet individu, possède une cime imposante constituée de la juxtaposition de nombreux réitérats totaux particulièrement grands, issues de branches réparties sur une grande portion de tronc.
* **Le tronc** est très long car il a poursuivi sa croissance jusqu'au sommet de la cime. Rectiligne sur une majeure partie de sa hauteur il se termine par une portion légèrement sinueuse où il rétrécit rapidement au-dessus de chaque paire de branches.

* **Les branches** : Cet individu ne possède pratiquement plus aucune branche A2 intacte. Celles de son sommet sont en tout point semblables à celles des réitérats totaux. Cet arbre a conservé un très grand nombre de branches qui portent chacune un grand réitérat total, deux pour la plus

basse. Les portions de branches A2 situées dans la partie basale de la cime sont longues, ont un gros diamètre et portent des racines adventives à leur face inférieure. L'angle d'insertion est légèrement fermé de l'ordre de 60 à 70°.

* **Les réitérats totaux** : La cime de cet arbre est complexe car constituée de réitérats totaux qui ne sont pas tous contemporains. Ceux situés au sommet de la cime sont très récents comparativement à ceux situés sur les branches les plus basses. De jeunes réitérats se sont également formés en position intermédiaire sur les grosses branches basales, à la faveur d'un éclaircissement dans la cime.
Les réitérats totaux de cet arbre sont constitués de plusieurs portions d'axes principaux qui se sont succédés. Les réitérats se terminent par un bouquet de petites branches A2. Dans l'ensemble ces axes sont dressés.
Les branches A2 de ces réitérats totaux sont peu nombreuses, petites et raides. L'angle d'insertion est proche de 90°. Les rameaux A3 sont relativement longs par rapport aux branches qui les portent. Ils sont raides, insérés dans le plan horizontal avec un angle légèrement fermé de 60° et ils portent des A4 et des A5 régulièrement espacés.

* **Les cicatrices** : Sur le tronc, il subsiste de grosses protubérances, témoignage de l'existence de quelques grosses branches élaguées. Sur les réitérats totaux, par contre, on n'observe pas de tels moignons. Il faut en conclure que les branches qui ont été formées par les réitérats sont relativement homogènes, et celles qui se sont déjà élaguées étaient comparables à celles qui persistent.

* **Les figures d'insertion** : Les insertions des réitérats sur les branches sont variables selon les branches car la durée de vie de la partie terminale des branches n'est pas la même pour toutes. Cependant les rides d'insertion s'inscrivent profondément autour de l'axe porteur. De plus il y a une forte continuité dans la forme et dans la texture de l'écorce entre la branche A2 et l'axe A'1. Les réitérats totaux se sont formés lorsque le diamètre de la branche était encore petit. On peut en conclure que les réitérats se sont formés de manière précoce sur les branches.

Symphonia sp. 1 Clusiaceae

Manil

Herbier CL 207

1. Présentation générale de l'espèce

Symphonia globulifera est actuellement la seule espèce décrite en régions tropicales de l'Amérique et de l'Afrique de l'Ouest, les 16 autres espèces du genre peuplant l'île de Madagascar (Mabberley 1987). Cependant une autre forme ou une autre espèce est maintenant reconnue par les chercheurs qui travaillent en Guyane (Thiel, 1984). Elle n'a cependant pas encore été décrite et était jusqu'à récemment considérée comme une forme de jeunesse de *Symphonia globulifera*. Sabatier et Prévost (comm. pers.), qui réalisent des inventaires forestiers en Guyane, la désignent sous le nom de *Symphonia sp.*1. Les deux *Symphonia* guyanais montrent des différences morphologiques et architecturales, présentées dans le tableau n° 6.

Alors que Symphonia *globulifera* est inféodé aux milieux hydromorphes, cette espèce se rencontre principalement en forêt, sur les crêtes, où elle est très abondante.

2. Les différences observées avec le développement architectural de *Symphonia globulifera*

Le développement architectural de *Symphonia sp.* 1 est proche de celui de *Symphonia globulifera* notamment en ce qui concerne les propriétés des axes et seules les différences ont été spécifiées ici. Ramifiés jusqu'à l'ordre cinq, les individus de *Symphonia sp.* 1 se développent également selon le modèle de Massart (Figure 20).

2.1. Les différences observées au niveau de l'unité architecturale

Comme il est mentionné dans le tableau, les organes de *Symphonia sp.* 1 sont de taille plus réduite que ceux de *S. globulifera* et d'une manière générale les axes sont plus grêles.

Tableau 6 : Récapitulation des différences observées entre *Symphonia globulifera* et *Symphonia sp.*1

	Symphonia globulifera	*Symphonia sp.*1
Différences morphologiques	* grandes feuilles * grandes fleurs rouges vermillon * gros fruits de 3 à 4 cm de diamètre * écorce grise à marron foncé, profondément crevassée * possède de grandes racines échasses et parfois des pneumatophores	* petites feuilles, plus étroites * petites fleurs orange-saumon * petits fruits de un centimètre environ * écorce brun clair, plus lisse * forme seulement des racines échasses moins nombreuses et moins grandes
Différences phénologiques	* floraison très voyante, fleurs abondantes * floraison de mai à juillet	* floraison plus discrète fleurs éparses * floraison de juillet à septembre
Différences architecturales	* branches A2 de gros diamètre * branches A2 horizontales et distiques * rameaux A3 parfois longs et pendants * pas de métamorphose * réitération totale retardée fréquente, à l'origine de grands réitérats	* branches A2 plus grêles * branches A2 se redressant, insertion des A3 distique à opposée décussée * rameaux A3 courts * possibilité de légère métamorphose * réitération totale retardée rare, donnant de très petits réitérats

Contrairement à ce qu'avait observé Barthélémy (1988) chez *Symphonia globulifera*, il n'y a pas, chez le jeune arbre, de torsion des entre-nœuds qui ramène les feuilles des branches dans le plan horizontal. Sur les branches des jeunes individus observés, seules les paires de feuilles disposées dans le plan horizontal ont émis des rameaux.

La ramification est basitone, et les rameaux sont localisés au niveau de la première paire de feuilles persistantes, c'est-à-dire celles situées à l'extrémité d'un long entre-nœud. Toutes les unités de croissance de tous les types d'axes, aussi bien chez un vieil arbre que chez un jeune, ne sont pas ramifiées. Il y a une alternance d'unités de croissance ramifiées et d'unités de croissance non ramifiées.

Sur les grands arbres, la différence de diamètre entre les branches et le tronc s'observe encore et celles-ci paraissent beaucoup plus élancées que chez *Symphonia globulifera.*

Tableau 7 : Récapitulation de l'unité architecturale de *Symphonia sp.* 1

		A 1	A 2	A 3	A 4	A 5
Structure	_____	Monopodial	Monopodial	Monopodial	Monopodial	Monopodial
Croissance Iaire	Modalité	Rythmique	Rythmique	Rythmique	Rythmique	Rythmique
	Direction Iaire	Orthotrope	Plagiotrope	Plagiotrope	Plagiotrope	Plagiotrope
	Direction IIaire	Verticale	Horizontale à oblique	Horizontale	Horizontale	Horizontale
	Durée de vie ou longueur	Indéfinie	Longue	Moyenne	Courte	Très brève
Structure des UC	Marqueur des arrêts de croissance	Entre-nœuds courts et cataphylles	3 à 6 paires d'entre-nœuds courts et cataphylles	3 à 8 paires d'entre-nœuds courts et cataphylles	4-8 paires d'entre-nœuds courts et cataphylles	6 à 8 paires d'entre-nœuds courts et cataphylles
	Types d'UC	Ramifiée	Ramifiée	Ramifiée	Ramifiée	Simple
	Nombre d'entre-nœuds ou longueur des UC	0,5 - 1 m	30 cm	10 cm	3 cm	0,3 cm
	Nombre de paires de feuilles assimilatrices / UC	4-5	2-4	1-3	1	0-1
Ramification	Modalité	Rythmique	Rythmique	Rythmique	Rythmique	_____
	Chronologie	Immédiate	Immédiate	Immédiate	Immédiate	Non ramifié
	Localisation	2 à 4ème feuilles	1 et/ou 2ème feuilles	Mésotone	Mésotone	_____
	Angle d'insertion	60 à 90 °	± 80°	± 80°	± 90°	_____
Divers	Nombre d'UC ramifiées	1/2	1/2	1/3 - 1/4	rare	_____
Symétrie	_____	Radiale	Bilatérale	Bilatérale	Bilatérale	Bilatérale
Feuilles	Phyllotaxie	Opposée-décussée	Opposée-décussée	Opposée-décussée	Opposée-décussée	Opposée-décussée
	Forme	Simple, elliptique	Simple, elliptique	Simple, elliptique	Simple, elliptique	Simple, elliptique
Floraison	Modalité	Stérile	Stérile	Stérile	Fertile	Fertile
	Localisation	_____	_____	_____	Terminale	Terminale

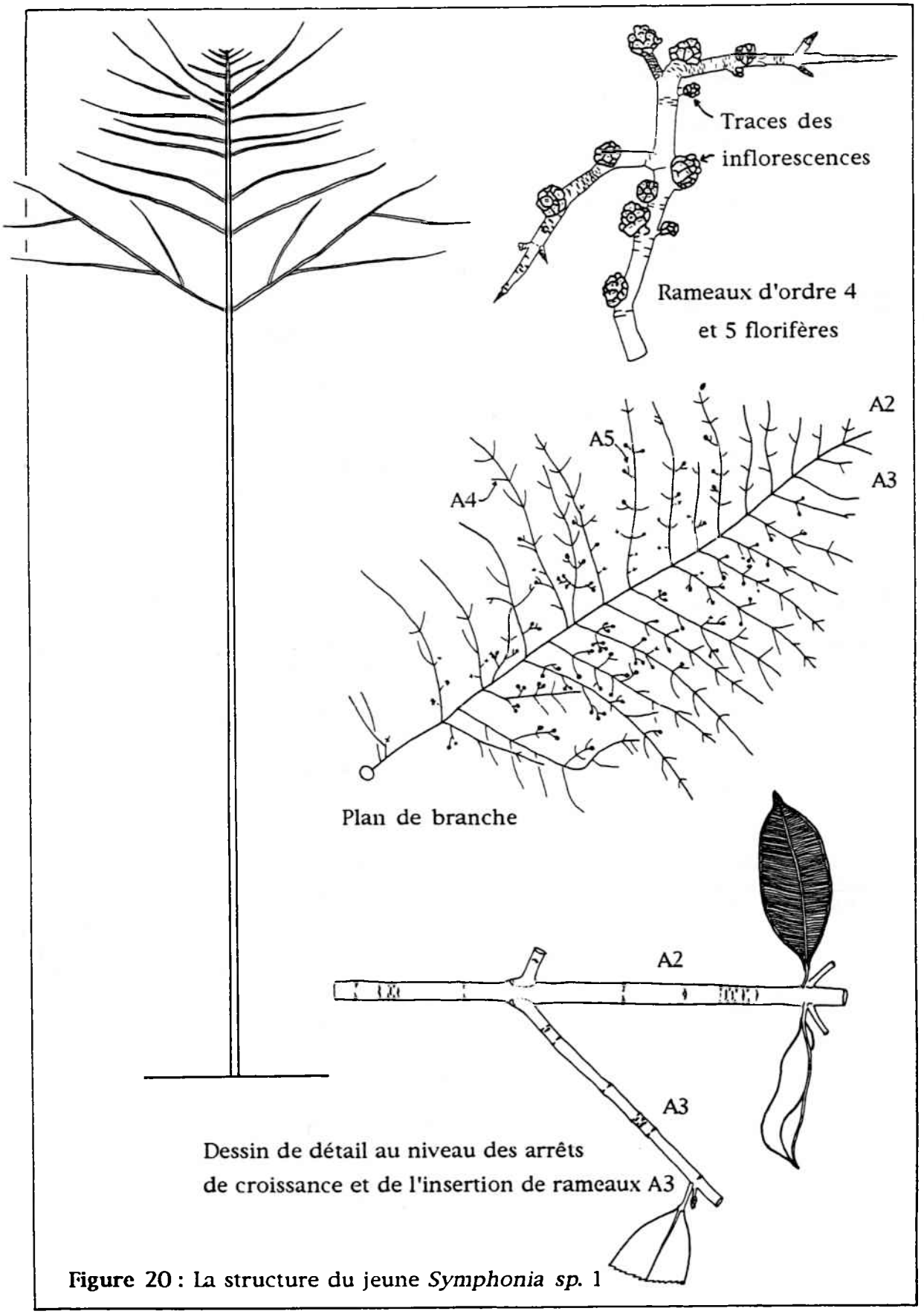


Figure 20 : La structure du jeune *Symphonia sp.* 1

Comme chez toutes les espèces à tronc monopodial une seule unité architecturale est observée chez *Symphonia sp.* 1.

2.2. Les différences observées au niveau de la réitération

La réitération partielle se produit de manière plus fréquente dans le cas de *Symphonia sp.*1. Alors que les branches de *Symphonia globulifera* conservent, chez l'arbre adulte, une orientation de croissance horizontale, celles de *Symphonia sp.*1 ont tendance à être dressées à leur extrémité. Souvent, à ce stade, la disposition des rameaux A3 varie, et il s'en trouve non seulement dans le plan horizontal, mais aussi au-dessus (épitonie) et surtout au-dessous (hypotonie) : les paires de feuilles sont susceptibles d'axiller des axes latéraux, quelle que soit leur position par rapport au plan horizontal. Cette modification dans la direction de croissance des branches, la fréquence de la réitération partielle et la modification dans la position des rameaux conduisent à conclure que *Symphonia sp.*1 présente, dans une certaine mesure, le phénomène de métamorphose. Cependant cette métamorphose est incomplète et n'aboutit pas, comme dans les exemples asiatiques décrits par Edelin (1984), à la formation de réitérats totaux complètement redressés.

Une autre différence importante est l'absence fréquente de grands réitérats totaux, chez la grande majorité des arbres. Dans le cas où ils sont présents, les réitérats totaux sont peu nombreux ou de petite taille.
Les fourches formées sur le tronc de cette espèce sont consécutives à la mort de son apex. Deux rejets issus de bourgeons latents se sont formés pour remplacer l'axe défaillant.

Remarque : Sur un tout jeune arbre de trois mètres de haut, abattu, les rythmes de croissance de deux branches situées au même nœud peuvent être différents. Toutes les unités de croissance du tronc sont ramifiées et ont émis des branches, alors que les branches elles-mêmes forment des rameaux une unité de croissance sur deux en moyenne. Les rameaux A3 de cet individu sont encore très pauvrement ramifiés. Les feuilles sont portées sur les deux ou trois unités de croissance terminales des axes A2, A3 et A4. La longueur des unités de croissance est très irrégulière sur les branches.

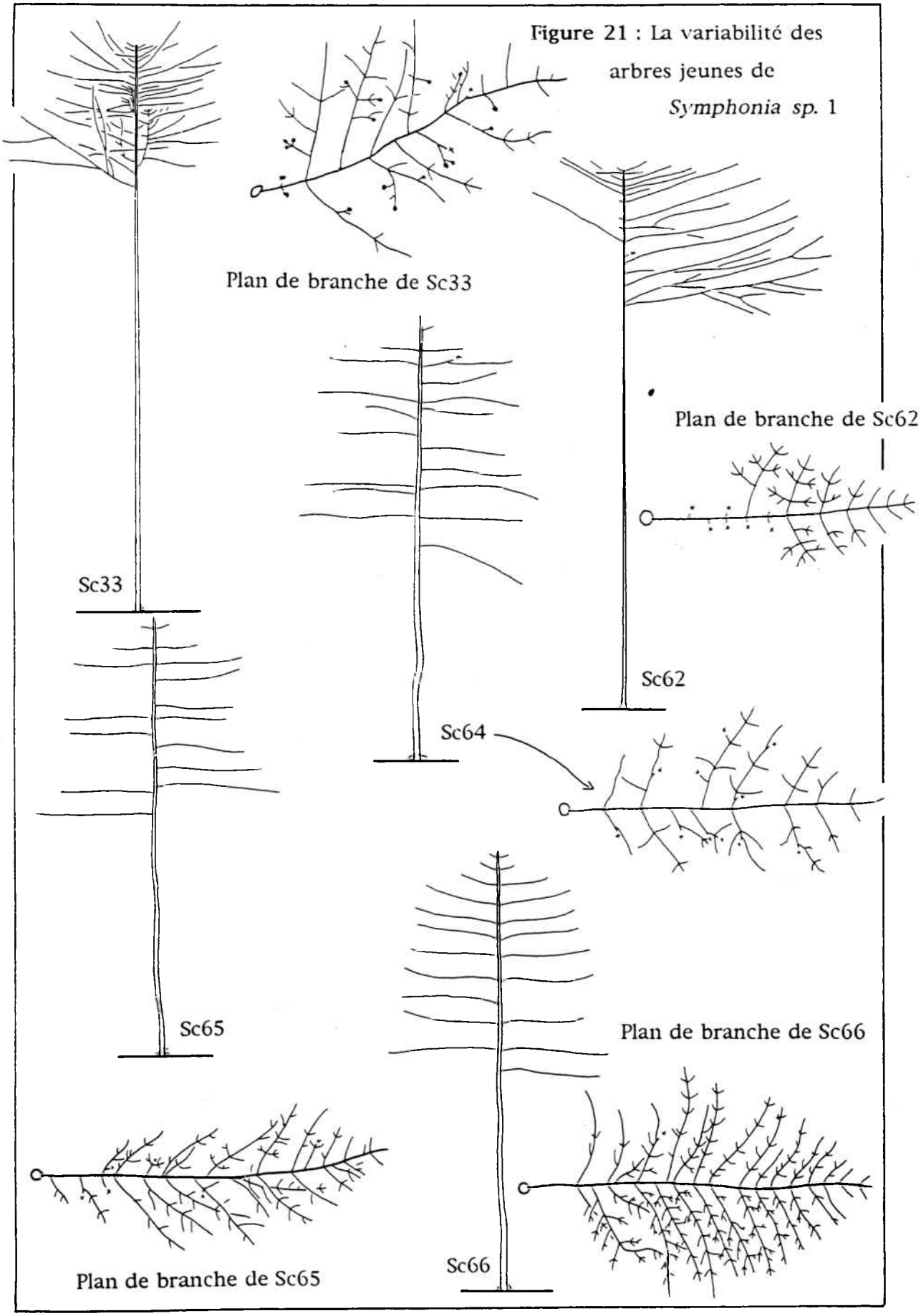


Figure 21 : La variabilité des arbres jeunes de *Symphonia sp.* 1

3. La variabilité des cimes chez *Symphonia sp.*1

Vingt-quatre individus adultes et six jeunes entre 5 et 18 mètres ont été observés. Les branches grêles, longilignes et redressées à leur extrémité, au feuillage clair, donnent une forme caractéristique à ces arbres.

3.1. La variabilité des jeunes arbres

Un petit nombre d'individus jeunes, à des stades différents, a pu être repéré. A ce stade la réitération partielle ne se produit qu'à l'occasion de morts ou cassure des axes (Figure 21).

On observe les divergences suivantes (tableaux n° 70 à 74 page290) :

* **La densité de la ramification** : La fréquence des axes latéraux, en particulier les rameaux A3, A4 et A5 est variable. Le nombre d'unités de croissance non ramifiées qui alternent avec les unités de croissance ramifiées peut être différent d'un individu à l'autre mais aussi le nombre d'axes formés à chacune d'entre elle.

* **La disposition des rameaux A3 sur les branches** : En règle générale, ils sont disposés dans la plan horizontal, de part et d'autre de la branches (Sc62, Sc64, Sc 65, Sc66). Mais dans le cas de Sc33 on remarque l'existence d'un petit nombre d'entre eux disposés au-dessus ou au-dessous du plan de branche.

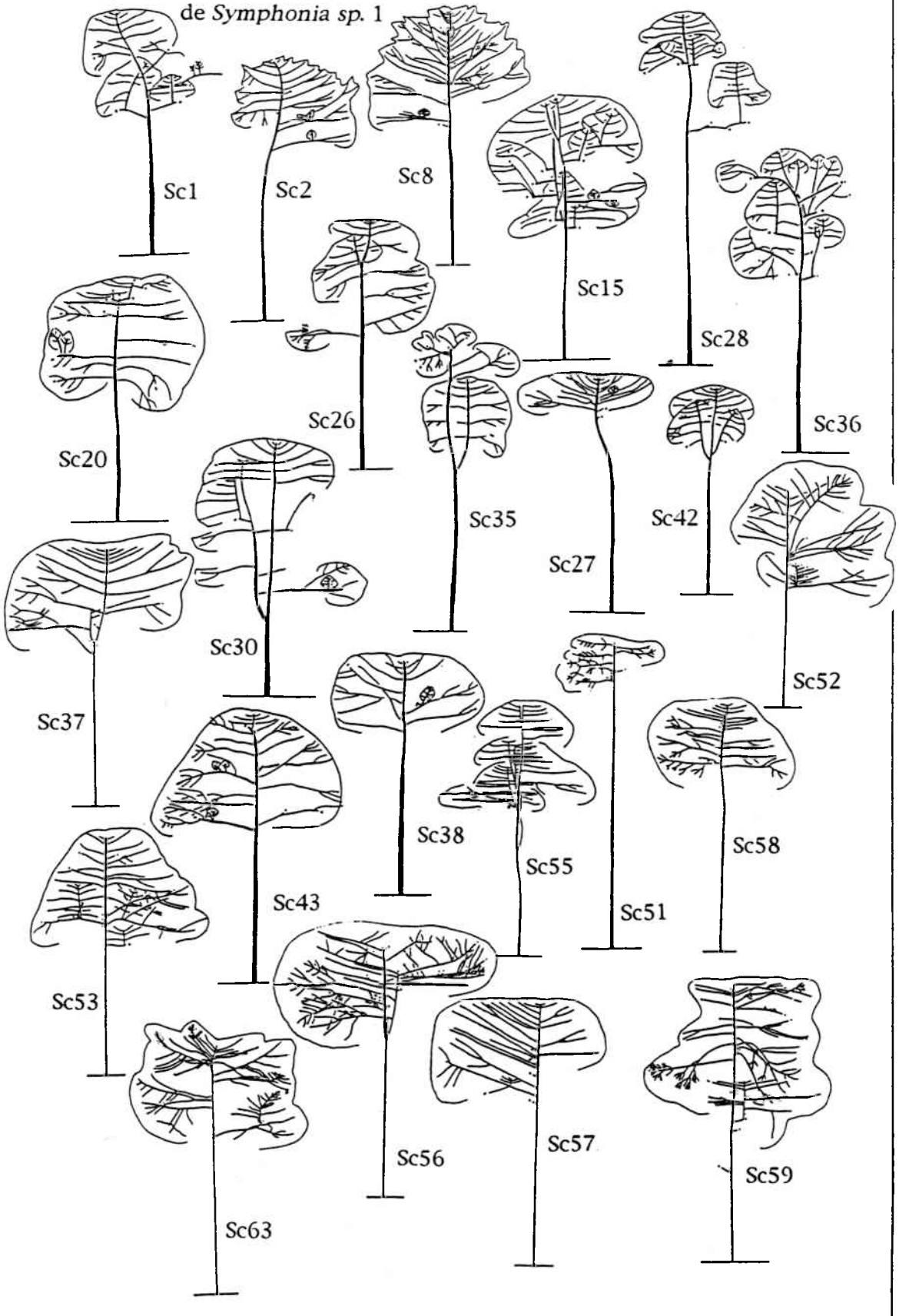
* **La fréquence des rameaux courts A5** : Cette catégorie d'axes apparaît tardivement au cours du développement de la plante. Chez certains individus comme Sc65, ils sont formés de manière très sporadique à l'inverse de ce que l'on observe chez Sc66 chez lequel ils sont davantage représentés.

3.2. La variabilité chez les arbres adultes

Par comparaison avec *Symphonia globulifera*, l'amplitude de la variabilité apparaît de prime abord comme étant plus réduite, la taille des cimes étant plus faible et la réitération totale moins exprimée. Les divergences se situent plutôt au niveau des branches elles-mêmes, plus ou moins redressées, avec une forte tendance à réitérer de façon partielle.

Un petit nombre d'individus présentent cependant des réitérats totaux, mais leurs dimensions ne sont jamais comparables à celles des grands *Symphonia globulifera.* La variabilité s'exprime par les caractères suivants (tableaux n° 75 à 100 page294 et Figure 22) :

Figure 22 : La variabilité des arbres adultes de *Symphonia sp.* 1



* **La rectitude du tronc** : Le tronc est massif, rectiligne et haut chez l'arbre Sc51, mais il peut être beaucoup plus sinueux et grêle chez des individus comme Sc26, Sc27 ou Sc55.

* **La dominance du tronc** : Dans le cas de Sc15, Sc56 ou Sc55 l'apex du tronc ayant disparu, deux relais se sont formés pour remplacer l'axe manquant, alors que le tronc a pu rester dominant et unique toute la durée de la construction de la cime dans le cas de Sc36 ou Sc51.

* **La hauteur de la cime** : Le nombre de branches présentes sur le tronc peut-être fonction de la vitesse d'élagage par rapport à la vitesse de croissance du tronc et dépend donc en partie de l'âge physiologique de la plante (Sc51 à comparer à Sc28). Ce paramètre est également à mettre en relation directe avec l'aptitude des branches à former des réitérats partiels (Sc38 à opposer à Sc56).

* **La longueur et l'orientation des branches** : C'est un caractère très variable chez cette espèce. Les branches peuvent être courtes et redressées (Sc1, Sc27), courtes et horizontales (Sc26, Sc28, Sc55), longues et redressées (Sc2, Sc8, Sc56) ou longues et pendantes (Sc20, Sc42). Leur forme générale peut également varier, de sinueuse (Sc26, Sc30, Sc38, Sc43, Sc52 ou Sc53), à droite (Sc51, Sc55, Sc57 ou Sc58) ou curviligne (Sc2, Sc8, Sc27, Sc37).

* **L'hétérogénéité des branches A2** : Les dimensions des branches et leur longévité peut être relativement homogène au sein d'une cime (Sc2, Sc8, Sc27, Sc51, Sc56 ou Sc58) ou au contraire très variable selon les capacités de chacune à réitérer partiellement ou totalement (Sc1, Sc15, Sc28, Sc36, Sc38, Sc52, ...). L'individu Sc57 représente un cas particulier où la cime est dissymétrique.

* **La forme et la disposition des rameaux A3** : Ils peuvent être longs et pendants dans le cas de Sc1, Sc15, Sc20, Sc26 ou courts et rigides chez Sc27, Sc28, Sc36, Sc56, Sc63. La ramification est régulière chez Sc36, Sc56, Sc58 et les rameaux A5 nombreux, contrairement à ce qui est observé chez Sc20, Sc26, Sc38 ou Sc59.

* **Le nombre d'ordres d'axes** : Chez certains arbres, la catégorie d'axes A5 est rare (Sc15, Sc30, Sc37, Sc42, Sc55). Chez d'autres individus au contraire cette catégorie est bien représentée et les axes A5 sont abondants (Sc2, Sc8,

Sc28, Sc36, Sc43, Sc56, Sc58). Pour l'arbre Sc27, cinq ordres sont atteints par réitération partielle d'axes A3, et pour les autres il peut y en avoir jusqu'à sept, dus à deux ordres successifs de réitération partielle de A3 (Sc20).

* **La réitération partielle** : Elle peut s'exprimer par la présence de grandes fourches peu nombreuses (Sc2, Sc20), pouvant être consécutives à des morts d'apex (Sc8, Sc15), sur des branches de longue taille. Elle peut également donner lieu à des axes plus réduits mais plus abondants, souvent disposés sur la face supérieure des branches (Sc8, Sc43, Sc56 ou Sc63). L'arbre Sc56 se singularise par le fait que la réitération partielle est systématique, sur des branches à symétrie radiale, si bien qu'une sixième catégorie d'organes peut être distinguée.

* **L'existence de réitérats totaux** : Ils peuvent être de grande taille, mais souvent, leur extrémité finit par se courber et ressembler à une branche (Sc1, Sc15, Sc20, Sc52, Sc53). Un petit nombre, au contraire, finissent par donner de réitérats comparables à ceux que l'on peut observer chez *Symphonia globulifera* (Sc28, Sc36).
Alors que chez Sc15, les plus grands réitérats totaux sont situés à la base de la cime et près du tronc, c'est la tendance contraire qui est observée pour l'arbre Sc36.

Il ressort de l'analyse de ces tableaux que trois grands types d'arbres peuvent être distingués. Un premier dans laquelle les individus sont restés proches de l'unité architecturale (Sc27 ou Sc51), un second caractérisé par des arbres à métamorphose (Sc2 et Sc56) et enfin ceux qui ont formé des réitérats totaux retardés comme chez *Symphonia globulifera* (Sc15 et Sc36).

3.2.1. Individus proches de l'unité architecturale

3.2.1.1. L'arbre sans métamorphose

L'individu Sc27 mesure environ trente mètres de hauteur.

* **Le tronc** : Il est rectiligne dans sa partie basale avec un défilement faible. Vers les deux tiers de sa hauteur, il est légèrement incurvé, puis redressé au niveau de la cime. Au niveau des branches vivantes le défilement du tronc est prononcé. Quelques gros moignons, dispersés dans la zone de courbure, témoignent de l'élagage de quelques branches qui étaient légèrement plus développées que leurs voisines. Le méristème apical, à l'origine de la formation de ce tronc, est encore vivant. Le tronc poursuit sa croissance et la

formation de nouvelles branches est possible.

* **Les branches** : Relativement peu nombreuses et groupées au sommet du tronc, elles forment une petite cime homogène. Elles sont de faible longueur, légèrement dressées à l'oblique. A l'extrémité des branches, les paires d'axes A3 sont, eux aussi, très courts, raides et ramifiés jusqu'en A4. Les entre-nœuds ne se situant pas dans une position exactement horizontale ou verticale, les paires d'axes A3 successives sont insérées en croix, juste au-dessus et au-dessous du plan horizontal. Le feuillage de cet arbre est dense, les axes sont ramifiés régulièrement que ce soit les A2 ou les A3.

* **La réitération partielle** : Les réitérats partiels A'2 sont peu abondants. Parfois, dans la partie médiane, quelques axes légèrement plus longs que des rameaux A3 se sont ramifiés jusqu'en A5. Ils correspondent à de petits réitérats partiels de faible ampleur.

* **Distinction entre les catégories d'organes** : L'arbre n'ayant que quatre types d'axes la distinction entre ces catégories est visible, mais la distinction entre réitérats partiels de petite taille et rameaux A3 de grande taille est plus délicate.

3.2.1.2. L'arbre "plus" proche de l'unité architecturale

L'individu Sc51 est un très grand arbre de plus de quarante mètres, caractérisé par l'existence d'un tronc massif, terminé par un petit bouquet de douze branches de longueur proportionnellement réduite.

* **Le tronc** : Il est rectiligne et de gros diamètre. Toutes les branches sont regroupées au sommet, et l'on peut voir la cicatrice de quelques unes d'entre elles, élaguées juste sous la cime. Le défilement du tronc est régulier jusqu'aux premières branches vivantes. La croissance en hauteur de cet arbre est achevée, son apex est mort.

* **Les branches** : Elles sont insérées selon un angle légèrement oblique, mais rapidement incurvées vers l'horizontale. Dans la moitié proximale, les axes latéraux sont élagués. Les axes A3 sont courts, insérés perpendiculairement sur les branches. Comme dans le cas de Sc27, ils sont orientés légèrement au-dessus ou au-dessous du plan horizontal. La mort de l'apex de certaines branches a favorisé la formation fourches.

* **La réitération** : Un petit réitérat total très retardé s'est formé sur la

branche la plus basale encore vivante, mais ne participe pas à la construction de la cime.
Des réitérats partiels A'2, de longueur très réduite se sont développés sur les branches. Ces réitérats sont à peine plus grands que des rameaux A3, mais leur présence augmente le nombre de catégories d'axes. Parfois aussi, il y a des réitérats partiels de A3, amenant le nombre de catégories d'organes jusqu'à sept.

* **Distinction entre les catégories d'organes** : Elle est difficile à faire entre les réitérats partiels et les rameaux.

3.2.1.3. Variante à branches pendantes

L'individu Sc20, haut de trente-cinq mètres environ, présente une architecture proche des deux arbres déjà décrits, mais ses branches sont beaucoup plus longues.
* **Le tronc** : Il est rectiligne , puis légèrement incurvé au sommet de la cime. Il a été cassé à son extrémité et deux relais se sont formés sur la dernière paire de branches.

* **Les branches** : Par rapport aux deux individus qui viennent d'être décrits, les branches A2 de cet arbre sont beaucoup plus longues, mais aussi, elles ont une orientation de croissance horizontale et leur extrémité est pendante.
Les axes A3 sont longs, pendants et peu ramifiés : l'espace entre deux rameaux A4 est grand, leur durée de vie est faible et ils sont courts. Les axes courts A5 sont rares.

* **La réitération partielle** : Les branches les plus basses ont formé des fourches après la mort de leur apex. Dans l'ensemble cependant il y a peu de réitérats A'2. Par contre certains A3 ne sont pas élagués et ont émis des axes A'3, pendants et sur certaines branches deux catégories de réitérats partiels de A3 se sont développées. Sur la majorité des branches il y a donc six ou sept catégories d'organes principalement dues aux rameaux A3 réitérés.

* **L'insertion des axes A3** : Ils sont disposés de manière très légèrement décalée par rapport au plan horizontal, puis plongent rapidement vers le sol.

3.3. La variabilité chez les arbres du présent métamorphosés

3.3.1. L'arbre métamorphosé à cime réduite

L'individu Sc2 est un grand arbre de plus de trente mètres.

* **Le tronc** : Il n'est pas très rectiligne, mais a poursuivi sa croissance jusqu'au sommet de la cime. Alors que sur la majeure partie de sa hauteur le défilement est régulier, au niveau des derniers étages de branches une forte diminution de diamètre s'est produite à deux reprises, à cause d'un arrêt de croissance prolongée ou d'une mort d'apex. Dans la cime, ainsi qu'à sa base, quelques gros moignons de branches élaguées sont apparents et regroupés en amas.

* **Les branches** : Elles sont longues et grêles. Quelques unes sont semblables à celles qui ont été décrites pour Sc20, pendantes avec de longs rameaux A3 réitérés partiellement. Mais la plupart d'entre elles sont fortement dressées vers le haut à leur extrémité. Les axes A3 sont longs, pendants, insérés dans le plan horizontal et souvent aussi sous le plan de branche mais rarement au dessus. Ils sont abondamment ramifiés en A4 et A5.

* **La réitération partielle** : Ces grandes branches ont développé quelques fourches, sans qu'il y ait eu mort de l'apex. Ces réitérats ont eux aussi fortement tendance à se dresser à leur extrémité. Sur les branches les plus importantes, deux ordres de réitérats partiels se sont formés.

* **La réitération totale** : Sur les deux branches les plus basses, deux petits réitérats totaux se sont développés. Mais observés en pleine croissance au mois d'avril 1990, ils étaient morts en décembre 1991. Ils témoignent du dépérissement de l'arbre et ne constituent pas une phase d'expansion de la cime.

3.3.2. L'arbre "plus" métamorphosé

L'individu Sc56 est un arbre de trente-cinq mètres de haut, sur le déclin : certaines branches du sommet de la cime sont mourantes. Malgré son état de sénescence prononcé, cet arbre est décrit car il constitue le seul exemple d'arbre fortement métamorphosé rencontré.

* **Le tronc** : Il est élancé et de gros diamètre, légèrement penché, mais rigide. Son extrémité a été cassée vers 25 mètres et deux axes verticaux ont

pris le relais. La cime est ainsi composée de deux parties dont l'une est plus développée que l'autre. L'apex de ces relais est mort, la croissance en hauteur de l'arbre est donc achevée.

* **Les branches** : Elles sont longues et abondamment ramifiées. Leur angle d'insertion est d'environ 45°. Certaines se sont légèrement inclinées, mais la majorité d'entre elles, et en particulier celles situées au sommet de la cime, se sont maintenues dans une position oblique.
Les rameaux A3 sont abondants, longs et régulièrement ramifiés portant jusqu'à trois ordres de ramification. Ils sont opposés décussés et donc insérés dans les deux plans, horizontaux et verticaux. Ainsi les branches A2 de cet arbre ont une structure identique à celles des troncs, bien qu'elles aient gardé une orientation horizontale.

* **La réitération partielle** : Contrairement à Sc2, cet arbre n'a pas formé de nombreuses grandes fourches. Lorsque cela s'est produit néanmoins, une mort d'apex en est à l'origine, et dans ce cas, la tendance à former de grands A3 ramifiés jusqu'à l'ordre A6 est nettement atténuée.
Une branche basale a formé des petits réitérats partiels retardés.

* **La réitération totale** : Quatre petits réitérats totaux très retardés se sont formés sur des branches A2 au sommet de la cime.

Ces deux arbres ont des physionomies proches l'une de l'autre et les différences se situent à deux niveaux :
* **La présence ou l'absence de fourches** : Sc2 est composé de grandes branches dont la tendance à se métamorphoser se traduit par l'existence de grandes fourches disséminées sur les branches. Chez Sc56, de telles fourches sont rares mais tous les axes portés par les branches A2 ont atteint un niveau de ramification semblable à celui de ces grandes fourches. La réitération partielle qui était occasionnelle dans le cas de Sc2 s'est généralisée dans le cas de cet arbre remarquable.

* **L'insertion et le degré de ramification des axes A3** : Alors qu'ils sont longs, pendants et insérés le plus souvent dans le plan horizontal dans le cas de l'individu Sc2, les A3 sont plus rigides et érigés dans les quatre directions autour de la branche porteuse, car ils sont opposés décussés. De plus, alors que l'ordre ultime de ramification est de cinq dans le cas de l'arbre "moins", six ordres d'axes se sont régulièrement formés chez Sc56. Cet

individu a donc effectué une métamorphose plus prononcée.

3.4 Individus réitérés totalement

Trois individus appartenant à l'espèce *Symphonia sp.*1 ont formé des réitérats totaux, leur physionomie ressemblant alors à celle de *Symphonia globulifera.*

3.4.1. La description de l'arbre "moins"

L'arbre Sc15, haut d'une trentaine de mètres, en est un exemple.

* **Le tronc** : Il est long et rectiligne jusqu'à la base de la cime. La mort de son apex à ce niveau est à l'origine de l'existence d'une fourche. L'extrémité de l'une des deux fourches a disparu au cours des observations, alors que l'autre a poursuivi sa croissance en hauteur.

* **Les branches** : Elles sont hétérogènes. Sous la fourche, cinq grandes branches sont en grande partie élaguées.
Les branches basales de la fourche ont perdu leur partie apicale et portent chacune un réitérat total.
Celles du sommet, légèrement obliques, ont émis de longs A3 pendants, ramifiés de manière irrégulière et dans le plan horizontal. Les axes d'ordre ultime A5 sont peu nombreux.

* **La réitération retardée** : Cet individu est capable de former des réitérats retardés. Certains sont des réitérats totaux, mais il existe aussi des branches qui avaient au départ une direction de croissance verticale et qui finissent par acquérir une orientation horizontale. Ces axes sont cependant ramifiés jusqu'à l'ordre cinq. Plus les réitérats sont éloignés du tronc et plus rapidement ils se sont affaissés à l'horizontale. Par contre la réitération partielle immédiate est rare.

3.4.2. La description de l'arbre "plus"

L'individu Sc36 est un très grand arbre réitéré, haut de trente-cinq mètres environ.

* **Le tronc** : Il est massif à la base et légèrement sinueux. Il est resté dominant jusqu'au sommet de la cime et son apex a fini par mourir.

* **Les branches** : Les branches situées à la base de la cime sont en grande partie élaguées et certaines portent des réitérats totaux. Il subsiste encore quelques branches A2 dans le haut de l'arbre, qui sont encore vivantes. Ces

branches sont horizontales et ne se redressent pas à leur extrémité.
Les axes A3 sont raides, situés dans le plan horizontal et contribuent à la formation de grands plateaux assimilateurs. Ils sont ramifiés abondamment en A4 et les A5 sont fréquents.

* **La réitération partielle** : Elle est assez abondante en extrémité de branches et peut s'être développée à la suite de la mort de l'apex de la branche. Une des branches élaguées porte un réitérat partiel retardé à la place où se situe des réitérats totaux sur les autres branches. Une autre porte à la fois un réitérat total et des réitérats partiels très redressés.

* **La réitération totale** : Plusieurs réitérats totaux se sont formés sur des branches dont l'extrémité a disparu. L'un d'entre eux, formé de manière très retardée possède un axe A'1 rectiligne et de nombreuses branches A2. Les autres ont un axe principal plus sinueux ou penché avec un faible nombre de branches. L'un d'entre eux a une forme incurvée et a terminé son développement à l'horizontale.

Virola surinamensis Warb. MYRISTICACEAE

Yayamadou marécage

1. Présentation générale de l'espèce

L'aire de répartition de *Virola surinamensis* s'étend depuis le bassin amazonien jusqu'en Amérique centrale et aux Antilles (Sabatier et Prévost 1989). Cette espèce est fréquente en Guyane dans les bas-fonds, les savanes inondables et au bord des cours d'eau, souvent associée avec *Symphonia globulifera* (Thiel 1984). Les arbres, dépassant fréquemment quarante mètres de haut, sont caractérisés par une cime en portemanteau et des contreforts remontant très haut sur le tronc. L'écorce est grise à brun rouge, lisse ou craquelée. Les feuilles sont simples, oblongues, vert glauque face inférieure, luisantes et vert foncé face supérieure. Elles sont alternes spiralées sur le tronc, alterne distiques sur les axes latéraux (Polak, 1992). Cette espèce est dioïque et les inflorescences, de couleur jaune, se situent sur les rameaux en croissance, en position latérale. Des arbres en cours de floraison peuvent être observés pratiquement tout au long de l'année sur la piste de St-Elie. Cependant la fructification a lieu uniquement en Février-Mars (Loubry, 1994) et donne naissance à des fruits ressemblant à des fruits de muscadier, de petite taille.

2. Le développement architectural de *Virola surinamensis*

Étudiée et décrite par Edelin (1987), l'architecture de cette espèce sera résumée en quatre stades de développement. Avec une unité architecturale ramifiée jusqu'à l'ordre trois, *Virola surinamensis* se développe conformément au modèle de Massart.

2.1. La structure de l'unité architecturale

L'unité architecturale est atteinte chez une jeune plante de cinq à dix mètres de haut (Figure 23a). Le tronc est orthotrope et monopodial, à phyllotaxie alterne spiralée, à croissance et ramification rythmiques. Il est constitué par la succession d'unités de croissance chacune portant des feuilles assimilatrices de taille croissante. La dernière formée se termine par une petite rosette de feuilles qui protègent le bourgeon terminal au repos et

Tableau 8 : Récapitulation de l'unité architecturale chez *Virola surinamensis*

		A1	A2	A3
Structure	_____	Monopodial	Monopodial	Monopodial
Croissance laire	Modalité	Rythmique	Rythmique	Rythmique
	Direction Iaire	Orthotrope	Plagiotrope	Plagiotrope
	Direction IIaire	Verticale	Horizontale	Horizontale
	Durée de vie ou longueur	Indéfinie	Longue	Brève
	Symétrie	Radiale	Bilatérale	Bilatérale
Structure des UC	Marqueur des arrêts de croissance	Rosettes de feuilles, puis présence des branches	Présence de 1 ou 2 feuilles de taille réduite	Présence de feuilles de taille réduite
	Types d'UC	Ramifiée	Simple	Simple
Ramification	Modalité	Rythmique	Rythmique	Non ramifié
	Chronologie	Immédiate	Retardée	_____
	Localisation	Acrotonie	Acrotonie	_____
	Angle d'insertion des axes latéraux	_____	± 90° par rapport au tronc	Perpendiculaire à la branche
Feuilles	Phyllotaxie	Alterne spiralée (2/5)	Alterne distique	Alterne distique
	Forme	Oblongue	Oblongue	Oblongue
	Aisselle	1 bourgeon latent	1 bourgeon latent	1 bourgeon latent
Floraison	Modalité	Stérile	Stérile	Fertile
	Localisation	_____	_____	Latérale

tombent rapidement dès la reprise de croissance. Un bourgeon latent, à potentialité orthotrope, est situé à l'aisselle des feuilles. Les quatre à six branches sont axillées par les feuilles les plus grandes.

Les axes A2 (Figure 23b) disposées en étages sont plagiotropes en position sub-terminale sur les unités de croissance et ont un développement immédiat. Comme le tronc, ils ont une croissance et une ramification rythmiques. Les feuilles alternes distiques, axillent un unique bourgeon latent. Ces branches, à symétrie bilatérale, sont ramifiées.

Les rameaux A3, à phyllotaxie alterne distique, sont plagiotropes. La croissance est rythmique et le développement retardé. Ils se situent dans la partie sub-terminale des unités de croissance et portent les inflorescences mâles ou femelles selon les individus.

2.3. L'arbre réitéré partiellement

Pour construire sa cime, le jeune arbre va répéter cette unité architecturale, d'abord sous forme partielle à l'extrémité des branches A2.

Chez le jeune arbre de plus de dix mètres (Figure 23c), le tronc a conservé ses caractéristiques et le sommet de la cime est conforme à ce qui a été décrit précédemment.

Cependant les branches basses sont plus longues, et présentent une structure un peu différente. Elles ont toujours un développement monopodial et sont ramifiées jusqu'à l'ordre 3. Mais leur apex est mort et deux bourgeons sous-apicaux se sont développés. Chacun est à l'origine d'un axe plagiotrope distique, à croissance et ramification rythmiques, portant des rameaux A3 à développement retardé. Ces rameaux sont monopodiaux, plagiotropes et situés en position acrotone.

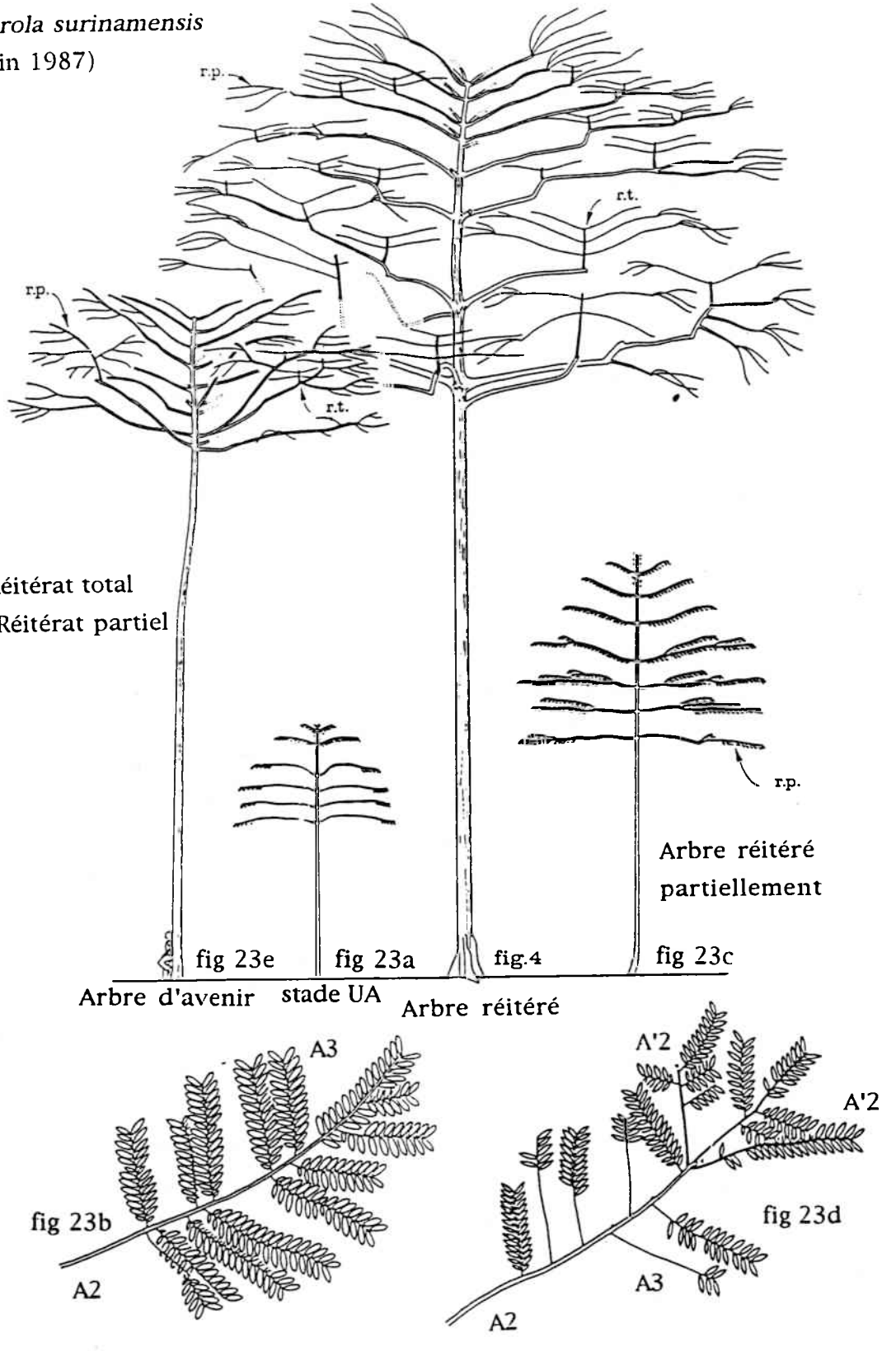
En conséquence ces branches ont formé une fourche dont chaque élément possède une architecture comparable à celle des branches A2 qui les porte ; ce sont des réitérats partiels (Figure 23d).

Les fourches peuvent être simples, c'est à dire formées de deux réitérats partiels situés dans le plan horizontal. Elles sont parfois multiples. La formation des fourches multiples est un événement qui se produit dans le temps : les différents axes sont apparus les uns après les autres. Les relais de second ordre se sont développés à partir de bourgeons latents situés à la base des axes de la vague de réitération précédente. Ils ont alors des dimensions, des orientations différentes et adoptent une disposition en éventail permettant une bonne exploitation du milieu.

La mort de l'apex des branches A2 se fait, par contre, de manière très coordonnée au sein d'un même étage de branches. Mais elle peut intervenir à des moments très variés d'un étage à l'autre. Chaque verticille de branches a ainsi un développement ou un devenir indépendant de celui de ses voisins.

Tous les rameaux A3 d'une même branche ne sont pas parvenus, eux non plus, au même stade de développement. Certains sont déjà formés de plusieurs unités de croissance, alors que d'autres, répartis çà et là, ont seulement émis quelques feuilles. La branche A2 porte alors des rameaux A3 formés de manière séquentielle ainsi que des rameaux A3 surnuméraires apparus plus tardivement en position intercalaire, complétant des parties de branches qui en étaient dépourvues.

Figure 23 : Le développement architectural de *Virola surinamensis* (Edelin 1987)



2.4. L'arbre d'avenir

A ce stade, le tronc et les branches sommitales, à différents stades de ramification selon leur position, possèdent les caractéristiques décrites au paragraphe précédent (Figure 23e). Les branches du dernier verticille ne sont pas ramifiées, celles de l'étage juste inférieur portent des rameaux et, plus bas, elles ont formé des fourches. Celles situées encore plus bas dans la cime ont poursuivi leur développement et les axes constituant les fourches multiples sont plus longs et se sont ramifiés. Leur apex est mort, et des fourches correspondant à des réitérats partiels se sont formées dans la zone sous-apicale, reproduisant le phénomène.

Les rameaux A3 portés par les branches A2 sont élagués et la plupart d'entre eux sont situés sur les axes A'2 et A"2 constituant les fourches. Certains d'entre eux sont ramifiés et portent des axes ayant exactement la même structure et la même fonction que les rameaux A3.

Sur certaines branches on peut observer à la base des fourches, des petits rejets ramifiés, dont l'axe principal est orthotrope et caractérisé par une croissance et une ramification rythmiques. Les branches plagiotropes qu'il a mises en place sont regroupées en fin d'unité de croissance constituant des étages. Celles des étages apicaux portent des rameaux A3, les plus basales présentent des réitérats partiels à l'origine de fourches. Ces rejets ont donc la même structure que les jeunes individus avec des dimensions plus réduites : ce sont des réitérats totaux.

Les branches portant un réitérat total sont divisées en deux parties. L'une, proximale, située entre le tronc et la base du réitérat, permet son soutien et son alimentation ; elle possède de ce fait un fort diamètre. Comparativement, la deuxième partie de la branche, située au-delà du réitérat total, a subi un fort ralentissement dans son développement et son extrémité est mourante. Certaines sont déjà cassées juste au-dessus du point d'insertion du réitérat. Celui-ci se trouve alors dressé à l'extrémité d'une portion de branche plagiotrope, dont le diamètre est considérablement plus important que celui des branches qui n'en portent pas. La durée de vie de ces branches réitérées est alors considérablement augmentée et elles sont devenues persistantes.

Ce type particulier de réitération totale, avec formation d'un rejet orthotrope ramifié, porté sur une branche plagiotrope en grande partie élaguée, donne à la plante sa forme caractéristique en portemanteau. Cette forme symétrique et typique du *Virola surinamensis* est renforcée par le fait que la plupart des

branches d'un étage sont concernées par la réitération totale. Cependant, tous les étages de branches ne sont pas capables de former des réitérats durables et l'arbre est formé par une alternance de verticilles avec réitérats totaux séparés par des longues portions de tronc correspondant aux étages de branches élaguées.

2.5. L'arbre du présent

Le tronc d'un arbre du présent (Figure 23f) a cessé sa croissance en hauteur. La cime est constituée de quelques étages de branches A2 qui portent des réitérats totaux, en alternance avec des zones où les verticilles ont totalement disparus. Les réitérats totaux ont atteint des dimensions supérieures à ceux de l'arbre d'avenir. La plupart du temps cependant les axes A'1 ont une faible hauteur car leurs inter-étages sont courts ou peu nombreux. En revanche, leurs branches plagiotropes ont proportionnellement acquis une grande envergure : leur croissance a été favorisée par rapport à celle de l'axe principal. Elles ont une structure comparable à celle des branches du jeune arbre ; elles ont formé des fourches, le plus souvent simples.

Sur quelques unes d'entre elles, s'est constitué un deuxième ordre de réitérats totaux, peu nombreux, situés le plus souvent sur une ou deux branches des premiers étages formés par le réitérat de premier ordre. Leur développement a également entraîné la disparition de la partie apicale de la branche porteuse. Chez certains individus, il existe ainsi plusieurs ordres de réitérats totaux de dimensions décroissantes.

3. Étude de la variabilité architecturale de *Virola surinamensis*

Vingt individus ont été dessinés parmi lesquels quatre arbres jeunes de moins de vingt-cinq mètres, six pour lesquels la cime n'était pas encore parvenue à son expansion totale, et onze adultes.

Virola surinamensis étant inféodé aux milieux hydromorphes, tous les individus observés se trouvaient dans des bas-fonds forestiers.

3.1. Description de la variabilité des jeunes individus

Chez ces jeunes arbres la détermination du sexe n'a pu être réalisée faute d'observer les inflorescences.

A ce stade les principaux caractères morphologiques soumis à variabilité sont

(tableaux n° 101 à 104 page 308 et Figure 24) :

* **La dominance du tronc sur les branches** : Elle se traduit principalement au niveau de la proportion entre la longueur des dernières branches émises et celle du tronc. Dans le cas de V24, il s'est produit un long arrêt dans la formation du tronc, alors que les branches sous-jacentes ont poursuivi leur développement. De plus, à la reprise de croissance, deux axes principaux ont été mis en place. Dans le cas des arbres V19 ou V20 par contre, la dominance du tronc est encore efficace sur les dernières formations latérales.

La prééminence du tronc sur les branches plagiotropes, s'exprime également par des désynchronismes plus ou moins prononcés :

- de l'allongement des unités de croissance du tronc et des branches,
- par l'apparition de la réitération partielle ou totale
- par des différences de diamètre et de longueur entre axe porteur et axes émis.

* **La croissance secondaire** : Elle induit la forme des axes. Chez l'individu V24 le tronc est légèrement courbé et de faible diamètre, alors qu'il est parfaitement rectiligne et de diamètre plus important chez les trois autres arbres.

De même les branches de l'arbre V24 sont sinueuses, horizontales ou parfois pendantes et de faible diamètre. A l'inverse elles sont rigides, obliques et ont un diamètre plus important chez les individus V19, V20 ou V21.

La forme sinueuse ou rectiligne des axes A2, peut également être induite par une orientation variable du bourgeon terminal au cours de l'allongement de l'unité de croissance. Dressé après un arrêt de son fonctionnement, il s'épuise rapidement et acquiert une orientation horizontale en fin de croissance. Ce phénomène se répétant à chaque vague de croissance induit une forme sinueuse de la branche. Une croissance plus homogène et plus régulière, avec des arrêts de croissance de durée plus brève, entraîne la formation de branches plus droites. On observe peu de rameaux A3 retardés chez l'arbre V19, la mort des A3 entraîne leur élagage, puis la mort de la branche. Cet arbre montre une dominance et une corrélation plus strictes entre les différentes catégories d'axes.

L'ensemble des branches de V19 se développe de manière coordonnée avec un fonctionnement cambial actif, ce qui n'est pas le cas de l'individu V24.

* **Le nombre maximum de branches par étage** : Il varie de 4 pour les arbres V20, V21 et V24 à six pour l'individu V19.

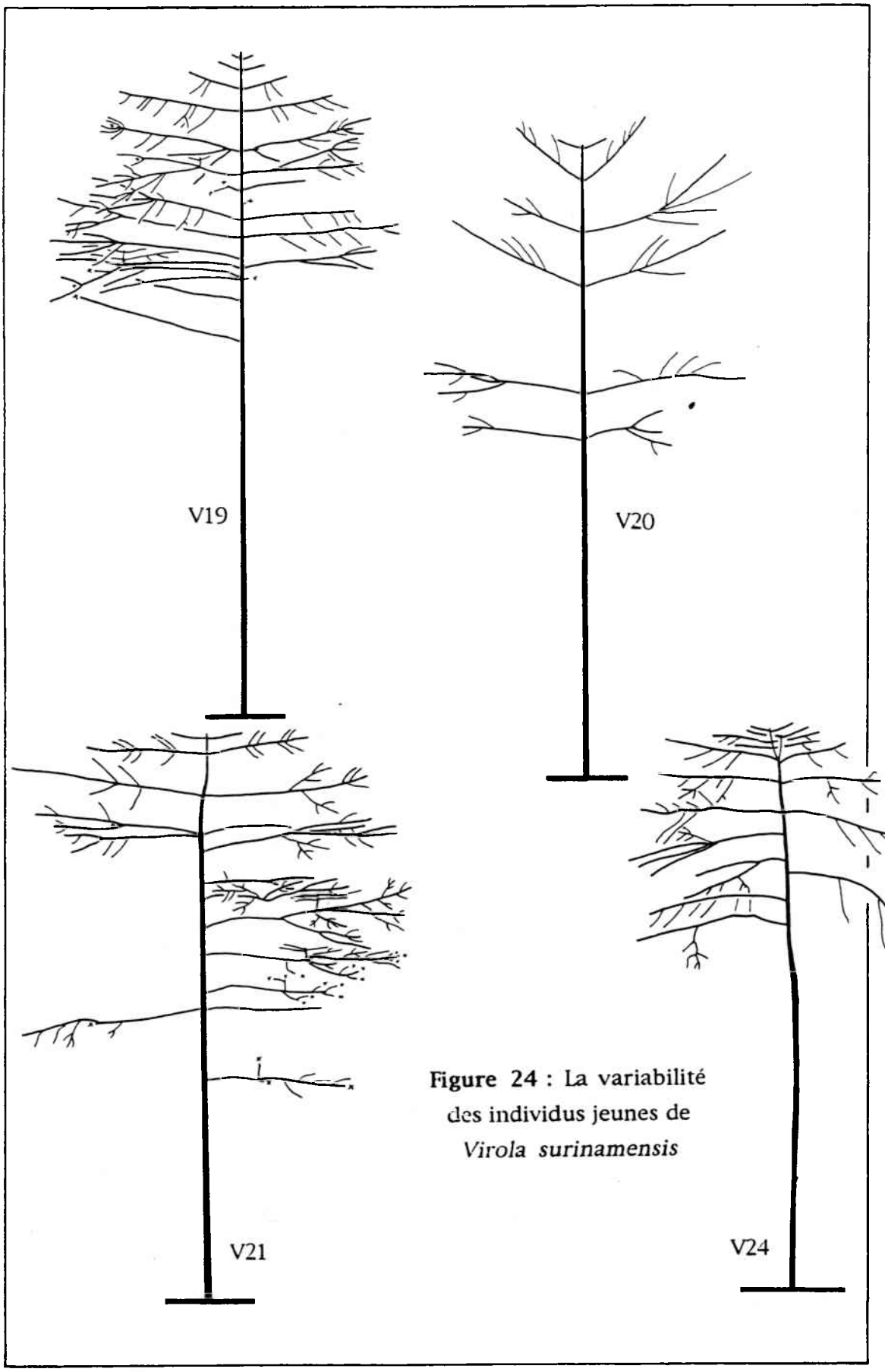


Figure 24 : La variabilité des individus jeunes de *Virola surinamensis*

* **La ramification des branches** : Les branches sont pauvres en axes A3 et en réitérats partiels chez les arbres V21 et V24.
Chez les arbres V19 et V20, les unités de croissance sont plus ramifiées et les branches sont plus feuillées que celles des individus V21 ou V24. De même les dimensions et la structure des rameaux sont plus homogènes chez ces derniers.

* **La réitération partielle** : Chez l'individu V20 la réitération partielle est encore peu exprimée par une seule fourche multiple. Chez l'arbre V19, deux ordres de petits réitérats partiels ont pu se former, parfois sous forme de fourches multiples. Dans le cas de V21, il y a parfois trois ordres successifs. La réitération partielle est rare chez l'individu V24 et s'exprime par des ordres successifs de rameaux A'3 en cascade sur quelques branches basales non élaguées.

* **La présence de la réitération totale** : Bien qu'encore peu exprimée à ce stade, la réitération totale se manifeste différemment chez les quatre arbres. Dans le cas de l'individu V19, un seul petit réitérat s'est formé. Il y en a quatre chez l'arbre V21, certains étant mourants. La réitération totale est absente chez les individus V 20 et V24.

* **Les rides d'insertion** : Elles sont peu visibles chez V19 et V20, plus marquées chez les deux autres arbres.

* **La cicatrisation après élagage** : Elle est bonne à moyenne selon les arbres.

Les deux arbres extrêmes qui ressortent de ce tableau vont être décrits, V24 et V19.

3.1.1. La description de l'arbre "moins"

L'individu V24 est un arbre de vingt mètres de hauteur environ. Cet individu donne une impression de grande hétérogénéité qui se traduit à plusieurs niveaux.

* **Le tronc** est légèrement penché et se termine par une fourche dont chaque élément porte deux étages de branches. Les plus basses sont ramifiées en rameaux A3, les sommitales ne sont pas encore ramifiées.

* **Les branches** : Au dessous de la fourche, tous les verticilles successifs ont été conservés mais avec un faible nombre de branches par étage : quatre pour les plus élevés et une seule pour les plus bas, les autres ayant été élaguées. Les branches sont parfois sinueuses et les plus vieilles sont pendantes. Deux seulement ont réitéré partiellement, et en règle générale, elles sont peu ramifiées. Les rameaux A3 sont peu nombreux et donc espacés, de petit diamètre et de longueur hétérogène. Ils sont soit longs et pendants soit dressés et courts. Sur l'avant-dernier grand étage de branches, des rameaux surnuméraires se sont parfois mis en place sur les A2, et sur les A3 eux mêmes, accentuant cet aspect d'hétérogénéité.

* **La croissance en diamètre** : Que ce soit les branches ou les rameaux, les diamètres des axes sont homogènes, faibles proportionnellement à leur longueur. Les branches paraissennt grèles.

* **La réitération totale** : Aucun réitérat total ne s'est formé sur cet individu.

3.1.2. La description d'un arbre "plus"

La forme pyramidale de l'individu V19, haut d'une vingtaine de mètres, évoque celle d'un sapin. Cet arbre est constitué d'axes rectilignes et son sommet laisse voir un tronc unique, en croissance active, surmontant deux petits étages de branches. La croissance du tronc est donc privilégiée par rapport à celle des branches.

* **Les branches** sont rectilignes, insérées avec un angle légèrement plus faible que la perpendiculaire, et conservent une orientation oblique. On dénombre jusqu'à six branches par étage, toutes de diamètre équivalent, et petit par rapport à celui du tronc.

Les branches A2 du sommet de l'arbre sont encore de petite taille, en phase de croissance non réitérative. Les deux derniers étages sont constitués de branches non ramifiées, et les deux précédents portent des axes A3.

Dans les étages inférieurs, certaines branches sont mourantes, d'autres déjà élaguées. Ayant une structure homogène, l'élagage se produit grosso modo dans l'ordre d'apparition des étages. Il ne reste pas de branches isolées. Entre les deux groupes, elles ont toutes formé des réitérats partiels, avec parfois des fourches multiples. Certaines sont constituées de deux ordres successifs de réitération partielle.

* **Les rameaux** sont de taille homogène, raides et orientés dans le plan horizontal. Ils ont une courte durée de vie. Quelques uns se sont ramifiés et portent de rares A4. A l'élagage ils laissent des cicatrices de petit diamètre par rapport à celui de la branche porteuse, peu visibles car masquées au cours de la croissance secondaire.

* **La réitération** : Cet individu a formé deux petits réitérats totaux. Celui apparu dans la partie basale de la cime est constitué de deux étages de branches. Les apex des branches du premier verticille sont morts et un ordre de réitération partielle a été mis en place alors que celles du deuxième ne sont pas encore ramifiées. Une période d'attente dans la croissance de l'axe principal sépare donc l'émission de ces deux étages de branches. Le deuxième réitérat total, situé plus haut dans la cime, est encore très petit, constitué d'un seul étage de branches non ramifiées.

3.2. Étude de la variabilité chez les arbres d'avenir

Les arbres étudiés ont en moyenne 25 à 30 mètres et, à ce stade, la réitération partielle et la réitération totale sont bien exprimées. Ces arbres ont tous encore un tronc en croissance, ce qui les distingue des arbres adultes. Les caractères suivants diffèrent entre les individus (tableaux n° 105 à 110 page310 et Figure 25) :

* **La croissance du tronc** est continue, avec un défilement faible et régulier chez les arbres V1, V14 ; elle peut-être intermittente car interrompue par de longs arrêts de croissance chez l'individu V16. Des fourches se sont formées chez V3, V11 ou V22 à différentes hauteurs dans la cime.

* **La taille des branches** : Chez l'arbre V14, elles sont toutes courtes, et réitérées totalement selon leur position dans la cime, sinon elles meurent et s'élaguent rapidement. Dans le cas de l'arbre V11 elles sont particulièrement longues. Les branches de V1, V3 ou V22 constituent des cas intermédiaires. Les branches de l'individu V16 sont de dimensions très hétérogènes au sein d'un même verticille, car elles se situent à divers degrés de développement : certaines portent des réitérats totaux, d'autres pas.

* **L'orientation et la forme des branches** : Dans le cas de V1, V14 ou V16, elles sont horizontales et raccourcies après l'élagage de la partie distale,

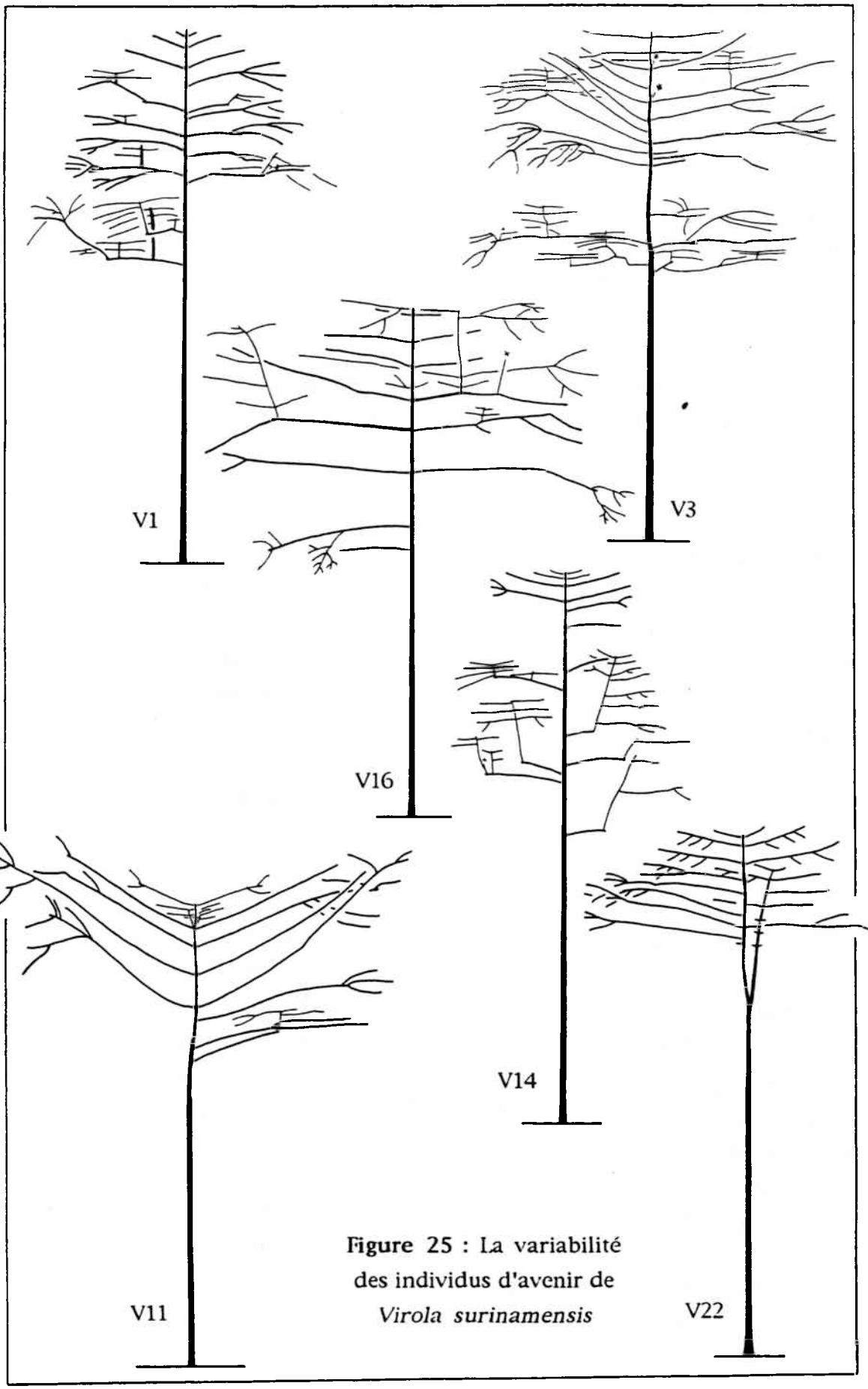


Figure 25 : La variabilité des individus d'avenir de *Virola surinamensis*

dans le cas où un réitérat total a pris naissance. Elles acquièrent alors un gros diamètre. Les autres meurent peu à peu, d'autant plus vite qu'elles ont des fourches peu nombreuses et peu développées.
Celles, très longues, de V11 ont une orientation oblique avec des angles d'insertion plus fermés que la moyenne des arbres de cette espèce. Plusieurs possibilités qui ne s'excluent pas peuvent expliquer les dimensions des branches. D'abord elles ont pu être formées par de grandes unités de croissance, ou bien, à la mort des apex, la formation de la branche a pu être relayée par un axe unique (sympode monochasial). Mais surtout, l'absence des réitérats totaux implique que leur extrémité ne s'est pas élaguée et a poursuivi son développement.
Les autres arbres constituent des cas intermédiaires, notamment V3, chez lequel les branches sont plus ou moins redressées.

* **La réitération totale** est également variable, puisque dans certains cas elle est très abondante (V1, V14, V16) avec parfois plusieurs ordres, ou bien présente mais avec des réitérats totaux de petite taille (V3, V22), ou absente sur les grands axes obliques de l'individu V11.

* **Le nombre et la taille des réitérats totaux** : Peu d'étages de branches ont été conservés chez l'arbre V16, car un faible nombre de branches ont réitéré totalement. Les dimensions des réitérats chez cet individu sont également très variées, et le développement du plus grand correspond à une période de long arrêt de croissance du tronc.
Dans le cas de V14, les réitérats totaux sont plus nombreux et tous de grande taille.
Les autres arbres sont des cas intermédiaires.

* **Distinction entre les catégories d'organes** : Une autre différence marquante entre ces individus, consiste en la plus ou moins grande individualisation des catégories d'organes. Les différences morphologiques entre les catégories d'axes sont bien exprimées chez V14, où les trois types d'axes sont faciles à distinguer les uns des autres, par leur longueur, leur diamètre relativement à celui de l'axe porteur et leur angle d'insertion. Ceci est plus délicat pour V11 où les grands rameaux A3 ne sont guère différents des réitérats partiels de branches A2.

D'après l'analyse de ces tableaux (page 310) trois arbres se distinguent. Deux arbres mâles (V11 et V16), encore jeunes comme en témoignent la texture

lisse et la couleur grisâtre et peu tachetée de leur écorce, ont été choisis, ainsi qu'un arbre femelle (V14) légèrement plus âgé.

Deux d'entre eux (V14 et V16) représentent les individus proches de ce qui a été décrit pour le développement architectural de cette espèce, alors que l'arbre V11 fait parti du groupe d'arbres ayant une silhouette particulière, pratiquement exempte de réitérats totaux.

3.2.1. Cas de l'arbre "moins" réitéré totalement

Il s'agit de l'individu V16, d'une hauteur de trente mètres environ et observé sur une période de six mois. Sa cime peut être divisée en deux parties : une ancienne constituée de cinq étages de grandes branches, et une très récente portant quatre étages de branches de faibles dimensions, en début de développement.

* **Le tronc** : Il est globalement rectiligne, avec un faible défilement jusqu'au cinquième étage de branches en place. Vers la moitié de sa hauteur on peut observer un léger coude, et au dessus du cinquième verticille, une diminution notable de son diamètre traduisant un arrêt de croissance très prolongé. L'extrémité du tronc est donc constituée d'une partie beaucoup plus récente, à croissance très active aussi bien en hauteur qu'en diamètre.

* **Les branches A2** : Elles sont horizontales, avec un angle d'insertion proche de 90° par rapport au tronc. Leur taille est assez variable au niveau d'un même étage.

Sur les deux étages les plus bas, il ne reste plus qu'une seule branche, de petit diamètre. Toutes les deux sont réitérées partiellement, et portent un petit réitérat total peu développé dont la totalité des axes sont morts.

Il y a un étage dont les branches sont toutes élaguées de part et d'autre du troisième verticille. Celui-ci est composé de quatre branches dont une est déjà tombée, deux sont réitérées partiellement au bout d'une longue partie monochasiale et la dernière porte un petit réitérat total dont toutes les extrémités sont mortes.

Les deux derniers étages sont également hétérogènes au niveau de la composition de leurs branches, puisque les diamètres varient du simple au triple. L'avant-dernier est composé de cinq branches, dont deux sont beaucoup plus grosses ; l'une est réitérée partiellement, l'autre porte un grand réitérat total. Les trois autres, de petit diamètre, sont mourantes. Les trois branches de l'étage situé juste sous le long arrêt du tronc, sont de tailles différentes ; deux d'entre elles ont réitéré partiellement, la troisième a émis

un très grand réitérat de sept étages de branches. Cette branche est la plus grosse de l'arbre. A la première observation, en Mars 92, ce réitérat dépassait de beaucoup en hauteur et en diamètre la partie terminale et récente du tronc situé à la même hauteur, mais celui-ci a rattrapé le retard si bien qu'en décembre 92 les hauteurs et diamètres des deux axes A1 étaient équivalents.

* **Les rameaux A3** : Dans la partie sommitale de la cime, ces axes sont de petite taille, raides et disposés dans le plan horizontal. Leur angle d'insertion sur la branche A2 est de l'ordre de 80°.
Ils sont de taille très différente et donc faciles à distinguer des branches A2 qui les portent.

3.2.2. La description de l'arbre "plus" réitéré totalement

L'individu V14 est un très bel arbre d'environ trente mètres de hauteur, au feuillage dense. Cet individu est probablement de sexe mâle, mais cela n'a pu être confirmé.
* **Le tronc** : Le tronc est parfaitement rectiligne, avec un défilement régulier et faible sur toute sa hauteur. Encore en phase de développement actif, l'extrémité du tronc de cet individu exerce une dominance prononcée sur les axes latéraux qu'il met en place.
La cime est haute, constituée de seize étages de branches vivantes, disposés assez irrégulièrement le long du tronc. Dans la plupart des cas, seule une branche a été conservée dans chacun des verticilles basaux.

* **Les branches A2** de cet arbre sont courtes, rectilignes et légèrement obliques. La réitération partielle est faiblement exprimée.
Quatre étages de branches A2 courtes et légèrement obliques, ramifiées en A3, constituent le sommet de la cime.
La base de la cime est formée par des branches A2 de faible longueur, portant de grands réitérats totaux. Dans la plupart des cas, la partie des axes A2 située au-delà des réitérats est déjà tombée. Sinon elle se termine par une fourche multiple de taille réduite et dont les axes sont pendants.
Entre les deux, on peut noter la présence de branches A2 en train de mourir avant d'avoir formé des réitérats totaux, ou encore, certaines en phase de réitération partielle. L'une d'entre elles a formé un tout jeune réitérat total.

* **Les réitérats totaux** sont tous de très grande hauteur, avec de nombreux étages de branches, séparés par de longs inter-étages.
Les branches des étages basaux sont le plus souvent élagués. Les branches A2

sont, elles aussi, courtes et la réitération partielle peu exprimée.
La présence de deux réitérats totaux sur la même branche est possible chez cet arbre. De plus, le réitérat le plus basal a formé un deuxième ordre de réitération totale.

* **Les rameaux A3** sont longs, rigides sur les branches du sommet. Ils sont encore plus longs mais grêles et faiblement ramifiés sur les branches des réitérats totaux et partiels. Il n'y a quasiment pas d'axes A'3 retardés.

3.2.3. L'arbre d'avenir à grandes branches obliques

Un seul individu d'avenir (V11) a été rencontré dans cette catégorie. Il s'agit d'un arbre mâle de trente mètres de hauteur.
* **Le tronc** est rectiligne dans la majeure partie de sa hauteur et présente à la base de la cime une légère sinuosité. A son extrémité il a formé une fourche à trois brins inégaux et de faible hauteur. Le plus petit des trois possède des A2 florifères, une branche morte, et il est peu feuillé ; son avenir est compromis. Le plus grand a formé un étage de branches obliques et dressées dont l'apex est mort. Ces axes sont réitérés partiellement.

* **Les branches A2** sont caractérisées par une grande rectitude, une direction de croissance oblique et l'absence de fourches et de réitérats totaux. Outre les branches des petits réitérats du sommet de la cime, deux groupes de branches peuvent être distingués. Les trois étages basaux ne conservent plus qu'une branche chacun. La plus basse se termine par un petit réitérat total ayant cessé sa croissance en hauteur, et portant de petites branches A2. La suivante est la seule de l'arbre à avoir formé une grande fourche. Quant à la troisième, elle est rectiligne avec de grands rameaux A3 et se terminant par une fourche multiple dont les brins sont de faibles dimensions, peu différentes des rameaux A3.
Le deuxième groupe se répartit sur quatre étages successifs, composés de quatre ou cinq branches. L'angle d'insertion de ces branches est proche de soixante degrés et elles sont d'une grande rectitude, si bien que leur extrémité dépasse en hauteur le sommet du tronc. Comparativement à leur grande taille, elles sont assez pauvres en axes latéraux.
De plus on n'observe pas de fourches à l'extrémité des branches. Les réitérats partiels ne sont pas exprimés comme chez les autres arbres car leurs dimensions sont très voisines de celles des plus grands axes A3. Ils ont un diamètre et une longueur équivalents à ceux des plus grands A3. Leur ramification ne permet pas non plus de les distinguer des rameaux A3 car ils

portent comme eux, seulement une ou deux catégories d'axes supplémentaires.

* **Les rameaux A3** sont situés au sommet d'une longue portion d'axe dépourvue de branches, élagués en laissant de toutes petites cicatrices circulaires de tailles homogènes.
Ils sont de taille hétérogène, car d'âges différents. Les plus anciens sont plus longs, et portent des réitérats partiels A'3. Les plus récents sont en cours de croissance, apparus en position intercalaire. Comparativement à leur axe porteur ils ont d'assez gros diamètres si bien qu'il est difficile de les distinguer de réitérats partiels éventuels. Ces rameaux A3 sont insérés au dessus du plan horizontal, et peuvent être dressés au dessus de la branches ou pendants. Ils sont parfois ramifiés selon deux ordres de réitérats partiels.

3.3. La variabilité chez les arbres du présent

Les deux grandes tendances observées chez les arbres du futur ont été retrouvées dans le cas des arbres adultes ayant terminé la construction de leur cime. A ce stade les caractères observés chez les individus plus jeunes n'ont fait que s'accentuer. Le type d'arbre à branches obliques est plus rare, et seuls deux individus ont été rencontrés.
La variabilité des individus de *Virola surinamensis* repose sur les caractères suivants (Figure 26 et tableaux n° 111 à 121 page 315) :
* **La persistance du tronc** : Dans la plupart des cas, le tronc finit par stopper sa croissance et les derniers réitérats le dépassent en hauteur (V2, V4, V6, V9, V15). Cependant celui des individus V5, V10 et V13 a persisté jusqu'au sommet de la cime.
Parallèlement certains arbres peuvent avoir formé des fourches dont les deux éléments sont plus (V10, V13) ou moins (V12) développés. Les individus V7 et V8 constituent un cas à part, dû à la perte d'une partie du tronc.

* **La direction de croissance des branches A2** : La majorité des arbres (V5, V10, V12...) possèdent des branches A2 réduites en longueur à cause de la formation des réitérats totaux qui ont conduit à la mort puis à la chute de leur extrémité. Ces branches sont conformes à ce qui est décrit pour l'unité architecturale : elles sont plagiotropes, horizontales. Celles de V4 paraissent longues mais correspondent à une succession de réitérats totaux composés de très courts axes principaux A'1 avec de longues branches basales.
Les branches des individus V2 et V6, par contre, si elles ont également une

différenciation plagiotrope, ont poussé selon une direction de croissance oblique qu'elles ont conservé tout le long de leur mise en place.

* **Le diamètre relatif des branches par rapport au tronc** : Chez certains arbres (V2, V6) la croissance secondaire des axes, à très longue durée de vie, est forte. Celles de V10 ou V13 par exemple sont de diamètre beaucoup plus réduit.

* **L'espacement entre les étages de branches** : Chez les individus V2, V4 et V5, les étages de branches vivantes alternent avec des étages de branches qui n'ont pas perduré, alors que V9 ou 10 possèdent des branches persistantes à chacun de leurs étages. L'arbre V6 est intermédiaire.

* **L'abondance des réitérats partiels** : Pratiquement aucune fourche n'a été conservée sur les branches A2 portées par le tronc de l'individu V5, et celles des réitérats totaux sont peu nombreuses et de petite taille. De grandes fourches, éloignées du tronc peuvent être observées sur les branches de V6, mais elles ne sont pas fréquentes non plus. De plus certaines d'entre elles, au lieu d'avoir une orientation horizontale, sont dressées verticalement au dessus de l'axe porteur.
Les arbres ayant une abondante réitération partielle sont V2, V4, V6, V13.

* **Le nombre et les dimensions des réitérats totaux** : Le nombre des réitérats totaux est très faible chez les arbres à branches obliques, où la réitération totale apparaît de manière très tardive. Il est variable chez les autres arbres et le nombre d'étages de branches formant la cime peut varier de quatre (V9) à plus de dix (V4, V5, V10 et V12). De même leur hauteur varie considérablement : très petits mais selon plusieurs ordres sur une même branche (V4) ou de grande taille (V5, V9, V15). Chez les arbres V4 et V5 plusieurs ordres successifs se sont formés.

* **La distinction entre les catégories d'organes** est facile dans le cas des arbres fortement réitérés, leurs dimensions respectives sont nettement différentes d'une catégorie d'axe à l'autre. Par contre, les catégories d'axes peuvent être confondues chez l'arbre à branches obliques, notamment les minuscules axes A1 des réitérats totaux, avec une portion de branche A2, les rameaux A3 avec des réitérats partiels A'2. De plus, le nombre de catégories d'axes est plus important chez les arbres à branches obliques même chez de très vieux individus (Figure 26).

* **La croissance en diamètre** peut être plus ou moins active selon les arbres. Chez les individus V2, V4, V5, V6 ou V9, le tronc et les branches ont subit une croissance secondaire importante, avec un faible défilement au moins pendant une grande partie de leur existence. A l'inverse, V10 et V13 ont des axes plus grêles ayant un défilement plus important qui se produit en général au dessus de fourches ou de certains étages de branches.

3.4. Description de quelques arbres

Deux grandes classes d'arbres peuvent être distinguées, celles des arbres réitérés de manière retardé (V5, V10) et celle des arbres à branches obliques (V2 et V6).

3.4.1. L'arbre "moins" à branches horizontales

L'individu V10 est un arbre mâle, dont la cime est composée de dix étages de branches successifs à son sommet. Trois branches plus basales, mais peu observables, se sont également maintenues.

* **Le tronc** : L'individu V10 possède un tronc couvert de mousses, de lianes et d'épiphytes, légèrement sinueux dans la cime. Ces déviations sont dues à la présence de petits axes orthotropes, formant une fourche inégale avec le tronc. L'extrémité du tronc sous le dernier étage de branches est légèrement inclinée, et de faible diamètre par rapport à la partie sous-jacente. Cela traduit un long arrêt de croissance et la fin de sa construction.

* **Les branches** sont horizontales, de faible diamètre par rapport à celui du tronc et relativement longues. La plupart d'entre elles se terminent par des fourches, et ont émis des réitérats partiels dont l'apex est mort à son tour, induisant la formation de fourches. Quatre ordres de réitération partielle peuvent se succéder sur certaines branches. L'extrémité de ces branches paraît peu ramifiée car les rameaux A3 sont longs et grêles. En outre ils sont souvent morts sans avoir émis de réitérats partiels d'axes A3.

* **Les réitérats totaux** : La majorité des branches A2 ont formé des réitérats totaux. Ils sont petits, portant trois ou quatre étages de branches rapprochés. Leurs branches A2 sont relativement courtes et peu ramifiées.

3.4.2. L'arbre "plus" à branches horizontales

L'individu V5 est un arbre femelle de quarante-cinq mètres environ. La cime est haute, composée de onze étages de branches, et large puisqu'à la base trois

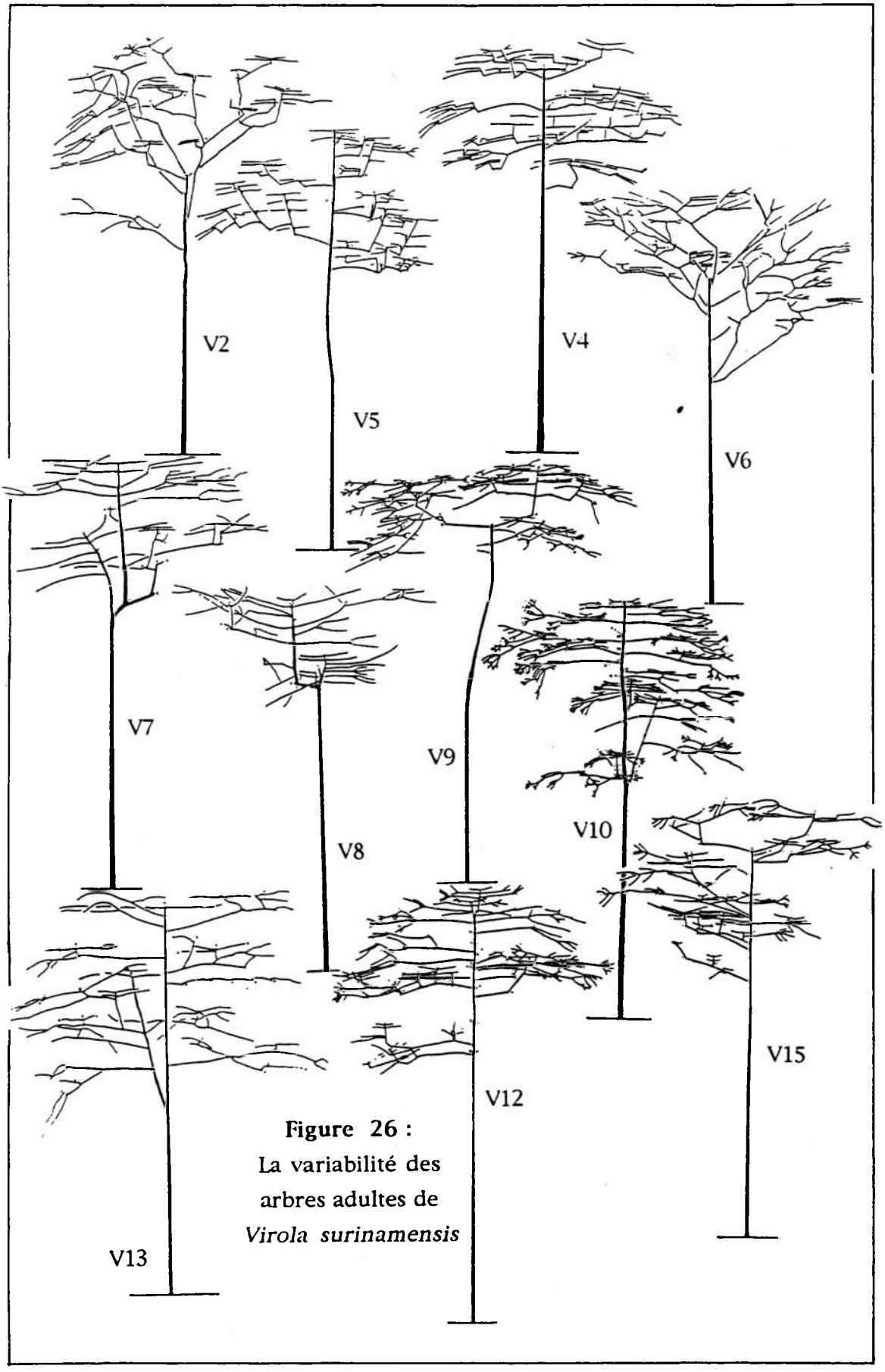


Figure 26 :
La variabilité des arbres adultes de *Virola surinamensis*

ou quatre ordres de réitération totale se sont formés. Cependant il ne reste qu'une ou deux branches à chaque verticille.

* **Le tronc** : Phénomène plutôt rare chez cette espèce, le tronc a poursuivi sa croissance jusqu'au sommet de la cime, et il dépasse en hauteur les réitérats totaux sous-jacents. Cependant on peut observer une forte diminution de son diamètre dans sa partie supérieure, au-dessus des derniers étages porteurs des grands réitérats totaux. Dans la partie apicale, le tronc ne porte plus qu'un petit étage de branches, et deux réitérats totaux y sont insérés.

* **Les branches** : Leur angle d'insertion sur le tronc est peu différent de 90°. Elles sont rectilignes et portent des réitérats totaux ; par conséquent elles ont toutes un gros diamètre, mais elles sont courtes, si on compare leur longueur à la hauteur des réitérats totaux qu'elles portent.

* **Les réitérats totaux** se sont formés au niveau de la première fourche des branches A2.

Ils sont hauts (entre quatre et six mètres), et ne possèdent plus que quelques petites branches A2 à leur sommet, les plus apicales, ramifiées en axes A3 ou avec de petits réitérats partiels pour les plus âgées. La plupart de ces réitérats totaux ont conservé une ou deux branches A2 basales sur lesquelles ont été émis un deuxième ordre de réitération, en tout point semblable à celui qui les a émis. Ce processus a pu se répéter une ou deux fois sur les branches des verticilles les plus bas. Les réitérats sont d'autant plus petits qu'ils sont situés en position périphérique.

* **Les cicatrices des branches et les figures d'insertion** :

Au niveau de l'insertion des grands réitérats totaux de premier ordre, la chute de la partie distale de la branche a laissé une cicatrice de faible diamètre. La ride d'insertion entre la branche porteuse et le réitérat est très peu visible, et l'écorce est identique en couleur et en texture.

Dans la majorité des cas il n'y a qu'une seule branche A2 par verticille qui porte un deuxième ordre de réitérat. Les autres sont élaguées, laissant de nombreuses cicatrices recouvertes d'écorce.

* **La distinction entre les catégories d'organes** : Elle est facile à faire car les axes principaux A1 sont verticaux, ponctués de grosses cicatrices de branches A2 en étages, les branches A2 sont horizontales et les rameaux A3 sont très petits.

3.4.3. L'arbre "moins" à branches obliques :

Ce grand arbre noté V6, de quarante mètres de haut, est un individu femelle composé de neuf étages de branches. Il a été observé sur une période couvrant vingt mois.

* **Le tronc** : Le défilement de cet arbre est régulier jusqu'à l'avant-dernière branche. Au cours des observations, l'extrémité du tronc a formé une unité de croissance de petite taille, qui s'est ensuite cassée laissant seulement en place une branche A2. Le diamètre de cette dernière portion de tronc est très faible et la branche formée beaucoup plus courte que celles de l'étage sous-jacent ; cela traduit une reprise de croissance après un arrêt de plusieurs années.

La distance entre deux verticilles de branches est grande et les cicatrices des branches A2 élaguées sont peu visibles.

* **Les branches A2** : Il en reste de une à trois par verticille. Les branches de cet arbre sont singulières par le fait qu'elles sont obliques et longues. Insérées avec un angle de 50 à 60 degrés, elles ont poursuivi leur croissance dans cette direction. L'impression de longueur est due à deux phénomènes : ne portant pas de grand réitérat total, la partie distale ne s'est pas élaguée, et les fourches sont rares dans leur partie proximale.

* **Les rameaux A3** : Seuls persistent ceux qui sont situés en périphérie, sur les fourches des branches. Ils sont très longs, insérés perpendiculairement sur leurs axes porteurs et ramifiés en A'3, eux-mêmes portant des A"3. Certains axes A3 retardés ont formé de nombreux réitérats en fourches successives.

* **Les réitérats partiels** : Comparativement à la longueur des branches, les fourches sont peu fréquentes, et après la mort des apex, des sympodes monochasiaux se sont développés. Tout comme les branches, les réitérats partiels se caractérisent par une orientation qui, sans être complètement verticale, est très dressée.

Aux extrémités des branches A2 du sommet de l'arbre un ou deux axes intermédiaires persistent au niveau des arrêts sympodiaux, entre des axes A'2 et A3. Ces axes sont abondamment ramifiés et peuvent former des réitérats partiels selon trois ordres.

* **Les réitérats totaux** : Quelques uns sont très petits mais bien individualisés. Les axes A1 portent un ou deux étages de petites branches A2,

et certains d'entre eux sont déjà mourants. Ils ne participent pas à la construction de la cime, mais sont marqueurs d'un certain dépérissement (Drénou, 1994).
Par contre, en certaines zones des branches A2, on peut distinguer de toutes petites portions d'axes verticaux, sur lesquelles se sont développés un ou deux axes A2 très longs (jusqu'à plus de dix fois la longueur de l'axe qui le porte). Ces grandes branches A2, rectilignes, parfois obliques, sont issues du même verticille ou de deux verticilles proches. Les rameaux qu'elles ont émis sont élagués. Elles se terminent soit par des fourches en séries, soit par des relais monochasiaux successifs.

* **La distinction entre les catégories d'organes** : Comme dans le cas de V11, il est délicat de distinguer, à l'extrémité des branches, les rameaux A3 des réitérats partiels de branches A2, car leurs dimensions, leurs angles d'insertion et leur degré de ramification sont similaires.

3.4.4. La description de l'arbre "plus" à branches obliques

L'arbre V2 est un vieil individu femelle qui possède un feuillage dense. Il se caractérise, lui aussi, par de grandes branches obliques faiblement pourvues de réitérats totaux.
* **Le tronc**, de gros diamètre, est rectiligne jusqu'à la première branche en place. Par la suite, au niveau de la cime, il devient plus tortueux car il a subi de longs arrêts de croissance (ou peut être des morts d'apex), à la faveur desquels de grandes branches se sont développées. Sa croissance en hauteur est arrêtée depuis longtemps. Huit grandes branches réparties en six étages ont persisté et certaines d'entre elles, pourtant de gros diamètre, sont déjà tombées.

* **Les branches** ont gardé une direction oblique et comme pour V6, elles sont très redressées. Elles ont un diamètre important par rapport au tronc, car elles sont persistantes. Les deux plus basses sont localisées sous des morts d'apex ou de longs arrêts de croissance du tronc. Les branches de cet individu sont caractérisées par le fait que lors des premières morts d'apex, un seul relais s'est formé. Comme pour V6 elles sont donc obliques et dépourvues de fourches, au moins sur une grande partie de leur longueur.
* **Les rameaux** A3 sont de petite taille et ont souvent formé, à leur tour, des fourches pendantes qui se succèdent à l'extrémité des branches les plus basses. Les rameaux A3 de certains axes situés dans le sommet de la cime sont ramifiés en axes A4 ou même parfois en A5.

* **Réitération partielle** : La rectitude des branches est rompue par l'apparition de la réitération partielle, à l'origine de fourches formant des angles très ouverts. Ces fourches sont très éloignées du tronc. Le nombre d'ordre de réitération partielle peut être élevé, jusqu'à six ou sept. Certains axes A'2 se sont développés selon une direction verticale. On peut cependant les distinguer des axes A'1 par les cicatrices de petits axes A3 régulièrement espacés qu'ils ont porté.

* **Réitération totale** : Au niveau de cassures de branches des petits réitérats très retardés se sont formés. Mais il existe aussi quelques réitérats de grandes tailles dont un seul est à l'origine de la chute de la partie distale de la branche porteuse. Parfois également, des axes A'1 réduits à un étage de branches se sont formés et sont à l'origine d'une deuxième vague de grands axes A2. Ces réitérats sont éloignés du tronc.

Remarque : La variabilité observée chez cette espèce n'est pas corrélée au sexe de l'individu. En effet, les arbres à grandes branches obliques sont aussi bien mâle (V11) que femelles (V2 et V6).

Xylopia nitida Dunal ANNONACEAE

Herbier : CL 200, CL 202 et CL 210

1. Présentation générale de l'espèce

Xylopia nitida est une espèce post-pionnière (Riéra *et al.* 1989), fréquente en bord de piste sous l'aspect de petits arbres de forme conique. Bien que cette espèce fasse partie de la strate dominée (Sabatier et Prévost 1989), certains individus peuvent atteindre de grandes dimensions et émerger dans la voûte. Des arbres de quarante mètres de hauteur et de quarante centimètres de diamètre ne sont pas rares en forêt (Prévost, comm. pers.).

La base du tronc présente des racines échasses qui se transforment en contreforts peu développées. L'écorce est blanche tachée de gris et de noir. Les branches sont horizontales souvent grêles et portent un feuillage sombre. Les jeunes organes (feuilles et jeunes axes) sont glabres. Les feuilles sont simples, entières et étroites, lancéolées, coriaces, vert foncé et luisantes sur leur face supérieure, vert pâle et ternes sur la face inférieure. Avant de s'étaler la feuille entourant l'apex est dressée au dessus du plan de l'axe et pliée en deux dans le sens longitudinal. Les nervures secondaires sont très peu marquées, et soudées entre elles loin de la marge. Les fleurs sont jaunâtres et apparaissent tout le long de l'année (Loubry, comm. pers.). Les fruits sont unicarpellés et déhiscents (Sabatier 1983), dispersés par les oiseaux (Foresta de *et al.* 1984). C'est une espèce sempervirente.

De cet arbre on ne connaît pas d'utilisation ni de nom vernaculaire.

2. Le développement architectural

Xylopia nitida est une espèce à développement sympodial, conforme au modèle de Roux. Deux unités architecturales et trois catégories d'axes ont été distinguées.

2.1. La structure du module chez *Xylopia nitida*

Le module (ou UA1) de *Xylopia nitida* (Figure 27a) mesure un à deux mètres. Il est constitué d'un axe principal orthotrope à développement monopodial et terminé par la mort de l'apex. La phyllotaxie est alterne spiralée selon un indice de 2/5, les formations foliaires sont réduites à des cataphylles

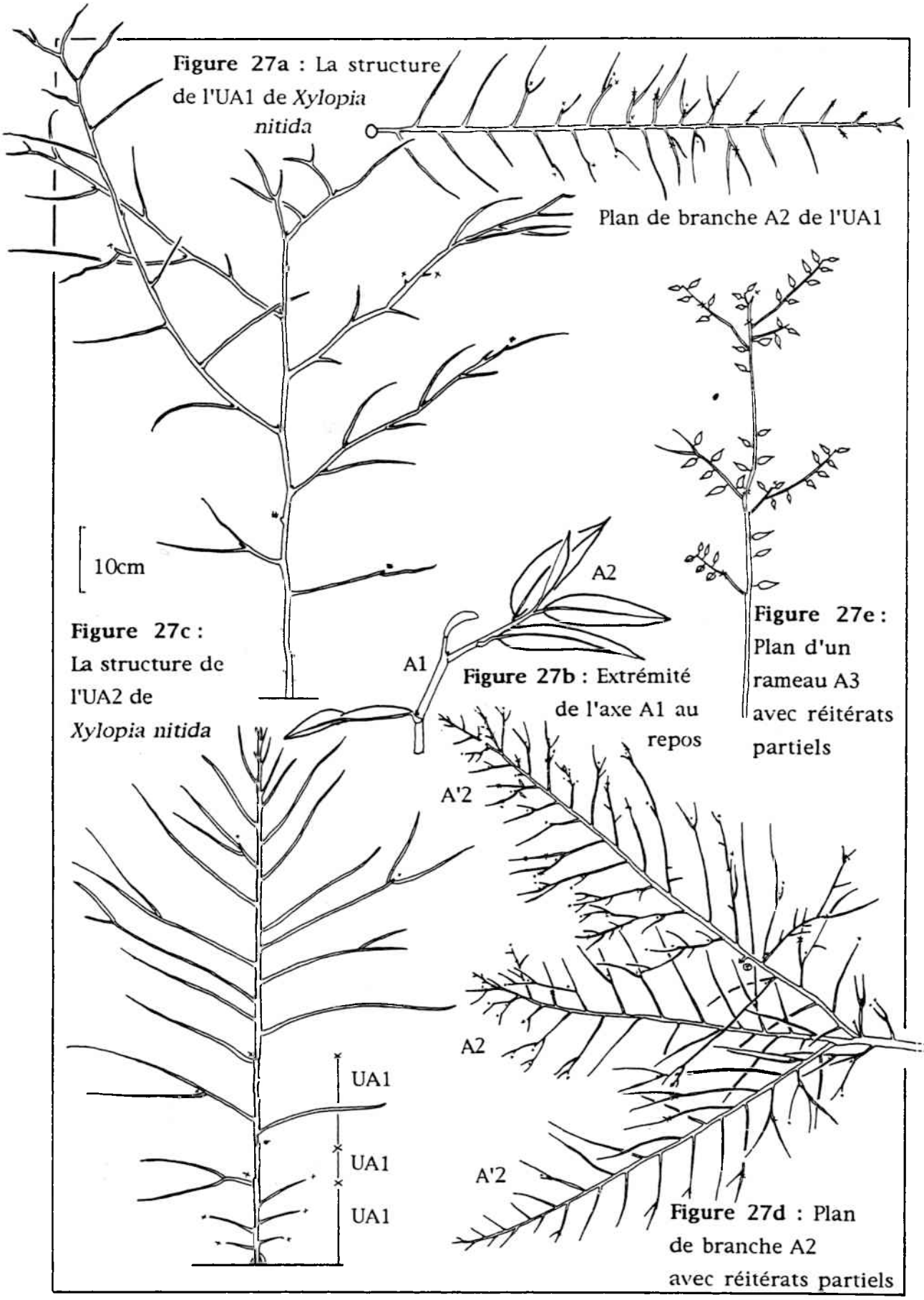


Figure 27a : La structure de l'UA1 de *Xylopia nitida*

Plan de branche A2 de l'UA1

Figure 27c : La structure de l'UA2 de *Xylopia nitida*

Figure 27b : Extrémité de l'axe A1 au repos

Figure 27e : Plan d'un rameau A3 avec réitérats partiels

Figure 27d : Plan de branche A2 avec réitérats partiels

rapidement caduques. Elles abritent quatre bourgeons surnuméraires. La croissance de cet axe principal est rythmique, la ramification est continue et immédiate.

Les branches, à phyllotaxie alterne distique, sont plagiotropes et monopodiales. Leur développement est immédiat et l'allongement des premiers entre-nœuds se réalise durant l'arrêt du méristème terminal de l'axe principal. Tout comme le tronc, les organes foliaires sont réduits à des cataphylles rapidement caduques qui abritent deux bourgeons surnuméraires. Les branches sont ramifiées de manière continue.

Les rameaux A3 plagiotropes ont un développement immédiat et une croissance continue. Leur phyllotaxie est alterne distique. Ce sont des axes monopodiaux, de 30 cm de long en moyenne avec une durée de vie relativement brève. Ce sont les seuls axes de la plante à porter les feuilles assimilatrices et les inflorescences en position latérale. Ils ne sont pas ramifiés et les feuilles axillent un bourgeon latent.

Remarques

L'évolution dans la position des feuilles au cours de l'apparition des différentes catégories d'axes est caractéristique. Chez la jeune plantule non ramifiée la taille des feuilles est croissante à chaque entre-nœud jusqu'à stabilisation. Dès que la première branche est initiée, les formations foliaires de l'axe A1 se réduisent à des cataphylles, les feuilles assimilatrices se situant sur les branches. Ce phénomène se poursuit lors de l'apparition des rameaux. Le premier rameau A3 formé sur la jeune plante est axillé par une cataphylle. Ainsi la fonction d'assimilation est peu à peu transportée vers la périphérie, illustrant de manière presque caricaturale le développement par intercalation. De même le nombre de bourgeons évolue au cours du développement. Au stade plantule, les feuilles abritent un bourgeon latent à potentialité orthotrope. Lorsque les premières branches se forment on peut noter, au niveau de leur insertion, la présence de deux bourgeons surnuméraires. Ce n'est que lorsque les rameaux se forment que le nombre de quatre bourgeons surnuméraires devient stable.

La croissance rythmique du tronc est également d'un type un peu particulier. L'unité de croissance correspond à deux portions d'entre-nœuds consécutives. Au repos le bourgeon n'est pas logé au niveau du nœud qu'il vient de former, mais porté par une portion de l'entre-nœud suivant (Figure

Tableau 9 : Récapitulation de la structure du module chez *Xylopia nitida*

		A1	A2	A3
Structure	_____	Monopodial	Monopodial	Monopodial
Croissance laire	Modalité	Rythmique	Rythmique	Continue
	Direction laire	Orthotrope	Plagiotrope	Plagiotrope
	Direction llaire	Verticale	Horizontale	Horizontale
	Durée de vie ou longueur	Définie (5 à 12 entre-nœuds)	Définie (20 EN en moyenne)	Définie (10 EN en moyenne)
	Symétrie	Radiale	Bilatérale	Bilatérale
Structure des UC	Marqueur des arrêts de croissance	Aucun	Aucun	_____
	Types d'UC	Ramifiée jusqu'à l'ordre 3	Ramifiée,	Simple
Ramification	Modalité	Continue	Continue	Non ramifié
	Chronologie	Immédiate	Immédiate	_____
	Localisation	_____	_____	_____
	Angle d'insertion des axes latéraux	_____	50 à 90°	60 à 70°
Feuilles	Phyllotaxie	Alterne spiralée (2/5)	Alterne distique	Alterne distique
	Forme	Cataphylle	Cataphylle	Lancéolée
	Bourgeons axillaires	4 surnumé-raires	2 surnumé-raires	1 latent
	Stipules	_____	_____	_____
Floraison	Modalité	Stérile	Stérile	Fertile
	Localisation	_____	_____	Latérale

27b) qui s'est, en partie, allongé. Il est protégé par une cataphylle. Pendant ce temps de repos l'axe latéral se développe.

2.2. La structure de l'UA2

Un jeune arbre de cinq à dix mètres de hauteur (Figure 27c) est composé de la superposition de modules élémentaires. La mort de l'apex d'un module a entraîné la formation d'un relais au niveau du dernier nœud émis. Ce relais se situe dans le prolongement exact du module et aucun marqueur morphologique ne laisse supposer l'existence de ce fonctionnement sympodial. A la base du tronc, des petites racines échasses se sont formées.

L'axe A1 de la seconde unité architecturale est orthotrope, à développement

sympodial monochasial, à croissance rythmique. Le rythme de croissance des modules est accentué et se superpose à celui imposé par les morts d'apex. Les organes foliaires sont réduits à des cataphylles rapidement caduques, disposés selon une phyllotaxie alterne spiralée. A chaque nœud s'est formée une branche à développement immédiat.

Les branches mesurent environ deux mètres de long. Elles sont plagiotropes, sympodiales et leur ramification est continue. Chaque module de branche, délimité par la mort de son apex, est composé d'un axe plagiotrope à ramification monopodiale continue. Il comprend une dizaine à une vingtaine d'entre-nœuds longs de huit centimètres en moyenne. Les modules se succèdent les uns aux autres dans un alignement parfait, et le mode de développement sympodial est difficilement soupçonnable dans le cas de branches linéaires, tant ce phénomène est discrètement matérialisépar un petit appendice, constitué par la cicatrice de l'apex mort, déjeté sur le côté par le relais.
Cependant, dans le cas de 20 à 30 % des branches on remarque, sous la mort de l'apex, la présence de un, deux ou trois axes de grande taille dont l'extrémité est dirigée vers le sommet de la branche (Figure 27d). Ils sont issus du développement d'un bourgeon latent des nœuds les plus apicaux du module. Ils sont insérés entre l'axe porteur et le rameau A3, leur présence n'ayant pas empêché la formation de l'axe A3 correspondant. Ces axes, à développement retardé, sont dépourvus de feuilles assimilatrices. Leur phyllotaxie est alterne distique, ils sont plagiotropes et portent des rameaux A3 feuillés, à développement immédiat. Ces axes ont une structure et un diamètre comparables à ceux de la branche qui les porte ; ce sont des réitérats partiels à l'origine de fourches.

Les rameaux A3 sont, à ce stade, également ramifiées (Figure 27e). La mort ou l'arrêt de croissance de leur apex à permis le développement de rameaux retardés, au nombre de un à six. Ils sont feuillés et leur aisselle abrite un bourgeon latent. Parfois disposés de façon irrégulière le long de l'axe, ils sont cependant le plus souvent situés à la base du rameau ou en position apicale, juste sous la nécrose de son apex. Ces rameaux correspondent à des réitérats partiels A'3 retardés. A leur base, on remarque de trois à six écailles triangulaires et brunes.

Tableau 10 : Récapitulation de la seconde unité architecturale (UA2) de *Xylopia nitida*.

		A1	A2	A3
Structure	_____	Sympodial monochasial	Sympodial	Monopodial
Croissance laire	Modalité	Rythmique	Rythmique	Continue
	Direction Iaire	Orthotrope	Plagiotrope	Plagiotrope
	Direction IIaire	Verticale	Horizontale	Horizontale
	Durée de vie ou longueur	Indéfinie	Longue	Définie (10 EN en moyenne)
	Symétrie	Radiale	Bilatérale	Bilatérale
Structure des UC	Marqueur des arrêts de croissance	Mort de l'apex	Mort de l'apex	_____
	Types d'UC	Ramifiée jusqu'à l'ordre 3	Ramifiée	Simple
Ramification	Modalité	Continue	Continue	Non ramifié
	Chronologie	Immédiate	Immédiate	_____
	Localisation	_____	_____	_____
	Angle d'insertion des axes latéraux	_____	50 à 90°	60 à 70°
Feuilles	Phyllotaxie	Alterne spiralée (2/5)	Alterne distique	Alterne distique
	Forme	Cataphylle	Cataphylle	Lancéolée
	Bourgeons axillaires	4 surnuméraires	2 surnuméraires	1 latent
	Stipules	_____	_____	_____
Floraison	Modalité	Stérile	Stérile	Fertile
	Localisation	_____	_____	Latérale

2.3. La structure de l'arbre adulte

Un arbre de trente-cinq mètres de haut, ayant atteint la canopée, possède un grand tronc rectiligne avec à sa base des contreforts peu importants (Figure 28a). La cime, composée d'un petit groupe de branches horizontales abondamment feuillées, représente environ 1/8 de la hauteur totale pour une envergure d'une quinzaine de mètres. Le tronc a poursuivi sa croissance selon un mode de développement sympodial. Ce tronc reste unique sur une grande partie de sa hauteur. Dans le haut par contre, on peut souvent noter la présence d'une fourche de petite taille, correspondant au développement

de deux axes relais consécutivement à une mort d'apex (Figure 28b).
Les branches sont toutes équivalentes dans leurs dimensions ou leur orientation et on ne reconnaît pas de branche maîtresse. Elles sont composées de modules à phyllotaxie alterne distique, plagiotropes, parfois terminés par de grandes fourches en nombre réduit (une à trois) disposées dans le plan horizontal (Figure 28c). Les fourches correspondent à la présence de deux relais situés sous le niveau de la nécrose apicale ; l'un permet la poursuite de la croissance de la branche, l'autre, déjeté sur le côté, correspond à un réitérat partiel. Inversement chaque mort d'apex n'a pas forcément impliqué la formation de fourches.

Cependant alors qu'au sein des modules les branches ont toutes des caractéristiques identiques, il s'est produit une différenciation secondaire, et les plus grandes branches de l'arbre adulte sont celles situées au centre des modules, en position mésotone et en position acrotone au sommet des modules.

A l'extrémité de la branche les rameaux A3 sont petits et linéaires car ils sont, comme chez le jeune arbre, peu réitérés partiellement. Par contre ceux situés plus bas sur la branche présentent une structure plus complexe (Figure 28d) et constituent de petits ensembles à ramification abondante et principalement basitone. L'axe A3 initial a été élagué juste au-dessus de l'insertion d'un seul ou d'un petit nombre de réitérats partiels. Chaque axe relais est composé de sympodes de tailles très variables (cinq à dix entre-nœuds pour les plus petits et au moins vingt pour les plus grands). Ces relais sont feuillés, ont une phyllotaxie alterne distique. Leur direction de croissance est plagiotrope. Leur extrémité distale a une orientation horizontale, mais leur base est redressée par torsion des premiers entre-nœuds. Ces axes sont identiques aux rameaux A3 qui les portent, ce sont des réitérats partiels formés de manière retardée.
Dans les zones des rameaux où les morts d'apex sont fréquentes, la réitération partielle est favorisée. Par contre, au niveau des modules plus longs, des petits rameaux disposés de manière diffuse comme sur les axes A3 des jeunes plantes, se sont développés.

Les inflorescences se situent sur de tels axes A3 ou A'3, disposées de manière éparse à l'aisselle des feuilles, sauf sur les derniers émis (Figure 28e).

Figure 28b : Extrémité de l'arbre

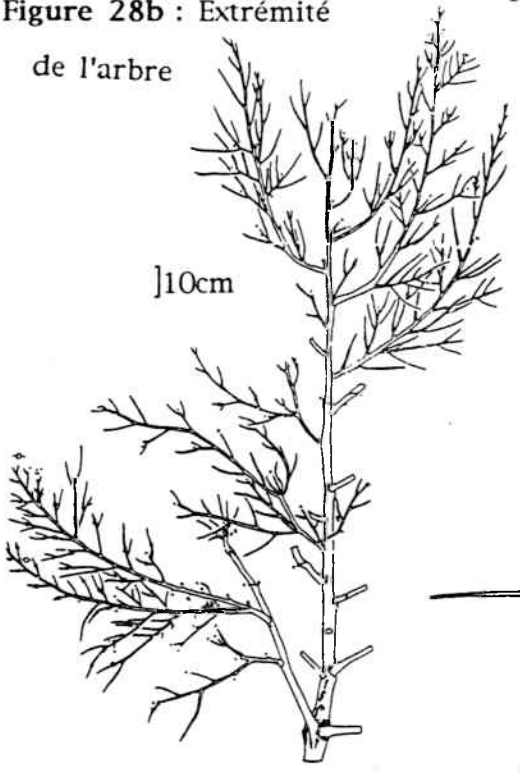


Figure 28a : Structure de l'arbre adulte de *Xylopia nitida*

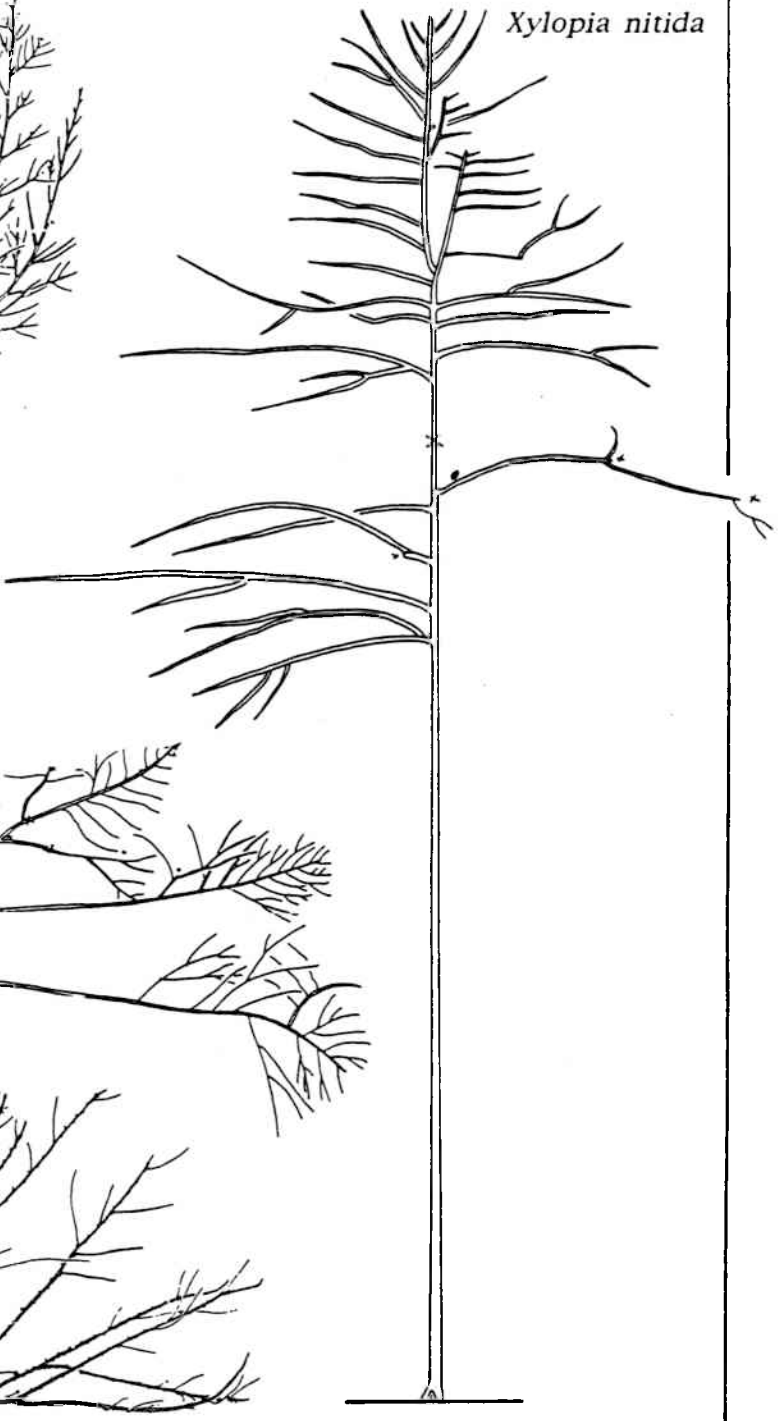
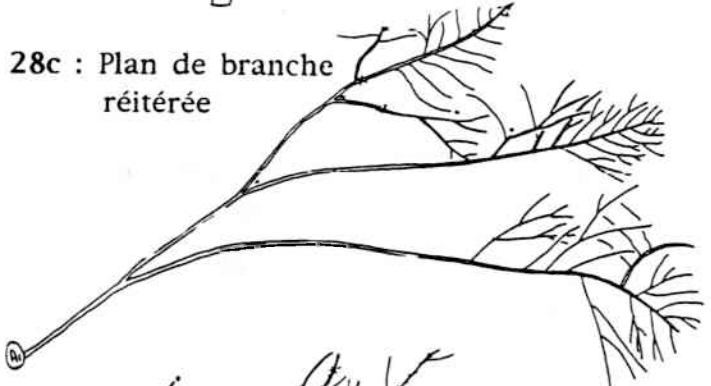


Figure 28c : Plan de branche réitérée



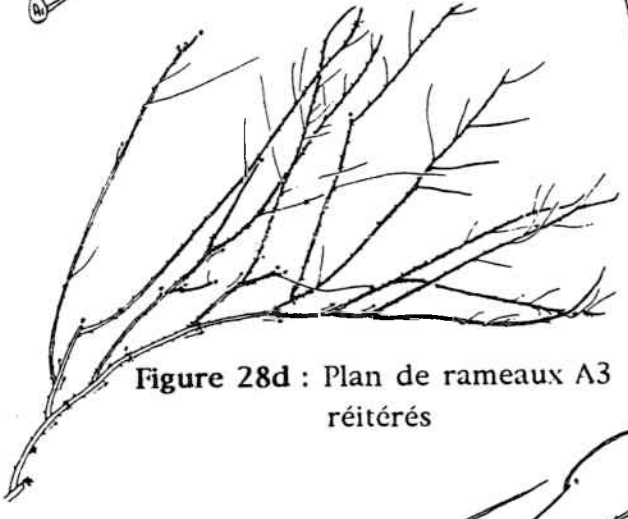


Figure 28d : Plan de rameaux A3 réitérés

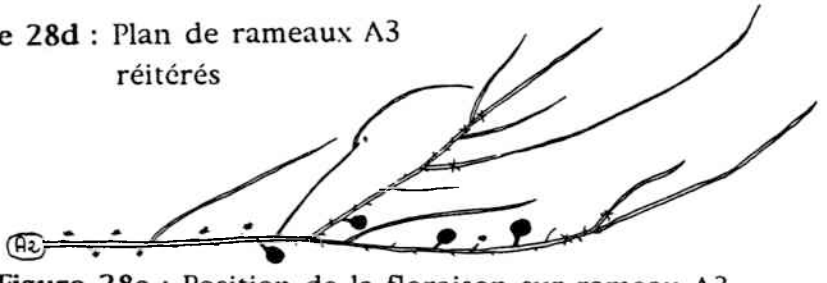


Figure 28e : Position de la floraison sur rameau A3

Remarques

La hiérarchie et l'intégration des axes

Xylopia nitida est une espèce dont le développement est très hiérarchisé et intégré bien qu'il soit sympodial. La hiérarchisation se manifeste au niveau des catégories d'organes qui sont très distinctes les unes des autres par leur caractéristiques morphologiques.

L'intégration est visible par deux faits majeurs :

- Dans un premier temps, les axes latéraux portés par un type d'axe donné sont tous équivalents. Le long d'un module on n'observe aucune tendance à l'acrotonie ou à la basitonie. Ainsi les branches correspondent à des axes phyllomorphiques qui s'élaguent progressivement dans l'ordre où ils sont apparus.
- Les morts d'apex apparaissent de manière synchrone entre l'axe A1 et les A2.
- Les rameaux A3 on tous des compositions et des dimensions comparables. Les morts d'apex sont plus précoces chez les rameaux situés dans des zones de nécrose de l'apex ou de ralentissement de croissance de leur axe porteur.

Lorsque l'arbre vieillit, l'extrême intégration qui régit son développement peut être mise en défaut à la fois au niveau des branches et au niveau du tronc.

La réitération partielle est l'un des moyens par lequel l'arbre peut s'y soustraire, grâce à la formation de fourches sur les branches. La présence de relais basitones sur les rameaux, observés chez les arbres adultes, leur permet de former des axes supplémentaires tout en conservant un petit nombre de catégories d'organes. Ces rameaux réitératifs basaux sont de plus en plus orthotropes et vigoureux (Figure 28d).

De plus, une différenciation secondaire des branches peut se produire le long du tronc. Les branches les plus grandes observées chez les grands arbres sont situées en deux zones particulières des modules. Elles persistent davantage sous les nécroses d'apex et en particulier dans les zones où des morts multiples d'apex se sont produites. Mais de grandes branches se développent aussi au milieu des modules les plus longs.

Les modifications dans la symétrie des axes plagiotropes

Les axes A2 et A3 possèdent une symétrie bilatérale nette chez les jeunes individus. Cependant au fur et à mesure de la croissance de l'arbre, les

fourches des branches peuvent s'affranchir de cette stricte disposition par une courbure des premiers entre-nœuds. L'un des éléments de la fourche se trouve décalé au-dessus du plan de la branche. De même des torsions d'entre-nœuds sont possibles et les rameaux A3 se trouvent alors disposés légèrement au-dessus ou en dessous du plan de branche selon leur orthostique.

3. Étude de la variabilité chez *Xylopia nitida*

Trente-trois individus ont été observés, du stade plantule au stade de l'arbre du présent.

3.1. La variabilité chez les jeunes arbres

Les cinq arbres étudiés mesurent moins de 5 mètres (Figure 29). La variabilité décrite est située au niveau du module ou première unité architecturale.

D'après les tableaux (n° 122 à 126 page 322), la variabilité de la première unité architecturale s'exprime par :

* **La longueur des modules** est variable au sein d'un même individu. Cependant, on trouve sur le tronc de certains arbres des modules de trois à neuf entre-nœuds (X11), chez d'autres ils peuvent en avoir plus de 20 (X32 ou X33). La même différence peut être observée à propos de la longueur des branches.

* **Le défilement du tronc** est semblable entre les individus, si ce n'est une légère différence dans les diamètres basaux. L'arbre X11 montre un défilement plus important, et la présence quelques moignons de branches rapidement élaguées.

* **L'orientation des branches** est oblique, avec néanmoins un angle d'insertion qui varie légèrement. Puis, selon les cas, elles conservent une telle orientation (X32 et dans une moindre mesure X10 et X33) ou deviennent rapidement affaissées (X11). De plus, chez certains individus les branches ont une structure homogène, avec des rameaux régulièrement espacés (X32) contrairement à ce qui est observé chez X33.

* **La réitération partielle** peut être pratiquement absente (X5, X32), représentée sur les rameaux seulement (X10 ou X33) et même sur la plupart des branches et des rameaux (X11). En outre, les rameaux A3 sont linéaires dans le cas de X5 ou X32, alors qu'ils sont réitérés pour la plupart dans le cas

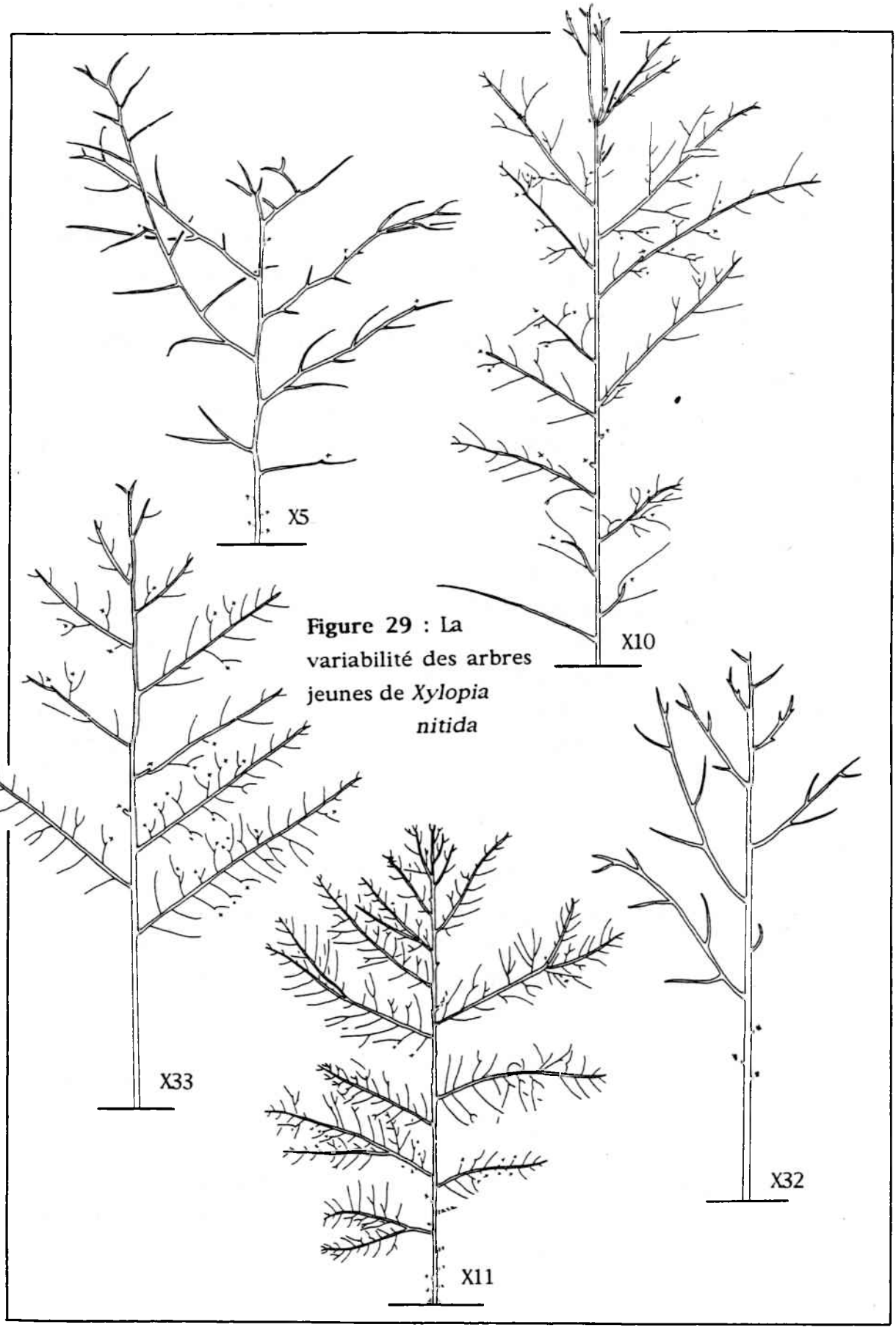


Figure 29 : La variabilité des arbres jeunes de *Xylopia nitida*

de X11.

Les individus extrêmes, X11 et X32, sont respectivement représentatifs de l'arbre "moins" et de l'arbre "plus".

3.1.1. Description de l'arbre "moins"

L'individu X11 a été observé en bord de piste dans une végétation pionnière. Il mesure environ 4,5 mètres de hauteur. Le tronc est composé de six modules de longueur variable, avec au sommet deux morts d'apex successives.
Ses branches sont hétérogènes et celles de la base sont déjà élaguées. Les branches situées dans la partie médiane du tronc portent, pour la plupart, des réitérats partiels situés à différents niveaux.
Les rameaux A3 sont de grande taille comparativement à celle du module qui les porte. De plus un certain nombre d'entre eux ont émis des réitérats partiels.

3.1.2. Description de l'arbre "plus"

L'individu X32 de quatre mètres environ ne montre pas de marque de sympode visible sur l'A1 qui est rectiligne. Les branches A2 sont obliques avec un angle d'insertion très fermé de l'ordre de 45°, de petite taille au sommet du tronc et certaines ne sont pas développées. Les entre-nœuds sont longs aussi bien sur l'axe A1 que sur les A2. On ne remarque aucune fourche, ni sur les branches ni sur les rameaux. La croissance en diamètre est régulière.

3.2. La variabilité chez les arbres d'avenir

Huit individus d'une vingtaine de mètres ont pu être étudiés. L'analyse des tableaux (n° 127 à 134 page 326) montre que la variabilité, observée au niveau de la deuxième unité architecturale, repose sur les critères suivants (Figure 30) :

* **La rectitude du tronc** : Dans certains cas, le tronc est parfaitement rectiligne (X22, X23, X31) alors que chez d'autres arbres on peut noter des irrégularités, dues à des ruptures dans les rythmes de croissance (X14, X29).

* **La présence de fourches sur le tronc** : Certains arbres possèdent un tronc unique (X14, X22, X27, X28, X29, X31), et d'autres ont formé une fourche à l'occasion d'une série de morts d'apex (X23, X24).

* **Les dimensions des branches et leur orientation** : L'individu X14 possède des branches horizontales, de taille très variable le long du tronc. Ce n'est pas le cas de l'arbre X31 pour qui les branches sont homogènes, de longueur réduite et dressées vers la verticale. D'autres arbres ont des comportement intermédiaires, comme X22 qui possède de longues branches légèrement dressées.

* **La ramification des branches** : L'hétérogénéité des branches des arbres X14 ou X24 est due à une différence prononcée dans leur ramification. Certaines d'entre elles persistent longtemps car elles sont abondamment réitérées, avec des fourches successives. L'élagage se fait d'autant plus tardivement que la branche est réitérée et on observe ainsi une alternance de zones de tronc ramifiées et d'autres déjà élaguées. Ce phénomène n'est pas observé chez X31 chez lequel les branches ont un degré de ramification plus faible, avec des rameaux A3 plus réduits, et exemptes de fourches. Ainsi sa cime est beaucoup plus fournie et regroupée.

D'après le tableau, les individus extrêmes, décrits à titre d'exemple, sont X14 et X31, respectivement représentatifs des individus "moins" et "plus".

3.2.1. La description de l'individu "moins"

L'arbre X14 de petite taille (environ dix-huit mètres) possède une écorce blanchâtre recouverte de grandes plaques de mousses noirâtres.

* **Le tronc** est rectiligne sur une grande partie de sa hauteur, avec un défilement important. Dans sa partie haute, il a subit une forte déviation consécutivement à une mort d'apex et à un arrêt de croissance prolongé.

* **La couronne**, hétérogène, est divisée en un bouquet sommital, et quelques grandes branches dispersées plus bas sur le tronc.

Au sommet les axes A2 situés au-dessus de la déviation du tronc, sont de petite taille et dépourvus de fourches. Insérés avec un angle ouvert, ils ont une orientation oblique.

Au-dessous de la déviation du tronc les branches sont pendantes et séparées par des zones d'élagage. Elles ont, en majorité, formé une ou deux fourches et se caractérisent par une abondante réitération partielle A'3 (Figure 30a). Qu'elles soient réitérées ou non, les sympodes, nettement marqués par une déviation de l'axe, rendent ces branches sinueuses.

* **Les rameaux** sont disposés de manière distique, mais souvent, une légère

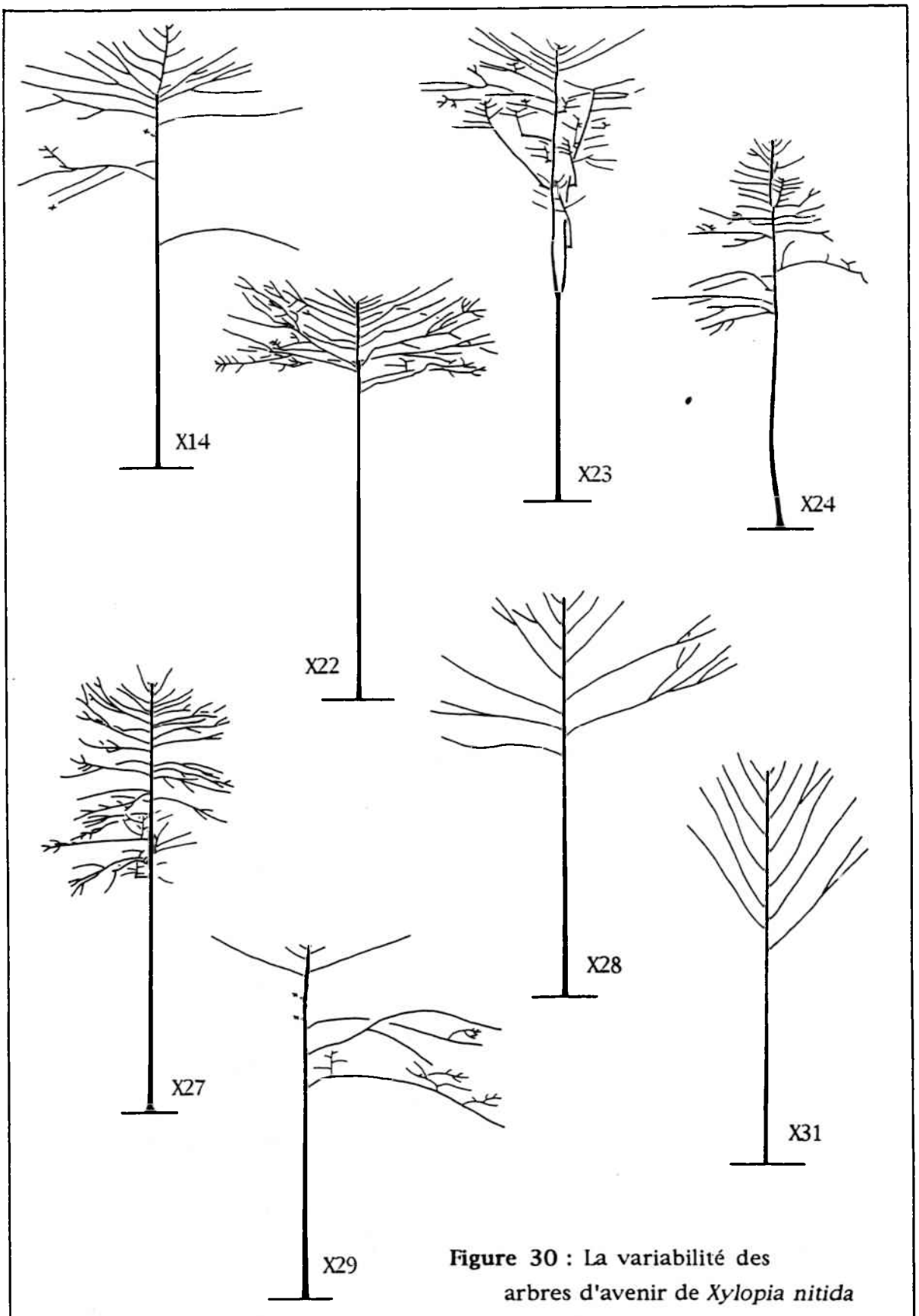


Figure 30 : La variabilité des arbres d'avenir de *Xylopia nitida*

torsion de la branche porteuse les redistribue de part et d'autre du plan horizontal. La moitié de ceux se retrouvant positionnés au-dessus de la branche sont, comme chez les arbres adultes, abondamment réitérés selon trois ordres. Ceux qui se retrouvent sous la branche sont plus petits et ont une durée de vie plus brève.

3.2.2. Description de l'arbre "plus"

Cet arbre (X31) bien que mesurant environ vingt mètres, possède une architecture encore très simple.

* **Le tronc** est absolument rectiligne avec une forte croissance secondaire et un défilement régulier. Le diamètre relatif des branches par rapport au tronc est faible. Les cicatrices d'élagage sont peu visibles.

* **Les branches** sont homogènes, toutes de la même taille avec la même direction de croissance. Leur élagage se produit donc de manière régulière, dans l'ordre où elles sont apparues sur le tronc. Les branches sont très redressées avec un angle d'insertion fermé de 45° environ. Elles sont de taille réduite, avec des rameaux A3 courts, monopodiaux ou réitérés selon un seul ordre. De plus elles n'ont pas de fourches.

3.3. La variabilité des cimes chez l'arbre adulte

Les onze individus observés à ce stade ont tous atteint la canopée forestière et mesurent trente-cinq à quarante mètres de hauteur. Les critères de variabilité observés sont les suivants (voir les tableaux n° 135 à 145 page 331 et Figure 31) :

* **La dominance du tronc** est forte en général et aboutit à l'existence d'un tronc unique sur la totalité de sa longueur (X7, X18, X20, X21 et X30). Cette dominance est souvent conservée au cours de la construction de la cime, mais de nombreux arbres ont formé de très petites fourches tout à fait au sommet du tronc (X8, X12, X19). Chez d'autres (X17 et X25) des réitérats totaux ont pu se former à la base de la cime.

* **Le diamètre, la longueur et l'orientation des branches** : Chez les arbres adultes, les branches les plus longues et de plus gros diamètres sont également celles dont la direction de croissance se rapproche davantage de l'oblique (X7, X12, X18). A l'inverse d'autres arbres ont des branches beaucoup plus grêles et courtes avec une orientation de croissance horizontale (X8, X19, X21 ou X26). Des cas intermédiaires sont représentés par X17, X20 ou X25.

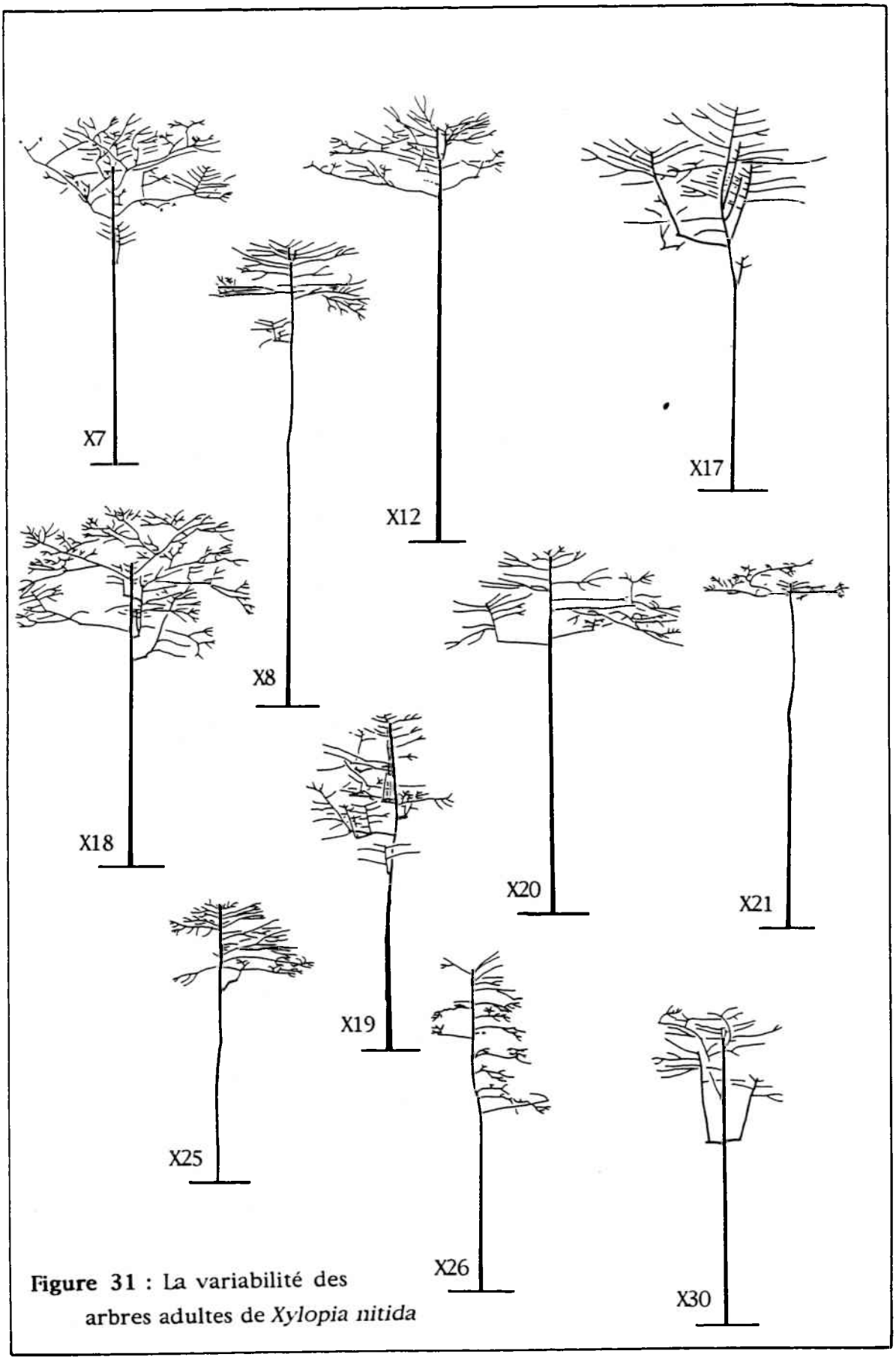


Figure 31 : La variabilité des arbres adultes de *Xylopia nitida*

* **La disposition des rameaux A3** peut conférer à la branche porteuse une symétrie bilatérale (X8, X26). Mais chez certains arbres, des torsions des entre-nœuds amènent ces rameaux dans un plan oblique ou vertical. Les fourches axillées par ces rameaux sont alors décalées et l'un des élément se retrouve en position épitone (X7, X18 et dans une moindre mesure X25).
Chez l'arbre X19, les réitérats totaux sont issus de rameaux situés sous la branche et subissent une réorientation complète.

* **La longueur des rameaux et la possibilité de former des réitérats partiels** : La longueur des rameaux A3 est relativement constante. La variabilité se situe dans la capacité à réitérer partiellement. Chez certains individus (X7, X8, X26 avec 4 ou 5 ordres), cela aboutit à la formation de grands ensembles ramifiés, dont les relais sont de plus en plus basitones et dressés. A l'inverse les individus X17 et surtout X19 et X20 possèdent des branches très pauvres en réitération partielle (1 ou 2 ordres seulement).

* **La distinction entre les catégories d'axes en périphérie de branches** : La différence entre les arbres vient du rapport de croissance entre axes porteurs et axes portés. Sur les grandes branches obliques des arbres X7, X12 ou X18 on peut observer de petites cicatrices de rameaux A3 disposées dans le plan horizontal, traduisant l'existence des petits A3 au début de leur développement. Puis quelques fourches bien développées se sont formées et enfin, en bout de branches, des réitérats partiels de A3. Cependant à l'extrémité des axes il est souvent difficile de distinguer à la jumelle, la différence entre un A'2 et un ensemble de rameaux A3 réitérés.
Chez les individus ayant des branches A2 grêles et courtes et formant des réitérats totaux (X17, X19), la distinction entre les catégories d'organes est plus nette.

* **La présence de réitérats totaux** : Les arbres possédant de nombreux réitérats totaux comme X17 et X19 ne sont pas fréquents. Ces réitérats totaux sont portés par des branches courtes et horizontales.
D'autres individus comme X8 avec un seul réitérat total, ou X23 sans réitérat, possèdent des axes comparables, mais des fourches plus abondantes.
Sur les grandes branches obliques, on observe plutôt des fourches positionnées à la verticale (X7, X12, X30).

Ainsi trois types d'individus ressortent de l'analyse de ces tableaux. Certains,

tel X8, restent proches de l'unité architecturale, d'autres ont formé de grandes branches très redressées et fortement réitérées (X7) et enfin certains portent des réitérats totaux retardés (X19).

3.3.1. La description du grand arbre proche de l'UA2

L'individu X8 mesure environ trente-cinq mètres de hauteur.

* **Le tronc** est rectiligne et porte une cime réduite au 1/8 de sa hauteur. Il est resté dominant sur la presque totalité de sa hauteur, ce n'est qu'au niveau des deux derniers mètres qu'une fourche s'est formée. Sa croissance en diamètre est forte et les cicatrices de branches, peu visibles.

* **La cime** est constituée d'un nombre faible de branches toutes regroupées au sommet du tronc. Celles situées le plus haut et qui sont insérées sur les deux axes de la fourche sont de petite taille, légèrement obliques, formées de quatre fourches successives et de rameaux de dimensions réduites.

Une vingtaine de grandes branches situées sous la fourche et régulièrement espacées, constituent l'infrastructure de la cime. Elles mesurent une dizaine de mètres de long, sont insérées avec un angle ouvert proche de 90° et leur orientation est horizontale. Elles sont caractérisées pour la plupart par l'existence d'un axe dominant linéaire ou par une seule fourche aux axes égaux. Certains A'2 sont très faiblement développés formant avec l'axe qui les porte des fourches aux éléments inégaux.

Les rameaux A3 sont en règle générale assez courts, et faiblement réitérés avec le plus souvent trois ordres de réitérats partiels.

Sur les branches les plus basses, deux petits réitérats totaux se sont formés de manière très retardée en position distale.

3.3.2. Description de l'arbre métamorphosé

Les individus X7 et X18, de forme et d'architecture très semblables, sont deux exemples de grands arbres dont les longues branches plus dressées que la moyenne, montrent une tendance à la métamorphose. La présence de grandes branches obliques est reliée à une perturbation dans la dominance du tronc.

L'arbre X7 est décrit à titre d'exemple.

* **Le tronc** : Rectiligne sur toute la partie exempte de branches, le tronc a connu des perturbations dans sa dominance à deux périodes distinctes. Il peut ainsi être décomposé en trois parties. Une portion basale, la plus importante, rectiligne et de gros diamètre, n'a conservé que deux grosses branches obliques.

Lui succède une zone où les branches sont regroupées au sommet des modules. Cette portion de tronc a de nouveau subi un fort rétrécissement au dessus des deux plus grosses branches de l'arbre. A son sommet on observe un relais de petit diamètre, émis après une longue période d'arrêt ou une mort d'apex.
Deux petits réitérats totaux, apparus de manière très retardée, se sont également formés sur des moignons de branche élaguée.

* **La cime** : Les deux plus grosses branches de l'arbre fournissent la majeure partie de la couronne. Elles ont une orientation oblique et sont abondamment ramifiées. Elles sont formées à la suite d'une succession de mort d'apex du tronc où l'on peut observer de nombreuses cicatrices de branches élaguées.
Elles sont constituées de grandes fourches dont certaines ont des éléments très dressés. Cinq à huit séries de fourches se succèdent, et sur les parties les plus basales, on peut observer des cicatrices de petits axes A3 espacées et régulièrement disposées. A l'extrémité de certains modules de branches, en position périphérique, des éléments de fourches ont adopté une orientation de croissance verticale, avec une phyllotaxie qui, distique au départ, devient peu à peu spiralée.

* **La réitération partielle** : En périphérie de la cime, la distinction entre les axes A'2 de petite taille et les A3 de grande taille est difficile avec les moyens d'observation utilisés. Quand les axes A2, ou A'2 sont encore jeunes, on peut les distinguer par leur ramification continue et la réitération retardée en position acrotone sur les rameaux A3. Mais avec l'âge et l'élagage des rameaux latéraux, ces remarques ne sont plus possibles. Les rameaux A3 émettent trois à quatre séries de réitérats partiels, le plus souvent en position basitone.

* **La réitération totale** : Deux réitérats totaux retardés, de petites tailles, se sont formés. L'un d'eux est mort, le second est composé de branches A2 courtes, sans fourches, ramifiées à la manière d'un tout jeune arbre.
En périphérie de la cime, la présence d'éléments de fourches de plus en plus dressés, a conduit à la formation de réitérats totaux.

3.3.3. Description de l'arbre à réitération totale retardée

L'individu X19 possède une cime relativement étroite en comparaison de l'arbre X7 précédemment décrit.

* **Le tronc** est légèrement sinueux et son diamètre relativement faible. Il se termine par une petite fourche aux éléments inégaux.

* **Les branches** : La cime est constituée de branches grêles, réparties sur une grande hauteur et séparées par de longues zones élaguées.
Celles du sommet de la cime sont très courtes et de faibles diamètres, avec de petites fourches. Leur croissance est horizontale. Les rameaux A3 sont petits, faiblement réitérés, avec une disposition selon deux orthostiques situées dans un plan vertical ou, le plus souvent, oblique.
Plus bas, les branches qui persistent sont horizontales et portent pour certaines des réitérats partiels ou, fréquemment, des réitérats totaux.
La plupart des rameaux A3 sont linéaires, peu réitérés partiellement (seulement deux séries de fourches) et sont élagués rapidement.

* **Les réitérats totaux** sont nombreux et une même branche peut en porter plusieurs. Leur hauteur ne dépasse guère cinq mètres, avec un axe principal grêle. Chez cet individu les bourgeons à l'origine du développement des réitérats totaux, situés à l'aisselle de rameaux A3, sont pour la plupart disposés à la face inférieure de la branche.
Les branches des réitérats totaux sont courtes, horizontales, ramifiés en A3, avec de rares petits réitérats partiels A'3. Ces rameaux sont souvent insérés dans un plan oblique ou vertical par rapport à la branche.

Un deuxième individu à réitération totale peut être également brièvement décrit. Cet arbre (X17) possède une grande cime très feuillée et envahie par des lianes, ce qui rend difficile une observation détaillée. Cependant il possède la particularité par rapport aux autres arbres rencontrés d'avoir formé des réitérats totaux sur le tronc. Contrairement à ce qui se produit chez les autres individus au niveau d'une fourche, le brin latéral s'est fortement développé.
Cet arbre possède également deux réitérats totaux sur deux branches basales. L'un d'eux est formé d'un grand axe principal, sur lequel les branches sont élaguées à la base. Celles qui persistent au sommet sont longues, d'orientation oblique, avec un petit nombre de fourches.
Les rameaux sont courts, peu ramifiés et situés dans le plan horizontal par rapport à la branche.

Qualea rosea Aublet VOCHYSIACEAE

Gonfolo

Herbier : CL 208

1. Présentation générale de l'espèce

Qualea rosea est une espèce sempervirente de l'Ouest de l'Amazonie et des Guyanes (Stafleu 1953). Elle est fréquente en Guyane où elle est couramment exploitée comme source de bois d'œuvre sous l'appellation de *gonfolo rose.*

L'arbre peut atteindre de grandes dimensions (plus de cinquante mètres) et sa cime en chou-fleur émerge fréquemment de la voûte forestière. L'écorce est rose à brun clair, légèrement écailleuse, et les arbres les plus gros forment des empattements peu importants à leur base.

Les feuilles, opposées décussées, sont vert sombre, lancéolées et terminées par un acumen. Les petites stipules sont triangulaires. La nervure principale est proéminente et ailée face inférieure, et les nervures secondaires sont très fines, peu apparentes, perpendiculaires à la nervure principale et parallèles entre elles.

Les fleurs s'épanouissent de Septembre à Novembre (Loubry 1994) et des floraisons spectaculaires ont lieu certaines années. Les fruits sont des capsules arrivant à maturité trois mois plus tard (Sanoja 1992).

2. Le développement architectural du gonfolo

Deux unités architecturales et quatre catégories d'organes caractérisent le développement architectural de *Qualea rosea.* Cette espèce a été étudié par Sanoja (1992) et la description qui suit en est un résumé.

2.1. La structure de l'UA1

Le développement de *Qualea rosea* se fait selon le mode sympodial. Le module élémentaire composant l'UA1 chez un gonfolo d'une dizaine de mètres (Figure 32a) est composé d'un axe principal orthotrope, à croissance définie. Ces modules sont monopodiaux, composés d'une série de trois à quatre unités de croissance et se terminent par la mort de l'apex. La croissance de cet axe

Tableau 11 : Récapitulation de la première unité architecturale chez *Qualea rosea*

UA1		A1	A2	A3
Structure	_____	Monopodial	Monopodial	Monopodial
Croissance laire	Modalité	Rythmique	Rythmique	Rythmique
	Direction laire	Orthotrope	Plagiotrope	Plagiotrope
	Direction llaire	Verticale	Horizontale	Horizontale
	Durée de vie ou longueur	Définie (1 à 3 UC)	Définie (1 à 3 UC)	Définie (4 UC)
	Symétrie	Radiale	Bilatérale	Bilatérale
Structure des UC	Marqueur des arrêts de croissance	Entre-nœuds courts et une paire de petites feuilles	Entre-nœuds courts et une paire de petites feuilles	Entre-nœuds courts et une paire de petites feuilles
	Types d'UC	Ramifiée	Simple	Simple
Ramification	Modalité	Rythmique	Rythmique	Non ramifié
	Chronologie	Immédiate	Retardée	_____
	Localisation	Acrotonie	Acrotonie	_____
	Angle d'insertion des axes latéraux	_____	± 90° par rapport au tronc	Perpendiculaire à la branche
Feuilles	Phyllotaxie	Opposée-décussée	Opposée-décussée	Opposée-décussée
	Forme	Lancéolées	Lancéolées	Lancéolées
	Aisselle	*pas de données*	*pas de données*	*pas de données*
Floraison	Modalité	Stérile	Stérile	Stérile
	Localisation	_____	_____	_____

est rythmique et sa phyllotaxie est opposée décussée.

La ramification de cet axe est rythmique. Les branches sont acrotones sur les unités de croissance et disposées par paires. Le développement des branches A2 est immédiat, leur croissance horizontale et rythmique. Les feuilles sont opposées décussées et disposées dans le plan horizontal par torsion des entre-nœuds ; les branches ont ainsi une symétrie bilatérale.
Ces branches ont un développement sympodial. Les modules de branches sont formés de une ou deux unités de croissance et se terminent par la mort de l'apex. Un bourgeon sous-jacent se développe et prend le relais. Parfois ce sont deux axes qui se forment et l'un d'eux est souvent dominant sur l'autre. Ces axes A3 ont alors une croissance plus réduite, comportant au plus quatre unités de croissance. Ils sont peu lignifiés, grêles et non ramifiés et leur durée de vie est brève.

2.2. La structure de l'UA2

Elle peut être décrite sur un arbre de 16 mètres de haut qui possède une couronne en ogive au feuillage dense (Figure 32b).

La base du tronc, jusqu'à dix mètres de haut environ, est constitué de la succession linéaire de modules de l'UA1, désignée sous le terme de sympode monochasial. Le relais provient d'un bourgeon latéral écailleux, sous-jacent à l'apex avorté.
Au-dessus de cette hauteur, l'extrémité des modules se termine par deux relais ; la ramification est sympodiale dichasiale. Cependant ces deux relais ne sont pas équivalents : l'un a prolongé la construction du tronc alors que l'autre s'est infléchi et a constitué une branche.
Dans la plupart des cas, la mort de l'apex du tronc a entraîné un enchaînement de morts d'apex sur plusieurs relais successifs, à court terme. Il se forme des figures complexes de deux ou trois modules de petite taille qui se succèdent, correspondant à des zones de ramification complexes. Plusieurs relais bifurqués se sont ainsi formés sur une courte longueur.

La structure des branches est hétérogène et deux catégories peuvent être distingués.
Les unes correspondent à la partie terminale et infléchie des modules du tronc. Elles sont constituées par une succession acrotone de modules à symétrie bilatérale, aboutissant à la formation d'un système ramifié horizontal à oblique, plus ou moins linéaire ou divariqué.

Les autres, plus longues et horizontales, sont situées en position basitone sur les unités de croissance du tronc.
Les branches situées au sommet du jeune arbre sont dressées. Elles sont formées d'un axe central A2 linéaire, à ramification rythmique, basitone et immédiate. A leur extrémité, certaines branches présentent une inflexion vers l'horizontale. Leur croissance s'est ralentie, et leur extrémité est en train de mourir. La poursuite de la croissance est réalisée par un rameau séquentiel porté au niveau de la zone de courbure, sur la face supérieure de la branche.

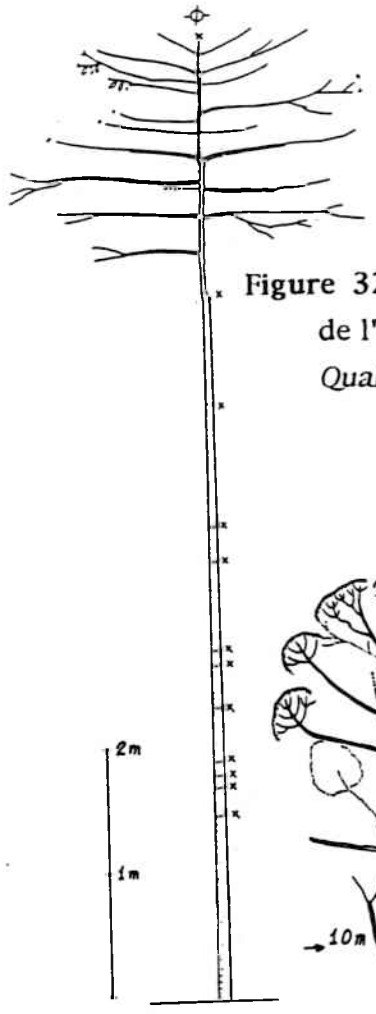
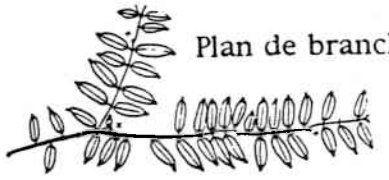


Figure 32b : La structure de l'UA2 chez le jeune *Qualea rosea*



Plan de branche de l'UA1

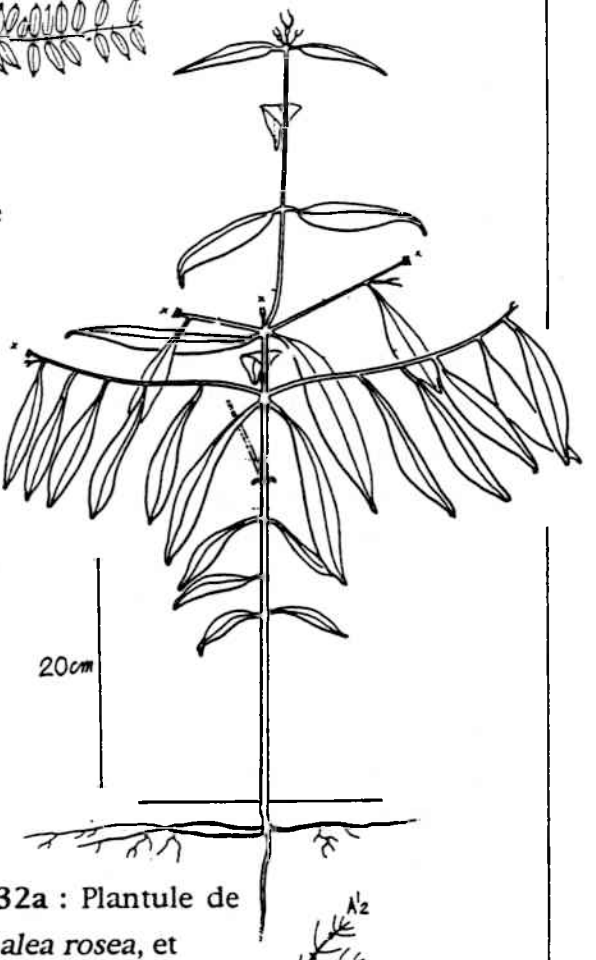
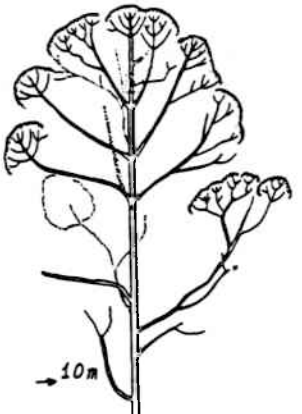
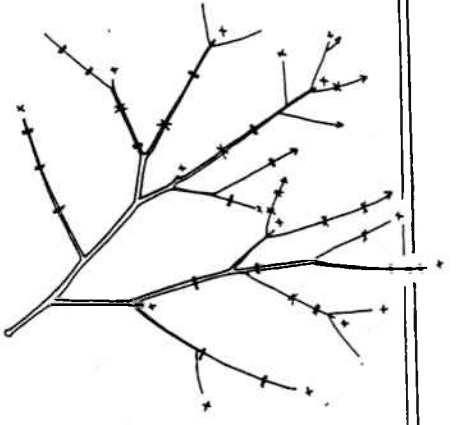
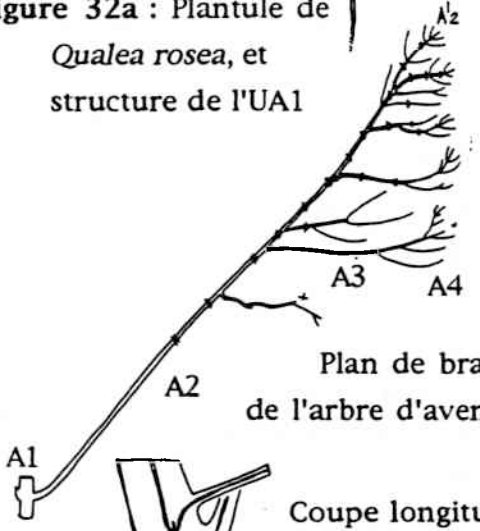


Figure 32a : Plantule de *Qualea rosea*, et structure de l'UA1

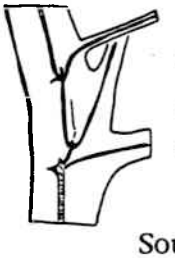




Plan de branche de l'UA2



Plan de branche de l'arbre d'avenir



Coupe longitudinale au niveau d'une extrémité de module

Figure 32c : L'arbre d'avenir

Source : Sanoja (1992)

Tableau 12 : Récapitulation de la seconde unité architecturale de *Qualea rosea*

UA2		A 1	A 2	A 3	A 4
Structure	_____	Sympodiale	Sympodiale	Monopodiale	Monopodiale
Croissance	Modalité	Rythmique	Rythmique	Rythmique	Rythmique
I^aire	Direction I^aire	Orthotrope	Plagiotrope	Plagiotrope	Plagiotrope
	Direction II^aire	Verticale	Oblique	Oblique	Oblique
	Durée de vie ou longueur	Indéfinie	Longue 2-3 m ou 15-20 UC	Moyenne 4-10 UC	Très brève 1-4 UC
Ramification des modules	Modalité	Rythmique	Rythmique	Rythmique	_____
	Chronologie	Immédiate	Immédiate	Immédiate	Non ramifié
	Localisation	Acrotone, systématique sur 2 nœuds	Acrotone, sur 1 ou 2 nœuds de quelques UC	Acrotone, sur 1 ou 2 nœuds de quelques UC	_____
	Angle d'insertion	± 90 °	± 80°	± 80°	_____
Divers					
Symétrie	_____	Radiale	Bilatérale	Bilatérale	Bilatérale
Structure des UC	Marqueur des arrêts de croissance	Entre-nœuds courts et cataphylles	Entre-nœuds courts et cataphylles	Entre-nœuds courts et cataphylles	Entre-nœuds courts et cataphylles
	Types d'UC	Ramifiée	Ramifiée	Ramifiée	Simple
	Ramification des UC	Basitone	Basitone	Basitone	
	Nombre d'entre-nœuds	*Pas de données*	*Pas de données*	3-6 EN	3 EN
Feuilles	Phyllotaxie	Opposée-décussée	Opposée-décussée	Opposée-décussée	Opposée-décussée
	Forme	Simple, elliptique	Simple, elliptique	Simple, elliptique	Simple, elliptique
Floraison	Modalité	Stérile	Fertile à long terme	Fertile	Fertile
	Localisation	_____	Terminale et subterminale	Terminale et subterminale	Terminale et subterminale
Écorce et aspect externe		Rhitidome brun clair, peu écailleux, cassant	Rhitidome brun roux, écailleux, traces des lignes stipulaires	Rhitidome brun, lisse, lignes stipulaires marquées, glandes persistantes	Cortex vert, glabre, luisant. Stipules triangulaires larges, glandes urcéolées
Section des axes		Circulaire	Ellipsoïde	Carrée ellipsoïdale	Carrée obtuse

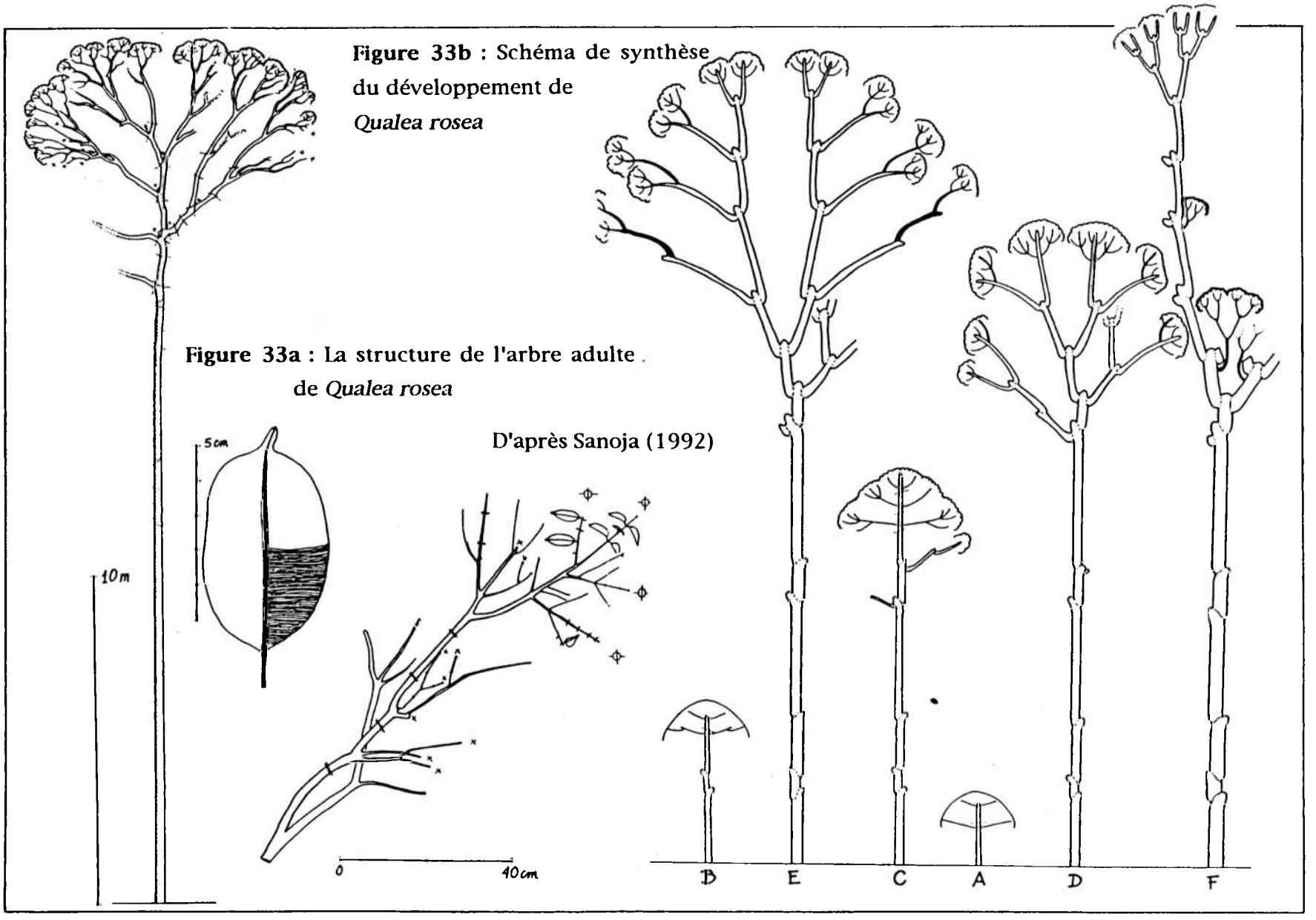


Figure 33b : Schéma de synthèse du développement de *Qualea rosea*

Figure 33a : La structure de l'arbre adulte de *Qualea rosea*

D'après Sanoja (1992)

Les branches situées à la base de la cime présentent une structure intermédiaire entre celle du sommet du jeune arbre et cellee décritee pour le stade précédent.

Les rameaux A3 sont obliques et orientés vers l'apex de la branche porteuse. Les plus longs sont constitués de trois à six unités de croissance. Leur ramification est immédiate, rythmique, acrotone sur les branches basses et basitone sur les branches hautes.
Les axes A4 sont fins, courts, non ramifiés et peu lignifiés. Ils sont formés de une à trois unités de croissance. On les rencontre sur toutes les branches mais ils sont plus abondants dans la partie supérieure de la cime.

2.3. La structure de l'arbre du présent

Il mesure environ vingt-cinq mètres et son feuillage sombre, forme une coupole hémisphérique caractéristique (Figure 33a).

Le tronc a poursuivi sa croissance selon le mode sympodial et par augmentation de son UA2. Les décrochements dus à la superposition des modules ont été effacés au cours de la croissance en diamètre. Au sommet de l'arbre les substitution d'apex sont marqués par des décrochements et des rides circulaires.
La cime a commencé à se constituer et des fourches se sont formées. Leur mise en place se réalise selon un processus semblable à ce qui se produit en fin de module lors de l'élaboration du tronc. Mais contrairement à ce qui se passait au stade précédent, les deux relais issus du sympode sont presque équivalents et se sont érigés en deux axes ayant les caractéristiques du tronc. Plus la fourche est apicale et plus l'équivalence de ses deux parties est manifeste et durable.

L'extension des branches s'est produite par le développement préférentiel des axes issus des portions monopodiales des modules, en général insérés sur la partie convexe du module porteur. La partie terminale des branches, située au-delà de ces axes favorisés, a subi un ralentissement de son développement et elle est en cours d'élagage. Les branches sont ainsi constituées d'arceaux qui se succèdent en position épitone.

Au sommet de l'arbre, les structures ramifiées sont constituées de trois types d'axes. L'axe central (A2) est monopodial, orthotrope à symétrie radiale et de

section circulaire. Il se ramifie de manière rythmique, immédiate sur un ou deux nœuds de la zone médiane des unités de croissance. Les rameaux qu'il porte (A3) sont obliques, à ramification immédiate et rythmique, à section plus ou moins rectangulaire. Ils sont constitués de deux ou trois unités de croissance ramifiées dans leur zone médiane.
Les axes ultimes (A4) sont plus courts, formés de une ou deux unités de croissance. Ils sont fins, à section est rectangulaire, peu lignifiés, non ramifiés et leur durée de vie est réduite.

Sur tous les types d'axes, la phyllotaxie est opposée décussée. Les feuilles sont plus coriaces que celles des stades précédents, et portées uniquement sur la dernière unité de croissance de chaque axe.
La sexualité apparaît à ce stade. Les inflorescences sont terminales ou situées à l'aisselle des feuilles distales des axes périphériques à section rectangulaire.

La construction de la cime du *gonfolo* s'effectue par redressement progressif des branches et la généralisation de ce phénomène conduit à la métamorphose. Le développement va se poursuivre ainsi et l'arbre va pouvoir dépasser la canopée forestière en empilant des structures modulaires de plus en plus réduites. La dynamique de croissance est résumé par le schéma de la figure 33b.

3. La variabilité architecturale chez *Qualea rosea*

Sanoja (1992) mentionne de grandes différences dans la longueur des modules constituant le tronc, pour des individus se trouvant en sous-bois. Il détermine également une différence dans la hauteur du tronc, dans le nombre des branches maîtresses composant la cime, leur linéarité. La couronne des arbres adultes comporte un nombre variable de branches, qui sont plus trapues si elles sont peu nombreuses.
La linéarité des branches est due, selon Sanoja, à la discrétion des arcures et des moignons de branches (reprise de croissance des relais dans le prolongement, et atténuation efficace par la croissance secondaire de décrochements consécutifs au développement sympodial). Sur certains arbres les courbures sont pratiquement indistinctes.
Tous les individus ne sont pas capables de devenir émergents, et leur état de régression avancé laisse supposer qu'ils ne vont pas pouvoir dépasser la voûte.

En ce qui concerne la variabilité de la forme de la cime des grands arbres, ayant atteint ou dépassé la canopée, deux tendances peuvent être rencontrées : des arbres à cime hémisphérique -chez lesquels on peut également trouver des arbres à cimes emboîtées- et des arbres à cime plate.

La variabilité de la cime des gonfolos a été principalement analysée sur des individus émergents (treize individus) et trois arbres plus jeunes.

3.1 La variabilité chez les individus d'avenir

Trois arbres, dont la hauteur est voisine de 25 mètres, ont pu être observés. Ces trois individus présentent des formes extrêmement différentes : l'un possède une cime aplatie avec de longues branches horizontales et le second une cime en ogive et des axes latéraux métamorphosés. La variabilité observée (tableaux n° 146 à 148 page 338 et Figure 34) repose sur :

* **La rectitude du tronc** : Chez l'individu Q15, le tronc présente un décrochement. A l'extrémité d'un module, une branche latérale de taille importante s'est mise en place, et s'est élaguée tardivement.

Il est beaucoup plus rectiligne dans le cas de Q16. Les relais ont été des sympodes monochasiaux sur une plus grande hauteur de tronc, et les axes latéraux de petites dimensions. De plus les branches ont un diamètre inférieur à celles de l'individu Q15 au moment de leur mort et la croissance secondaire a complètement masqué les cicatrices d'élagage. Chez l'arbre Q14, on observe un cas intermédiaire, où la succession des modules n'est pas parfaitement rectiligne.

* **La forme des branches** : Chez l'individu Q15 les branches, de gros diamètre sont horizontales et, dans la plupart des cas, tortueuses. Le développement d'un module de branche ne se fait pas dans le prolongement de celui qui l'a émis.

Celles de l'individu Q14 sont plus petites et rapidement élaguées. Dans le cas de l'arbre Q16, elles sont grandes avec une orientation oblique.

* **La forme de la fourche terminale** : Dans le cas de l'individu Q15, la fourche terminale est constituée d'axes aussi tortueux que les branches. Pour Q16, la fourche terminale, l'une des premières constituant la cime, est formée de deux axes dressés dont l'un prend légèrement l'avantage sur l'autre (direction de croissance plus dressée, diamètre légèrement plus important, pas de mort d'axe...). Quant à l'arbre Q14, il a déjà formé plusieurs fourches dont les éléments ont des diamètres et des longueurs très différents.

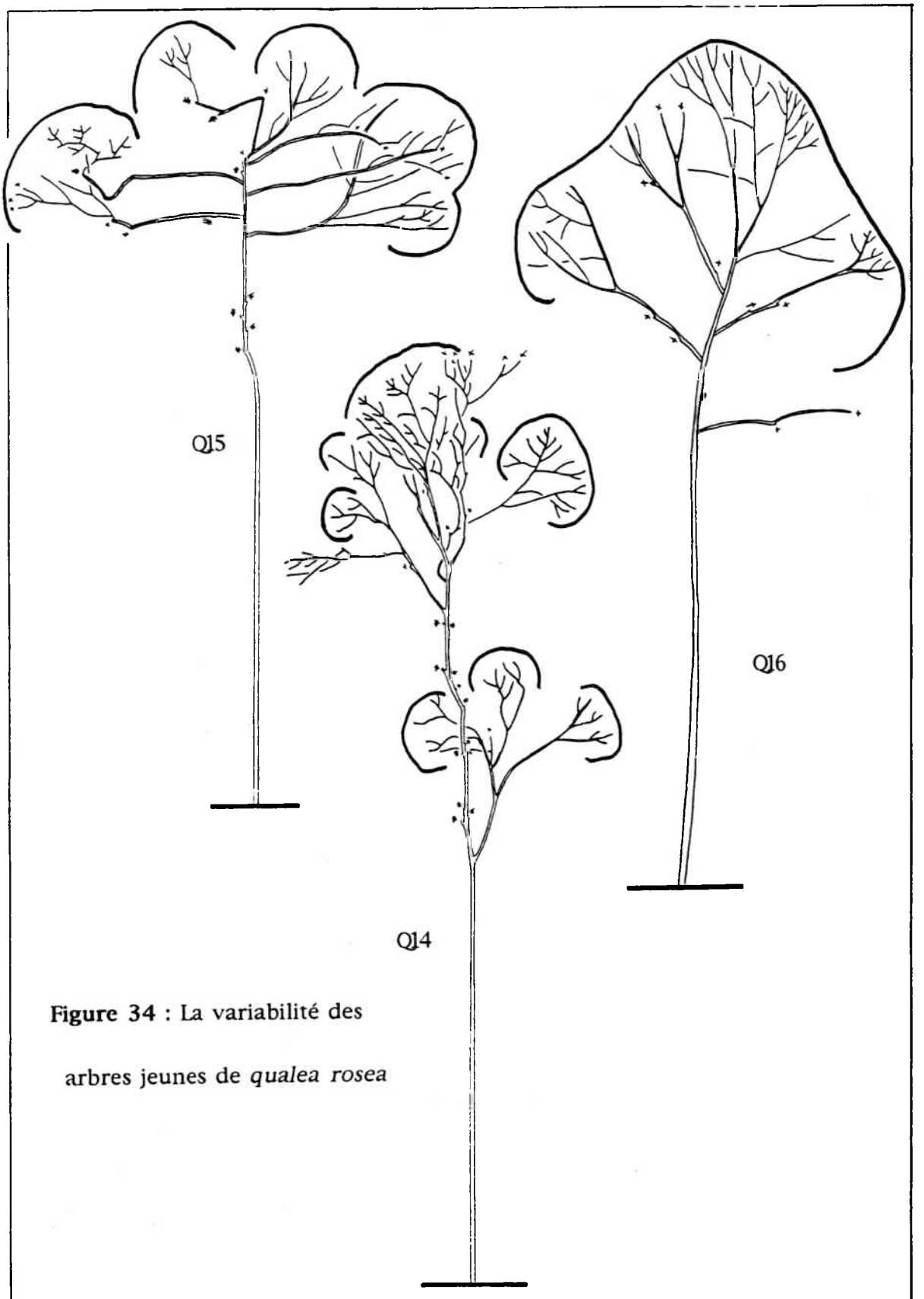


Figure 34 : La variabilité des arbres jeunes de *qualea rosea*

* **La physionomie générale de la cime** : Ces caractères se combinent pour donner à la cime des arbres Q14 et Q15 une forme éclatée en cimettes étalées, alors que celle de Q16, en ogive, présente un feuillage plus dense et regroupé en une masse homogène.

Les individus Q15 et Q16 servent d'exemple pour la description d'individus de formes différentes.

3.1.1. Description de l'arbre "moins"

Le jeune arbre à cime aplati, Q15, se caractérise par un tronc formé de deux parties rectilignes, séparées par une zone plus sinueuse. Cette sinuosité correspond à la fin d'un module ayant formé deux relais dont l'un s'est élagué. Des cicatrices d'élagage de branches sont visibles, aussi bien à la base qu'à l'extrémité de la deuxième moitié du tronc. Le tronc se termine également par une fourche, qui n'est pas située dans son prolongement mais déviée sur le côté. Une partie de la fourche est orientée à l'oblique, l'autre est plus verticale mais elle est sinueuse : les relais des modules sont insérées à 90° et certains sont horizontaux au lieu d'être verticaux.
Les cinq branches situées sous la fourche sont horizontales. Leur extrémité est constituée d'axes grêles qui se redressent dans certains cas. Ces branches sont sinueuses, les modules se succédant parfois à angle droit. Les marques d'élagage sont souvent très visibles car peu englobées par la croissance en épaisseur. Le diamètre à la base des branches est peu différent de celui du tronc au niveau du point d'insertion.

3.1.2. Description d'un arbre "plus"

Bien qu'il existe probablement des individus plus proches de l'arbre "plus", l'individu Q16 est celui des trois qui s'en éloigne le moins ! Il possède un tronc régulier légèrement incurvé au niveau de la base de la cime, puis reprenant une croissance verticale par la présence d'une fourche. Les branches sont obliques, formées de trois à quatre modules se suivant de manière rectiligne et se terminant par des petites fourches. Elles sont ramifiées jusqu'à l'ordre 5. Leur diamètre basal est nettement plus faible que celui du tronc au niveau de leur point d'insertion.
Une des branches les plus sommitales est morte et en cours d'élagage. Elle correspond à une fin de module de tronc dont la durée de vie est inférieure à celle des branches formées dans leurs parties monopodiales.

3.2. La variabilité chez les arbres du présent

Treize arbres ont été étudiés. Les différences sont données dans les tableaux (n° 149 à 161) page 341 et Figure 35.

La variabilité de la cime se traduit par des cimes qui peuvent prendre trois formes différentes. Certains arbres ont une cime aplatie, chez d'autres elle est hémisphérique et enfin certains individus possèdent deux cimes emboîtées.

- Les grands arbres à cime hémisphérique sont Q1, Q6, Q9 et dans une moindre mesure Q11
- Les grands arbres à cime aplatie : Q3, Q8, Q10, Q12 et les arbres à petite cime Q4 et Q5
- Les arbres à cime double : Q2, Q7, Q13 et Q17

A ces différents types de cime correspondent les caractéristiques suivantes :

* **La persistance du tronc** : Deux modes de construction de la cime ont été mis en évidence.

Chez certains individus un tronc persiste toute la durée de la vie de l'arbre. L'orientation de croissance du tronc des individus Q7 ou Q9 est sensiblement déviée, mais à chaque fourche, l'un des deux brins a conservé un diamètre légèrement ou notablement supérieur à l'autre, si bien qu'il se dégage un axe principal. Ainsi le tronc conserve une dominance tout le long de la cime. Il est constitué par les brins de fourches les plus verticaux, situés dans le prolongement le plus direct du sympode précédent. La partie la plus petite en diamètre est déviée sur le côté, d'environ quarante-cinq degrés, et à l'origine d'un grand complexe ramifié aux caractéristiques intermédiaires entre celles d'une branche et d'un tronc.

En revanche, chez des individus Q3, Q4, Q5, Q8, Q10 ou Q12 le tronc se divise en un système de fourches de diamètre équivalent.

Le grand arbre Q1 représente un cas intermédiaire où le tronc se résout après la formation de trois fourches successives. Dans le cas de Q2 ou Q13, l'extrémité du tronc s'est élaguée ou cassée et ce sont des axes latéraux qui ont participé à la construction de la cime.

* **La rectitude des axes** : Les axes principaux de la majorité des arbres sont rectilignes et la présence d'anciennes fourches n'a pas provoqué de fortes déviations. Par contre, chez les individus Q4, Q5 le tronc présente dans la seconde moitié de sa hauteur des marques nettes de l'élagage des axes. De plus le tronc de Q4 finit par s'incurver à une certaine distance de la première fourche. Chez les individus Q9 ou Q10 on observe la marque de la présence

ancienne de grands axes élagués, qui ont entraîné une déviation du tronc.

* **La disposition des axes** : Les axes des arbres Q3, Q8 ou Q10 par exemple ont des angles d'insertion faibles, ils sont plus redressés et aussi plus rectilignes que ceux de Q5, Q6 ou Q9. Il en découle une différence entre ces deux groupes d'arbres : il est difficile de distinguer chez les premiers les axes principaux des branches qui, soit ont disparu très tôt, soit ont acquis les mêmes caractéristiques que l'axe porteur.

* **La distance moyenne entre les fourches** est grande chez les arbres Q3, Q8, Q9, et chacun des axes est formé de plusieurs modules superposés. Par contre dans la cime de Q2, Q4, cette distance est comparativement très réduite et la quasi-totalité des brins de fourches a été conservée.
Chez la plupart des arbres on observe une alternance de fourches proches les unes des autres, avec de longues portions d'axes linéaires. Ceci est particulièrement marqué chez les plus grands arbres comme Q3, Q6, Q8 ou Q9.

L'angle d'insertion, la différence de diamètre entre les éléments de fourche et la distance entre les fourches sont les principaux caractères qui, combinés, induisent les différents types de cime. Afin d'illustrer ces résultats, les arbres suivants sont décrits :

3.2.1. Les arbres du présent à cime plate

3.2.1 Description de l'arbre "moins"

Cet arbre (Q4) mesure environ trente-cinq mètres. Isolé en bordure de piste après des travaux forestiers, il comporte un tronc rectiligne jusqu'à la moitié de sa hauteur. A la suite de quoi il devient légèrement incurvé et sinueux : les modules ne sont plus parfaitement verticaux à leur extrémité. Le relais ne se place pas dans le prolongement du précédent mais forme avec celui-ci un angle ouvert. Dans sa partie la plus haute, de nombreuses cicatrices de branches, non masquées par la croissance secondaire, sont encore visibles.
Le tronc se divise en trois branches maîtresses issues de deux fourches très rapprochées. Celle du milieu est la plus ramifiée et la plus importante. Elle est formée de 7 à 8 modules qui ont émis des brins de fourches équivalents si bien qu'aucun axe dominant ne s'est individualisé. A la base de cette branche maîtresse, de nombreux axes ultimes sont morts.
Les deux autres parties de cet arbre sont moins ramifiées. Le premier module

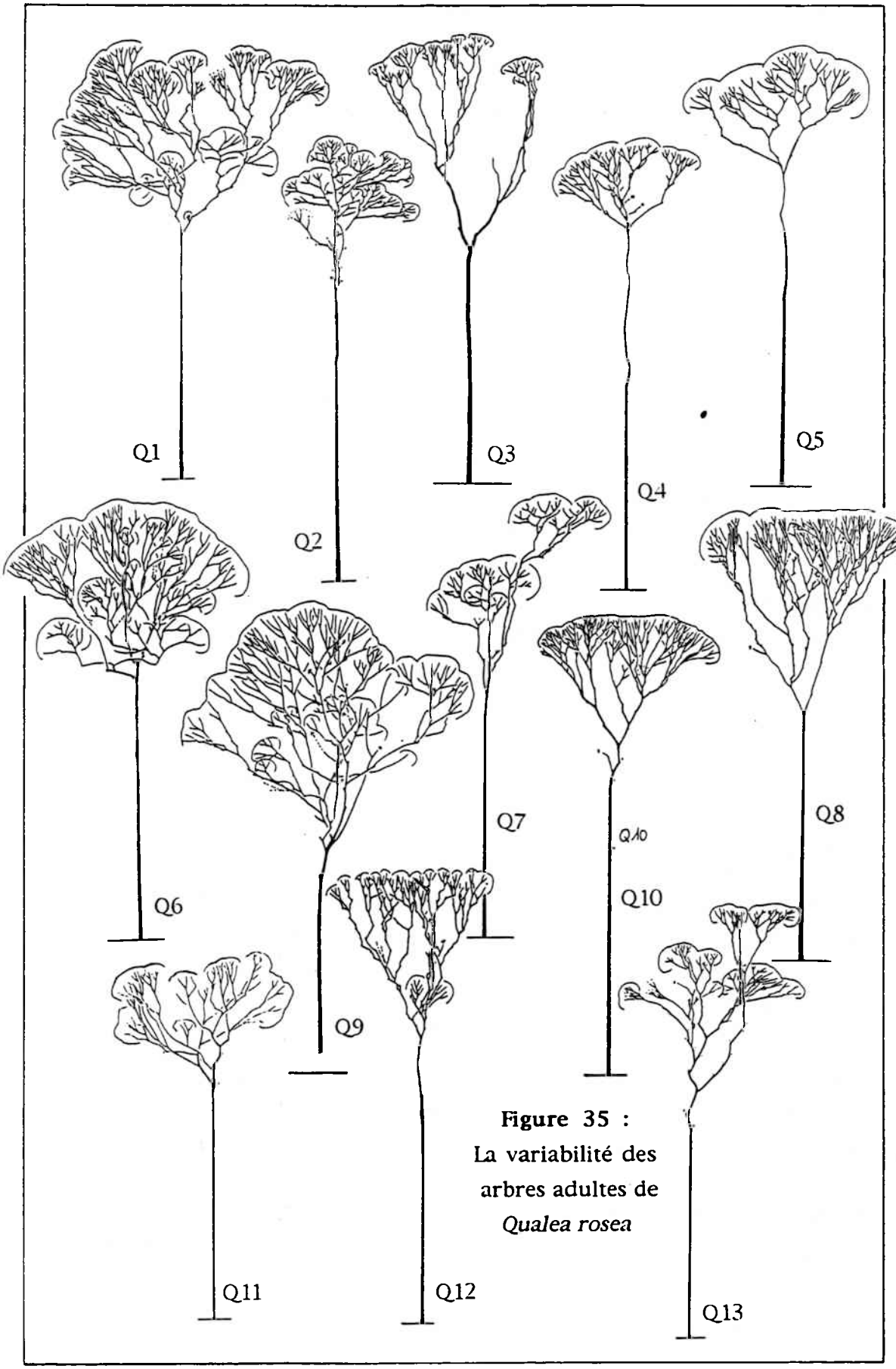


Figure 35 :
La variabilité des arbres adultes de *Qualea rosea*

de chacune est long, puis se résout rapidement en fourches bifides dont l'un des éléments est légèrement plus gros en diamètre que le second.
La majorité des axes terminaux de l'une de ces cimettes sont morts et la branche va s'élaguer dans un avenir proche. On constate sur cet individu que les parties de fourche qui ont le plus gros diamètre sont divisées plus précocement.
Ces trois groupes de branches ont formé entre six et huit séries de modules successifs.

3.2.2. Description de l'arbre "plus"

Très grand arbre de quarante-cinq mètres, Q8 étale des cimettes toutes situées à la même hauteur. Cette disposition donne un aspect aplati à la cime, en forme de pyramide inversée. Le tronc est rectiligne jusqu'à la première fourche, niveau où il s'arrête puisque cette fourche individualise deux grandes branches maîtresses de diamètres équivalents.
Par la suite, on peut observer une alternance de zones de ramification, où souvent deux ou trois séries de petits modules se sont succédées, avec des zones de croissance monopodiale prolongée ou bien de sympodes dichasiaux où l'un des brins a été rapidement éliminé. Les parties de fourche les plus grosses sont celles qui sont, à leur tour, ramifiées les premières ; ainsi, à un même niveau, dans les portions linéaires, les axes ont un diamètre identique.
La cime est constituée, depuis la première fourche jusqu'à la partie feuillée, de 9 à 15 modules dichasiaux nettement visibles provoquant une déviation de l'axe. Chacun d'eux est formé de deux à quatre modules linéaires.
Les angles d'insertion des fourches sont faibles, de vingt à quarante degrés.

3.3. Les arbres du présent à cime hémisphérique

3.3.1. Description de l'arbre "moins"

Il s'agit de l'individu Q13, haut d'une quarantaine de mètres et formé de deux cimes emboîtées.

* **Le tronc** est rectiligne jusqu'au décrochement induit par la première des quatre grandes fourches. Seules les deux supérieures persistent, les deux axes les plus basaux sont élagués laissant de gros moignons cicatriciels. Ces fourches sont constituées d'éléments légèrement inégaux dont une partie a disparue. Au niveau de ces formations latérales, une forte déviation du tronc s'est produite. La partie sommitale du tronc est tombée, laissant un gros moignon dont les bords ont été recouverts par du bois et une écorce

cicatriciels.

* **La cime** est divisée en deux parties, de compositions différentes.
La première fourche est à l'origine de la cimette la plus haute, portée par l'élément de plus petit diamètre mais le plus long. Cet axe, où les marques des anciennes fourches sont nettement visibles, demeure linéaire et non ramifié sur plusieurs mètres. Il se divise ensuite en trois axes principaux, verticaux, issus de deux fourches successives formant un angle ouvert. La plupart des branches et des parties infléchies des modules se sont élaguées, et les axes, peu nombreux qui ont persisté sont dressés, tortueux avec des cicatrices d'élagage nettement visibles. Ces fourches sont également suivies par une zone de modules rectilignes et se terminent par la partie feuillée. L'une des trois cimettes, la moins développée, est en train de mourir.

La deuxième partie de la cime est moins haute, mais plus étalée en diamètre. Les fourches sont proches les unes des autres et ont formé des éléments de diamètres équivalents. Quelques extrémités d'axes sont aussi constituées par une succession d'arceaux telles que des branches.
Cet arbre possède donc un tronc marqué mais qui a fini par perdre sa dominance au profit des formations latérales qu'il a émises, et s'est élagué à la manière d'une branche.

3.3.2. Description de l'arbre "plus"

Cet individu (Q9) est remarquable par sa grande hauteur (environ quarante-cinq mètres) et sa cime est divisée en deux parties hémisphériques.
* **Le tronc** est légèrement incliné mais rectiligne jusqu'à la base de la cime. Une branche maîtresse a été élaguée sous la fourche la plus basale, laissant voir un gros moignon.
Il s'est divisé en trois fourches successives et très rapprochées qui ont permis la formation de grands ensembles ramifiés. Le tronc a ensuite poursuivi sa croissance en mettant en place des fourches à angles ouverts séparées par de longues portions d'axes dominants, sur lesquels les axes latéraux se sont élagués. Le sommet du tronc s'est divisé en un système ramifié où les relais sont équivalents entre eux et où aucun axe ne semble pouvoir dominer. Mais ce processus est apparu tardivement au cours du développement.

* **La cime** : Les trois fourches basales et rapprochées sont à l'origine de cimettes disjointes, situées à des hauteurs différentes.

La première (A) a donné un ensemble très ramifié mais de faible hauteur, à l'origine de la partie la plus basse de l'arbre. Cet axe s'est divisé, lui aussi à son tour en une fourche dont la partie extérieure a été cassée. Au-dessus, on observe une alternance de modules non ramifiés et de sympodes dichasiaux dont les axes s'écartent avec des angles ouverts. Entre chacune de ces fourches il y a deux ou trois modules qui se succèdent de manière plus ou moins linéaire. L'extrémité de chacun de ces axes est individualisée en une petite cimette très éloignée de sa voisine.
A la base, le diamètre de cet axe est important, mais la première fourche dont une partie est cassée, a entraîné une forte diminution des modules suivants.

La seconde formation latérale issue du tronc (B) a été à l'origine d'un système ramifié qui s'est développé en hauteur. La majeure partie de ces axes sont morts et élagués. Le feuillage porté par ces axes se situe en position intermédiaire entre celui des branches issues de (A) et celle du sommet de la cime. On peut remarquer que le premier sympode dichasial formé sur cet axe est apparu plus haut que celui de (A).

La troisième fourche est à l'origine d'un grand ensemble ramifié, dont le feuillage constitue une partie de la base et de la périphérie de la seconde cime. A la base de cet ensemble, s'est constitué un petit "tronc", dont le diamètre est comparable à celui du tronc principal. Cette partie s'est rapidement divisée en deux fourches successives. Les axes qui en résultent sont, tous deux, constitués de longs modules non ramifiés, ou de sympodes dichasiaux dont une partie a été élaguée. Ils participent à la construction de deux cimettes, l'une située dans le prolongement le plus direct a un plus gros diamètre que celle qui a été légèrement déjetée sur le côté (C_1). L'extrémité de (C_1) est peu ramifiée et sa structure est comparable à celle d'une grande branche composée d'arceaux qui se sont succédés.

Les portions d'axes situées entre les fourches sont longues et d'autant plus rectilignes que l'axe possède un diamètre important. Neuf à douze modules se succèdent depuis la première fourche jusqu'à la partie feuillée de l'arbre.

Ainsi la forme hémisphérique de cette cime est due à la différence dans les dimensions des deux brins d'une fourche. A chaque fourche, il s'est donc individualisé une partie tronc et une partie latérale à l'origine d'une portion de cime d'autant plus élevée en hauteur qu'elle se trouve en position distale. Comme chez le jeune arbre, il s'individualise à chaque extrémité de module,

une partie dominante qui poursuit la mise en place du tronc et une partie dominée, légèrement décallée sur le côté, à l'origine des grands axes latéraux.

Eperua grandiflora (Aublet) Bentham CAESALPINIACEAE

Wapa montagne

Wapa courbaril

Herbier : CL 203

1. Présentation générale de l'espèce

L'aire de répartition d'*Eperua grandiflora* est située au Nord-Est du bassin Amazonien et recouvre *grosso modo* le territoire des trois Guyanes (Détienne et Thiel 1988). Cette espèce sempervirente est fréquente sur la piste de Saint-Elie, où les arbres peuvent atteindre et parfois dépasser quarante mètres de haut. Le tronc est cylindrique, avec à sa base des empattements peu développés. L'écorce est gris clair tachée de blanc, rose et gris foncé, le plus souvent lisse, avec des lenticelles groupés en amas horizontaux (Polak 1992). La cime est hémisphérique avec des branches maîtresses dressées.

Les jeunes axes et les feuilles sont glabres. Les feuilles sont paripennées, composées de six folioles, dont le limbe, de forme elliptique à ovale terminé par un acumen, est coriace et symétrique. La marge des folioles est lisse et la nervure médiane, en relief sur la face supérieure. Les deux stipules foliacées persistantes sont de forme arrondie.
Les inflorescences sont de petits racèmes de quelques fleurs mauves (Cowan 1975), dressés au dessus de la cime. La floraison a lieu durant trois mois, de Septembre à Novembre, la croissance des axes se produit en Mai et les fruits mûrissent en mars-avril (Loubry, comm. pers.). Ce sont des gousses circulaires, aplaties, ligneuses contenant une seule grosse graine d'environ cinq centimètres de diamètre.

Le bois d'*Eperua grandiflora* est utilisé au même titre que celui d'*Eperua falcata*, car leurs propriétés technologiques sont comparables, pour la fabrication de poteaux et de bardeaux. Les bois sont d'ailleurs souvent confondus (Détienne et Thiel 1988) sous un même nom vernaculaire : le wapa.

2. Le développement architectural d'*Eperua grandiflora*

Eperua grandiflora se développe conformément au modèle de Troll chez lequel tous les axes sont plagiotropes. Les deux modalités de croissance reconnues par Hallé, Oldeman et Tomlinson (1978) pour les plantes poussant selon ce modèle se trouvent réunies chez cet arbre : c'est un empilement de modules qui se redressent au cours de leur développement. Il en découle l'existence de deux niveaux d'organisation caractérisés chacun par une unité architecturale.

Le "module" ou UA1, correspond à la première variante du modèle : l'axe principal initialement plagiotrope se redresse à la verticale au cours de la croissance en épaisseur. Le deuxième niveau d'organisation (UA2) correspond à la superposition de ces différents modules.

2.1. La structure de l'UA1 ou module

Chez *Eperua grandiflora,* le module (Figure 36a) est formé par un axe principal ramifié, dont la partie basale est dressée, la partie terminale affaissée à l'horizontale.

Cet axe (A1) est monopodial à croissance rythmique, à phyllotaxie alterne et distique. C'est un axe mixte, orthotrope à sa base, plagiotrope à son extrémité. Le caractère orthotrope est acquis progressivement, au cours de la croissance secondaire, par redressement de l'extrémité apicale des unités de croissance successivement mise en place.

Les unités de croissance comprennent à leur base deux ou trois écailles séparées par des entre-nœuds sub-nuls, suivies de trois à cinq feuilles assimilatrices séparées par des entre-nœuds longs. Le bourgeon terminal est protégé par les stipules de la dernière feuille assimilatrice. Les feuilles sont disposées selon deux orthostiques, les unes au dessus des autres, et l'on n'observe pas de torsion des entre-nœuds.

Les aisselles foliaires de l'axe principal abritent un bourgeon latent et sa ramification est rythmique et différée.

Les branches A2 sont situées en position acrotone sur les unités de croissance de l'axe A1. Elles sont plagiotropes à phyllotaxie alterne distique. Leur développement est différé de une unité de croissance par rapport à celle de l'axe porteur. Elles sont monopodiales, à croissance rythmique. Leur longueur n'excède pas quinze unités de croissance à trois ou quatre feuilles

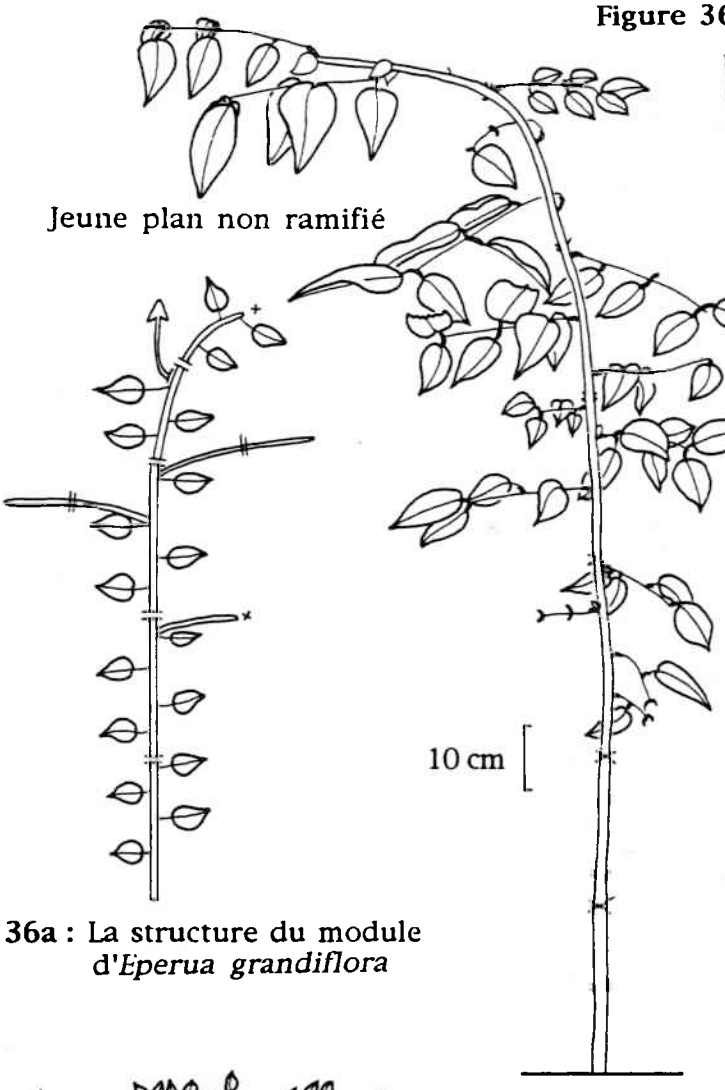


Figure 36a : La structure du module d'*Eperua grandiflora*

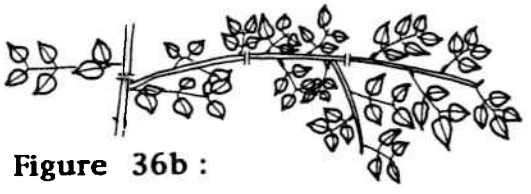


Figure 36b :
Plan de branche ramifiée en A3

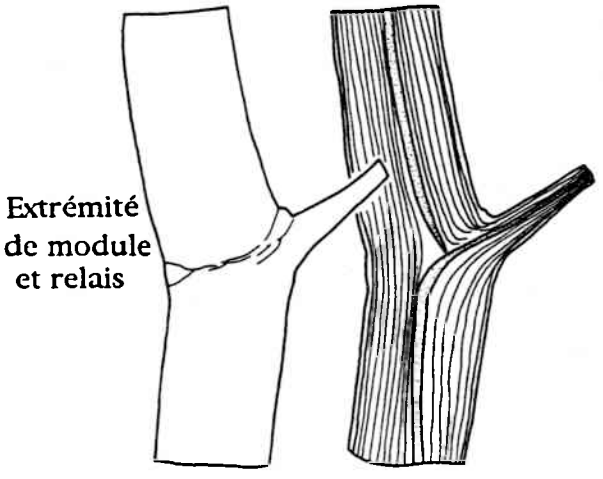


Figure 36d : Arrêt de croissance

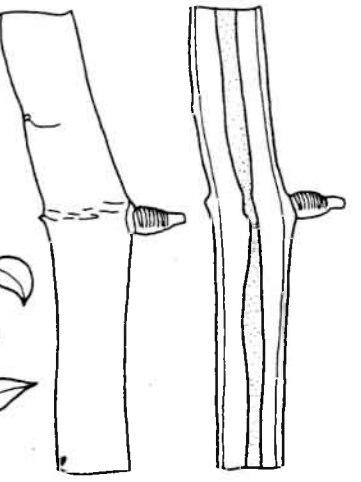
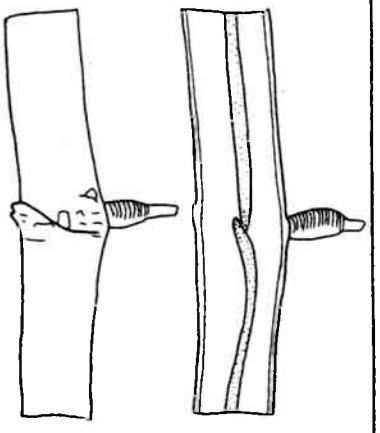


Figure 36e : Mort d'apex



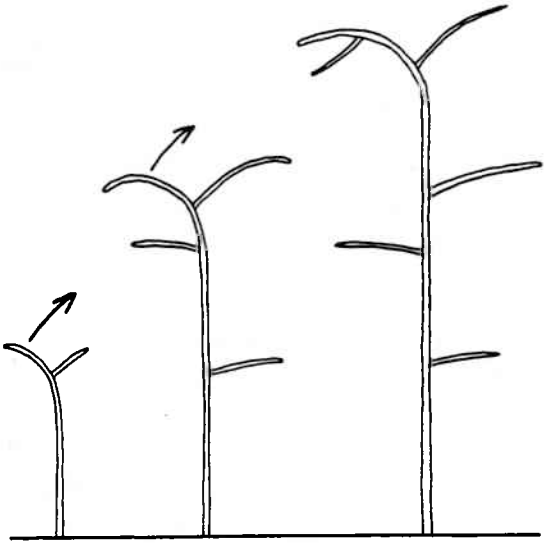


Figure 36c : Redressement des unités de croissance plagiotropes

assimilatrices. Leur ramification est diffuse (Figure 36b).

Les rameaux A3 sont situés en position acrotone ou mésotone sur les unités de croissance des branches A2. Ils sont plagiotropes, à phyllotaxie alterne, distique et leur développement est retardé de une unité de croissance. Leur croissance rythmique est intermittente. Leur brève durée de vie permet la mise en place de trois à cinq unités de croissance portant deux ou trois feuilles chacune. Ces axes ne sont pas ramifiés.

Chez le jeune arbre, les feuilles des branches A2 et des rameaux A3 axillent un bourgeon latent.

Le redressement des axes

Une unité de croissance nouvellement formée est constituée d'une portion de tige et de trois à cinq grosses feuilles séparées par des entre-nœuds longs. Ces organes sont mous et ploient sous leur propre poids. Ainsi la base de l'unité de croissance est orthotrope mais son extrémité est pendante. Entre le moment où les feuilles se sont étalées et le moment où le méristème qui les a initiées a repris son allongement, la partie plagiotrope de l'unité de croissance s'est redressée progressivement, unité de croissance par unité de croissance.

Cependant, les premières unités de croissance sont d'emblée plus dressées que celles du sommet des modules. Le redressement secondaire accentue la verticalité des unités de croissance basales du module, sauf la dernière qui est plagiotrope et le demeure. Parallèlement certaines branches A2 forment temporairement des petites fourches avec le tronc. Ce n'est que secondairement, lors du redressement de l'axe principal, qu'elles acquièrent une disposition horizontale définitive (Figure 36c).

La limite des unités de croissance

Au sein du module les limites d'unités de croissance sont le plus souvent marquées par de simples arrêts de croissance (Figure 36d), mais parfois l'apex meurt au cours de son "repos" et le bourgeon situé à l'aisselle de la dernière feuille émise, poursuit la mise en place de l'axe. Le relais se trouve placé dans le prolongement exact de l'axe porteur, du fait de la position du bourgeon à l'aisselle de la feuille. La mort de l'apex principal n'entraîne pas de ramification latérale particulière, mais les axes latéraux, s'il yen a, sont alors situés à l'aisselle de l'avant-dernière feuille (Figure 36e).

Tableau 13 : Récapitulation de la structure du module (UA1) chez *Eperua grandiflora*

		A 1	A 2	A 3
Structure	_____	Monopodial	Monopodial	Monopodial
Croissance laire	Modalité	Rythmique	Rythmique	Rythmique
	Direction laire	Orthotrope à sa base, plagiotrope à son extrémité	Plagiotrope	Plagiotrope
	Direction llaire	Verticale puis horizontale	Horizontale	Horizontale
	Durée de vie ou longueur	Définie (± 10 UC)	Définie à moyen terme (± 10 UC)	Définie à court terme (3-5 UC)
	Symétrie	Bilatérale	Bilatérale	Bilatérale
Structure des UC	Marqueur des arrêts de croissance	Feuille de taille réduite et écailles séparées par des entre-nœuds courts	Feuille de taille réduite et écailles séparées par des entre-nœuds courts	Écailles séparées par des entre-nœuds courts
	Types d'UC	Simple	Simple	Simple
Ramification	Modalité	Rythmique	Rythmique	Non ramifié
	Chronologie	Retardée	Retardée	_____
	Localisation	Acrotonie	Acrotonie	_____
	Angle d'insertion des axes latéraux	_____	± 80° par rapport au tronc	Perpendiculaire à la branche
Feuilles	Phyllotaxie	Alterne distique	Alterne distique	Alterne distique
	Forme	Composées pennées (6 folioles de forme oblongue acuminée)		
	Stipule	2 grandes stipules de forme cordée	2 grandes stipules de forme cordée	2 grandes stipules de forme cordée
	Aisselle	1 bourgeon latent	1 bourgeon latent	1 bourgeon latent
Floraison	Modalité	Stérile	Stérile	Stérile
	Localisation	_____	_____	_____

Deux caractères permettent de distinguer un arrêt de croissance d'une mort d'apex : deux feuilles successives peuvent se trouver sur la même orthostique au lieu d'être alternes, et la ride marquant la limite de l'unité de croissance passe au-dessous de la dernière feuille axillante au lieu de passer au-dessus.
Ces morts d'apex occasionnelles n'entraînent aucune modification de la structure de l'UA1 qui reste fondamentalement monopodiale. Ce phénomène

peut également se rencontrer au niveau des branches et des rameaux.

2.2. La structure de l'UA2

Le jeune arbre est constitué de l'empilement de tels modules, dont la structure reste comparable tout le long de la vie de la plante. Les modifications observées sont d'ordre quantitatif, notamment en ce qui concerne la longueur moyenne des modules, la taille et le nombre des branches formées ou leur orientation.

La seconde unité architecturale peut être observée sur des arbres davenir (Figure 37a), hauts d'une vingtaine de mètres. Les branches basales sont tombées et la croissance secondaire a recouvert les cicatrices d'élagage. La couronne, cylindrique, est constituée de branches horizontales. On reconnaît chez un tel individu quatre catégories d'axes.

Le tronc (A1) est un sympode mixte, à croissance et ramification rythmiques. Il est formé de la succession linéaire des parties orthotropes des modules (UA1).

Chaque module a émis un relais, situé dans la zone de courbure entre la partie orthotrope et la partie plagiotrope, en position acrotone sur la dernière unité de croissance redressée du module précédent (Figure 2c). Son développement est retardé de une unité de croissance.

Les branches A2 plagiotropes sont disposées régulièrement le long du tronc. Elles sont hétérogènes, et l'on peut en distinguer deux principaux types selon leur taille et leur angle d'insertion.

Les unes, monopodiales, sont composées d'une quinzaine d'unités de croissance à trois feuilles assimilatrices. Elles mesurent moins de deux mètres de long et leur diamètre est de l'ordre de deux centimètres à la base. Elles sont perpendiculaires au tronc. Leur structure est linéaire et elles sont élaguées précocement (Figure 37d). Leur croissance est rythmique et leur ramification, diffuse.

Elles portent des rameaux A3 monopodiaux, à croissance intermittente, composés de six à dix unités de croissance, insérés avec un angle perpendiculaire à l'axe porteur, et rarement ramifiés.

Les autres branches sont plus grandes, de 3-5 mètres de long, avec un diamètre de 4-5 centimètres à leur base. Elles sont insérées avec un angle de

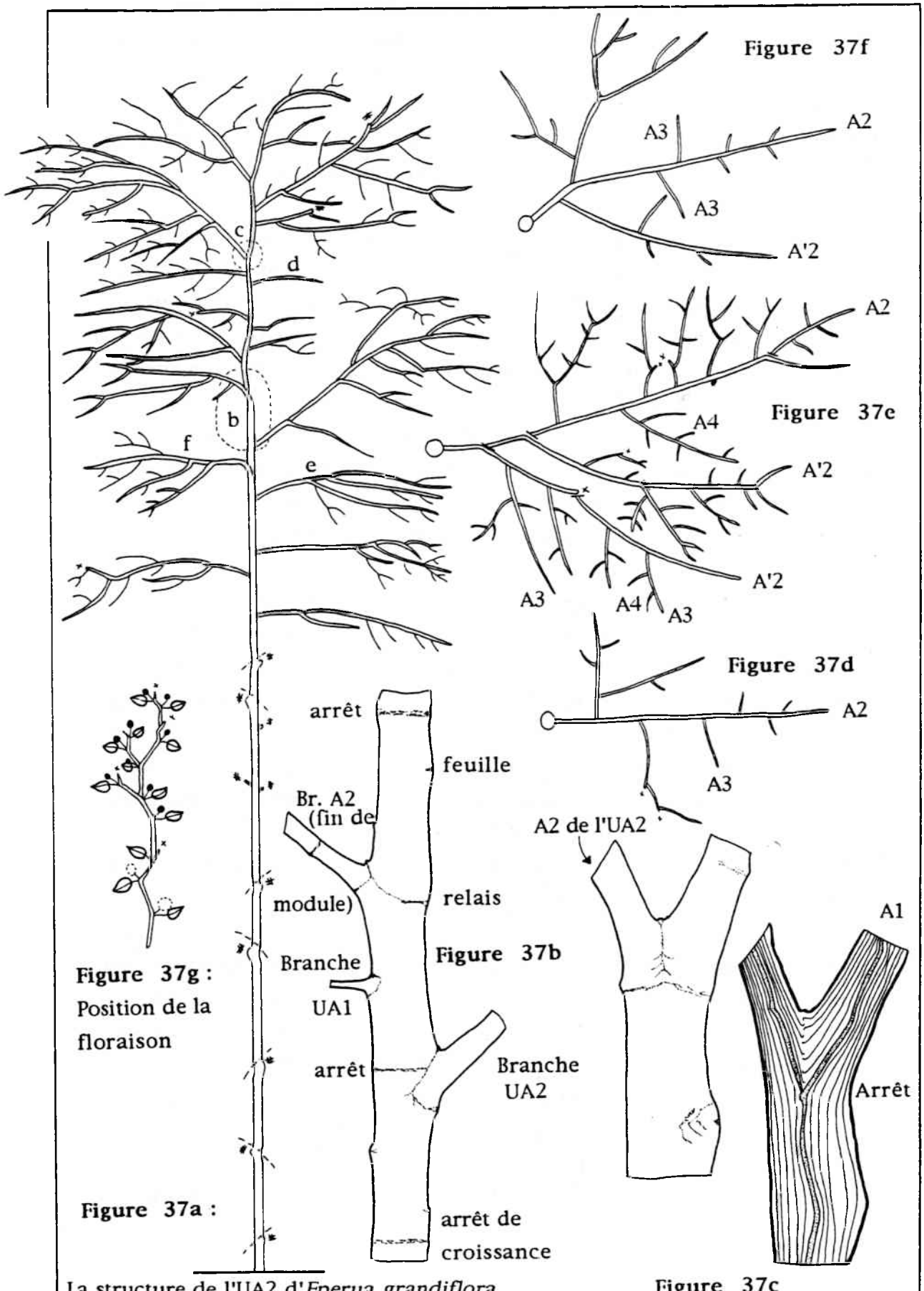


Figure 37a : La structure de l'UA2 d'*Eperua grandiflora*

Figure 37b

Figure 37c

Figure 37d

Figure 37e

Figure 37f

Figure 37g : Position de la floraison

45° environ mais leur extrémité est horizontale. Elles ont un développement différé. Ce sont des systèmes ramifiés sympodiaux qui forment des vastes fourches (Figure 37e). Chaque élément du sympode est un monopode plagiotrope, à ramification diffuse, à croissance rythmique, composé de dix à quinze unités de croissance. Les unités de croissance ont entre trois et cinq feuilles assimilatrices et mesurent en moyenne vingt-cinq centimètres.

Les rameaux latéraux (A3) sont situés en position mésotone sur les unités de croissance et leur angle d'insertion est ouvert. Ces axes A3 sont monopodiaux, plagiotropes, à phyllotaxie alterne distique, croissance rythmique et ramification diffuse. Ils comportent en moyenne une dizaine d'unités de croissance de 10 à 12 centimètres de longueur, à trois feuilles assimilatrices. Leur développement est retardé d'une unité de croissance.
Les rameaux courts A4 sont monopodiaux, non ramifiés, plagiotropes et leur phyllotaxie est alterne distique. Ils ont de une à cinq unités de croissance, de 6 à 8 centimètres, à deux ou trois feuilles assimilatrices. Leur développement est retardé d'une ou plusieurs unités de croissance. Ils sont peu lignifiés.

Les branches sont des sympodes mixtes, ramifiés, et leur structure est comparable à celle du tronc de l'UA1. La présence du relais entraîne, dans le cas des branches comme dans le cas du sommet des modules du tronc, une déviation de l'axe initial, le rejetant sur le côté et formant une fourche. Par contre, en ce qui concerne les branches, les deux éléments de fourches ne se différencient pas l'un de l'autre et ils gardent tous les deux leur orientation horizontale et leur symétrie bilatérale. Ainsi l'axe A2 initial poursuit son développement parallèlement à celui du relais.
Ces fourches sont disposées de manière aléatoire sur la branche et sont d'autant plus nombreuses que la branche est plus grande.

La répartition des deux types de branches le long du tronc est régulière. Cependant cette répartition ne se fait pas au hasard. Les grandes sont situées en position acrotone, les petites sont mésotones sur les unités de croissance du tronc (Figure 37b). En plus de cette répartition au sein des unités de croissance, un deuxième gradient le long du module se superpose.

Les plus grandes branches sont situées en position acrotone sur le module. Si les modules sont longs, il y aussi de grandes branches en position médiane.

Tableau 14 : Récapitulation de l'unité architecturale (UA2) chez *Eperua grandiflora*

UA2		A1	A2	A3	A4
Structure	_____	Sympodiale	Sympodiale	Monopodiale	Monopodiale
Croissance	Modalité	Rythmique	Rythmique	Rythmique	Rythmique
Iaire	Direction Iaire	Orthotrope	Plagiotrope	Plagiotrope	Plagiotrope
	Direction IIaire	Verticale	Horizontale	Horizontale	Horizontale
	Durée de vie ou longueur	Indéfinie	Définie à long terme 10-15 UC	Définie à moyen terme 10-12 UC	Définie à court terme 1-5 UC
Ramification des modules	Modalité	Rythmique	Rythmique	Rythmique	_____
	Chronologie	Retardée	Retardée	_____	_____
	Localisation	Acrotone	Acrotone	_____	_____
	Angle d'insertion	± 45 °	± 45°	_____	_____
Divers					
Symétrie	_____	Radiale	Bilatérale	Bilatérale	Bilatérale
Structure des UC	Marqueur des arrêts de croissance	Entre-nœuds courts et écailles	Entre-nœuds courts et écailles	Entre-nœuds courts et écailles	Entre-nœuds courts et écailles
	Types d'UC	Simple	Simple	Simple	Simple
	Ramification des UC	Mésotone	Mésotone	Mésotone	Non ramifiée
	Nombre d'entre-nœuds	3-5 EN	3-5 EN	3 EN	1-3 EN
Feuilles	Phyllotaxie	Alterne distique	Alterne distique	Alterne distique	Alterne distique
	Forme	Composée pennée, 6 folioles	Composée pennée, 6 folioles	Composée pennée, 6 folioles	Composée pennée, 6 folioles
Floraison	Modalité	Stérile	Stérile	Fertile	Fertile
	Localisation	_____	_____	Terminale et subterminale	Terminale et subterminale
Réorientation des axes		Possibilité de changement d'orientation des axes au cours de la croissance secondaire		Pas de réorientation secondaire	
Torsion des entre-nœuds		Aptitude à la torsion des entre-nœuds afin de permettre une redistribution radiale des axes latéraux		Pas d'aptitude de ce genre	

Les grandes branches sont les véritables branches de l'UA2 alors que les petites correspondent à celles de l'UA1.

La partie plagiotrope et sommitale des modules possède une structure plane,

divariquée, comparable à celle des branches de l'UA2 (Figure 37f). Elle constitue de ce fait la dernière branche du module.

La position des inflorescences

Les inflorescences sont portées latéralement sur les axes A3 et A4. A l'aisselle de chaque feuille assimilatrice, deux bourgeons florifères entourent un bourgeon latent végétatif. Toutes les unités de croissance formées par ces axes depuis la dernière floraison sont aptes à fleurir (Figure 37g).

Acquisition de la symétrie radiale

Le tronc possède une symétrie radiale, or sa phyllotaxie est distique et l'on n'observe pas de torsion des entre-nœuds. Ainsi, les branches devraient toutes se trouver situées dans un même plan, comme le sont les feuilles d'un arbre du voyageur. L'acquisition de la symétrie radiale se fait grâce à l'intervention de deux mécanismes qui se combinent. Le premier entre-nœud des branches subit une courbure plus ou moins prononcée, amenant la totalité de l'axe dans une direction différente de celle définie par la phyllotaxie.

L'empilement des modules participe également à l'acquisition de la symétrie radiale du tronc. En effet, le relais issu d'un bourgeon axillaire, possède une phyllotaxie décalée de 90° par rapport à celle de l'axe qui le porte. Les formations latérales sont donc décalées d'autant d'un module au suivant.

De même, les branches sont planes quand elles sont de petite taille. Mais lorsqu'elles sont formées de plusieurs fourches, il arrive fréquemment que l'un des deux éléments de certaines d'entre elles soit disposé au-dessus du plan horizontal. Cette réorientation est due à la courbure d'un des premiers entre-nœuds qui amène la totalité de l'axe dans un plan différent. Cela permet aux plus grandes branches de s'affranchir de la symétrie bilatérale inhérente à la phyllotaxie distique des modules qui les composent. Les plus grandes forment ainsi des arceaux successifs, parce que la partie épitone possède un développement favorisée.

2.3. La structure de l'arbre adulte

L'arbre adulte est constitué d'un tronc cylindrique et régulier, de quarante à soixante centimètres de diamètre (Polak 1992), dépourvu de branches. La cime est hémisphérique au feuillage relativement dense avec des branches maîtresses dressées.

* **Le tronc** : Comme chez l'arbre du futur il est constitué de l'empilement des parties orthotropes des modules (Figure 38a). Les branches de l'UA1 et de l'UA2 sont élaguées. Les légers décrochements dus au fonctionnement sympodial du tronc ainsi que les traces d'élagage des branches ont été effacés lors de la croissance secondaire.

La taille des modules formant le tronc, bien qu'en moyenne plus grande au sommet de l'arbre qu'à sa base, est variable et l'on observe fréquemment une alternance de petits et de grands modules. Les grands modules sont constitués d'une dizaine d'unités de croissance, à longs entre-nœuds. Ils ont eu une longue phase de croissance monopodiale et orthotrope. Cette phase est réduite à une ou deux unités de croissance sur les modules courts.

* **La cime** : A l'extrémité du tronc on observe généralement deux branches maîtresses principales de direction oblique, formant une fourche. La fourche, située au niveau d'un arrêt de croissance, est formée de l'axe principal d'un module et d'une branche latérale qui s'est développée selon une direction de croissance verticale.

Les branches maîtresses sont, à leur tour, composées de fourches alternant avec des parties linéaires dressées. Chacune des parties linéaires est constituée de modules à ramification sympodiale monochasiale, formés d'unités de croissance orthotropes et terminés par une partie plagiotrope, dont l'extrémité est élaguée. Chaque module est ramifié et les branches, disposées de manière acrotone sur les unités de croissance, sont plagiotropes et ont un développement retardé.

Ces modules, correspondant à la première unité architecturale (UA1), sont disposés en séries linéaires (UA2). A l'extrémité de chaque UA2, une ramification dichasiale a donné lieu à la formation d'une fourche (Figure 38c).

Alors que l'extrémité des UA1 est relayée par un seul axe vertical, dans le cas des UA2 deux relais verticaux sont formés, à l'origine des branches maîtresses. Cette succession d'UA2 reproduit le mode de construction du troncet correspond à la réitération totale.

Plus haut dans la cime, les fourches sont proches les unes des autres. Les UA2 réitérées sont formées d'un nombre restreint de modules de taille réduite

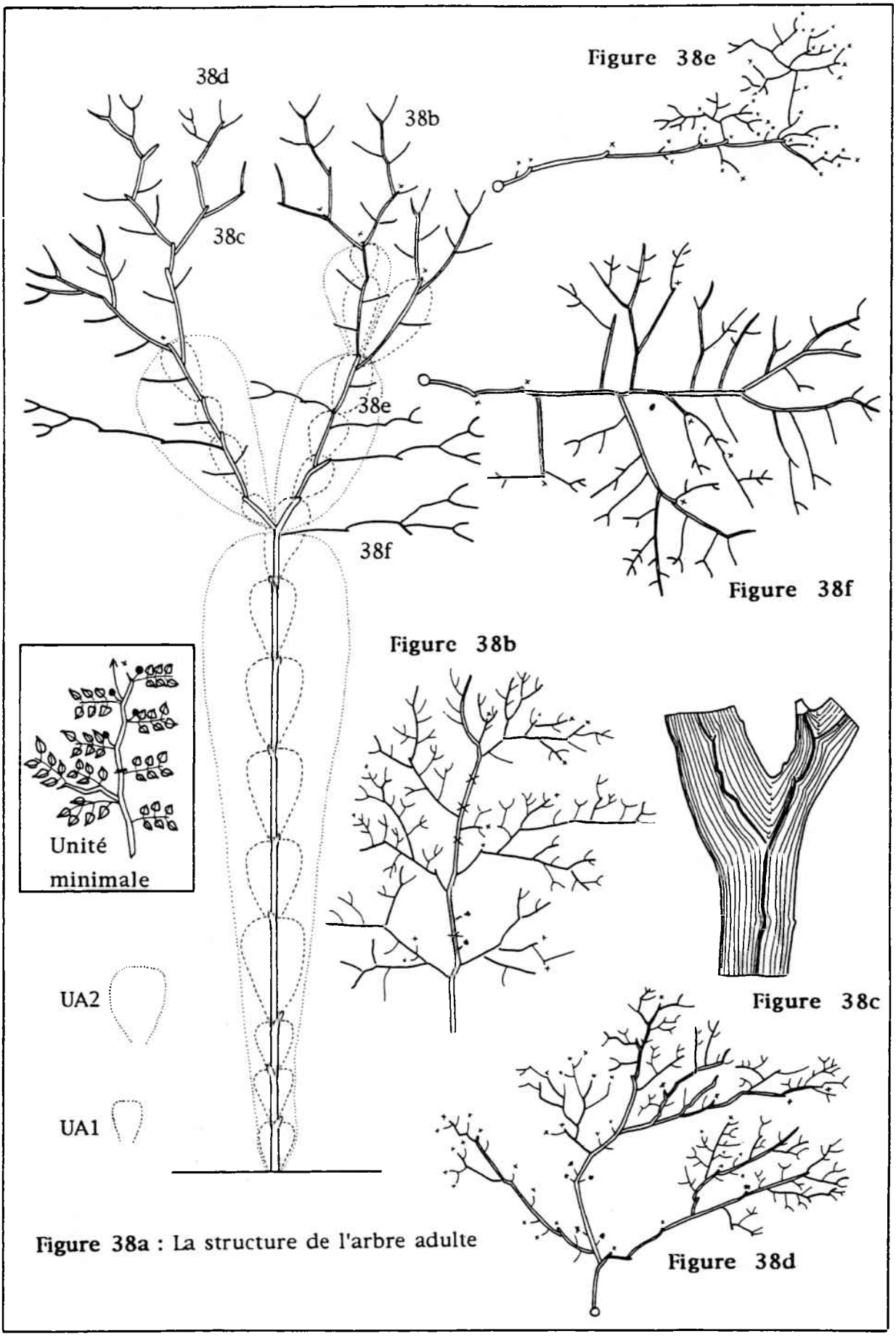


Figure 38a : La structure de l'arbre adulte

(Figure 38b). Les branches latérales sont dressées et leur présence a provoqué une déviation de l'axe porteur (Figure 38c). Quelle que soit la catégorie à laquelle ils appartiennent, les axes ont une orientation oblique à verticale et la distinction est moins nette que dans les parties basales de la cime car leurs caractéristiques sont moins tranchées, en particulier la direction de croissance, la longueur des unités de croissance, la ramification. Les modules périphériques, n'ont plus de direction de croissance bien définie et les réorientations secondaires sont atténuées. En outre les plus grands relais formés sont situés en position basale.
Ainsi l'axe principal des modules périphériques est sinueux, porte des relais à plusieurs niveaux, les plus grands étant souvent les plus basaux (Figure 38d).

* **Les branches** possèdent, dans leur partie basale, un axe dominant sur lequel les axes latéraux ont été élagués. Cet axe est composé de la série linéaire de modules plagiotropes à ramification sympodiale. Les fourches formées à ce niveau ont donné des éléments de tailles très inégales, car l'axe relais a été favorisé par rapport au module basal a été élagué. Les portions basales de ces branches sont des sympodes linéaires.

La partie périphérique ou distale des branches est un vaste ensemble de fourches séparées par des modules monopodiaux ramifiés jusqu'en A4, semblables à ceux décrits pour les branches d'arbres plus jeunes. Les axes sont équivalents et ont formé des ensembles de fourches. Entre chacune d'elles, les modules sont monopodiaux et des rameaux A3 se sont formés. Les axes A3 sont des monopodes linéaires ramifiés de manière intermittente en A4. Certains d'entre eux ont en outre formé un petit nombre de fourches, disposées régulièrement sur leur longueur. Il s'agit de réitération partielle d'axes A3 (Figure 38e et 38f).

2.4. La dynamique de croissance

Évolution du tronc

Eperua grandiflora débute son développement par une phase de croissance monopodiale avec un axe dominant, dressé à la base et courbé à son sommet, d'abord dépourvu de branches (Figure 39). La croissance secondaire permet le redressement de l'extrémité des unités de croissance nouvellement formées. Cependant, ce redressement finit par ne plus se faire et l'apex meurt après avoir formé un petit nombre d'unités de croissance plagiotropes. Un axe relais, d'emblée dressé, se développe au sommet de la partie orthotrope du module initial. Ce relais possède une architecture comparable à celle du

module qui le porte, avec une partie basale orthotrope et une extrémité plagiotrope. Mais il est plus complexe car il est ramifié.

Les relais se succèdent de manière linéaire, et le tronc se forme progressivement par l'empilement de ces modules, de dimensions croissantes, portant des branches de plus en plus complexes. La partie plagiotrope et sommitale des modules, au lieu de s'élaguer rapidement, finit par former de vastes ensembles de fourches comparables à ceux des branches.

La mise en place du tronc s'achève par la formation de fourches aux axes obliques. Contrairement à ce qui se produisait lors de l'élaboration du tronc où un axe dominait l'autre (tronc-branche ou partie plagiotrope du module-axe relais), les fourches de la cime résultent d'une égalité entre ces deux types d'axes. Les deux éléments de la fourche sont constitués par la série linéaire de modules et leur extrémité, comme celle du tronc, correspond à la formation d'une nouvelle fourche. Cette série linéaire terminée par une fourche reproduit la seconde unité architecturale, avec des dimensions plus réduites. Au fur et à mesure que l'arbre se développe, la taille et le nombre des modules se réduisent, les axes sont de plus en plus dressés et leurs caractéristiques deviennent indistinctes.

Évolution des branches

La structure des branches subit également une évolution au cours du développement de l'arbre. D'abord entièrement monopodiales et non ramifiées sur les jeunes plants, elles portent ensuite des petits axes A3. Leur développement se fait ensuite par ramification sympodiale dichasiale. En périphérie les éléments modulaires qui séparent les fourches sont équivalents de par leurs dimensions et leur structure donnant à l'ensemble un port divariqué. Sur les branches plus âgées, les axes relais acquièrent une réelle dominance, tendent à remplacer l'axe initial et à se placer dans son prolongement. Plus haut sur l'arbre, l'axe initial, nettement dominé, est rejeté sur le côté et s'élague rapidement. La base des plus grandes branches a ainsi une structure sympodiale linéaire alors que son extrémité a la même structure divariquée que celles situées plus bas sur le tronc.

Remarque

Lorsque l'allongement des axes est encore récent chez un jeune plant, les branches forment une petite fourche avec l'axe principal. Secondairement lorsque l'axe principal se redresse elles vont acquérir une orientation

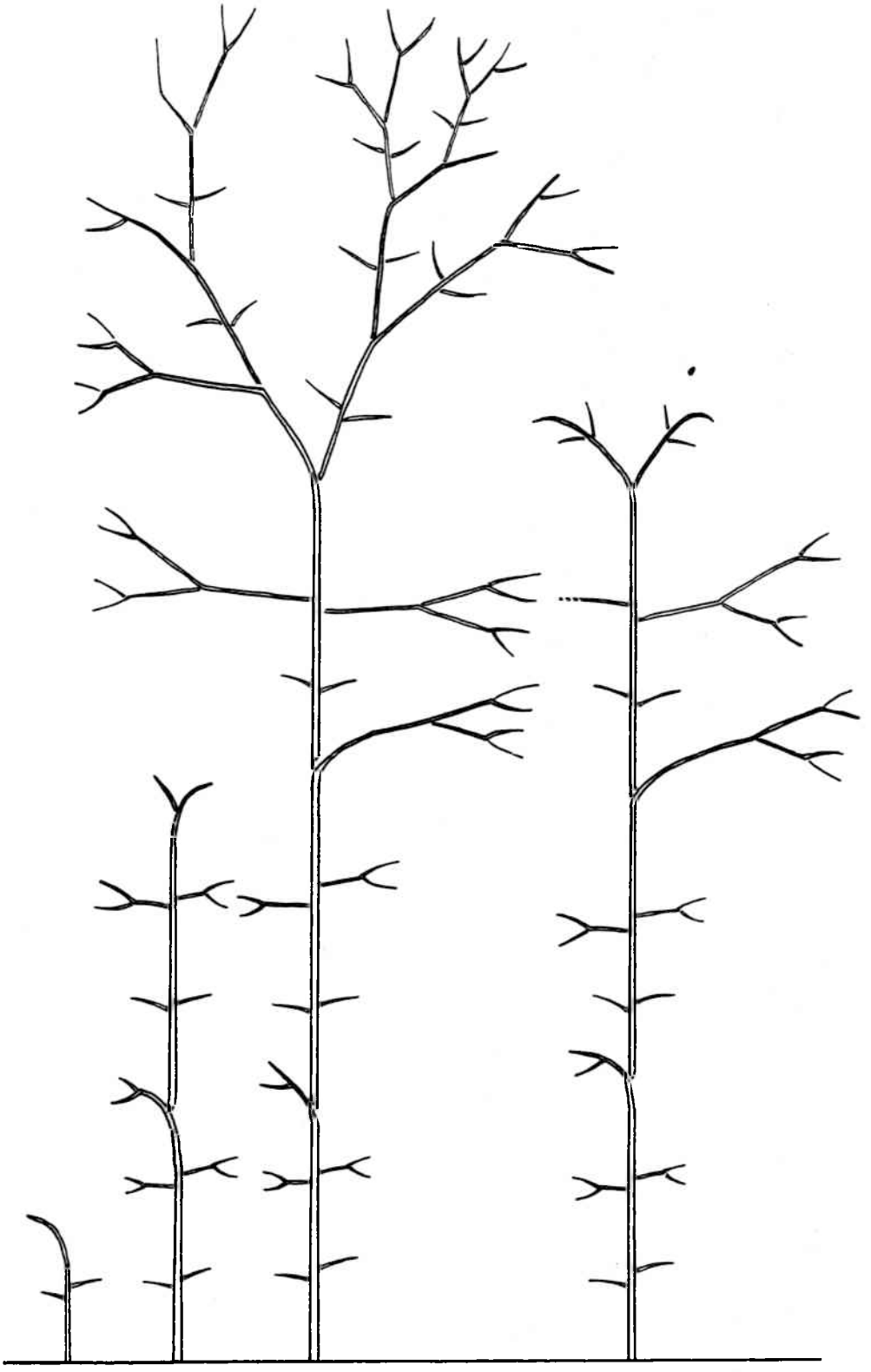


Figure 39 : Schéma de synthèse du développement d'*Eperua grandiflora*

horizontale prononcée. Ainsi, il est souvent difficile de distinguer, au sommet d'un jeune arbre dont les axes sont en cours d'élongation, lequel sera à l'origine du tronc, lequel donnera une branche. La différence apparaîtra néanmoins rapidement, parce que l'axe principal met en place un nombre d'unités de croissance supérieur à la branche, dans un même laps de temps. Un relais est en définitive une branche prenant une dominance sur l'axe principal du module et ayant une vitesse de croissance plus rapide.

3. Etude de la variabilité chez *Eperua grandiflora*

3. 1. La variabilité au niveau de l'UA1 chez les plantules

La variabilité des plantules a été étudiée sur 14 individus de moins de 2 mètres (Tableaux n° 162 à 175 page 349 et Figure 40).

Chez les toutes jeunes plantules les différences observées concernent le nombre d'écailles et de feuilles assimilatrices formées sur les premières unités de croissance. Il peut y avoir 4 écailles et une feuille à 3 écailles et 3 feuilles. La persistance ou la mort de l'apex après allongement de ces premières unités de croissance est une autre cause de variabilité.
Les principales différences observées chez les jeunes individus viennent essentiellement des caractères suivants.

* **Le nombre d'unités de croissance par module** varie au sein d'un même individu. Chez certains on observe une alternance de modules comportant une ou deux unités de croissance avec des modules beaucoup plus riches en unités de croissance. Ce nombre varie de une ou deux pour les modules basaux des individus E11 ou E12 et elle atteint le nombre de 14 pour le premier module de E59.

* **La taille des unités de croissance** contribue également à la taille des modules. Ainsi, le nombre d'unités de croissances composant le module de E59 est important, mais elles sont courtes avec une ou deux feuilles assimilatrices séparées par des entre-nœuds de 4 ou 5 cm. A l'inverse chez les individus E3, E11, E12 ou E57 les unités de croissance peuvent porter jusqu'à cinq feuilles séparées par des entre-nœuds de 10 à 12 cm.

* **Le nombre d'unités de croissance portant des feuilles** varie de trois pour l'individu E59, à huit pour l'arbre E13. Ce caractère traduit

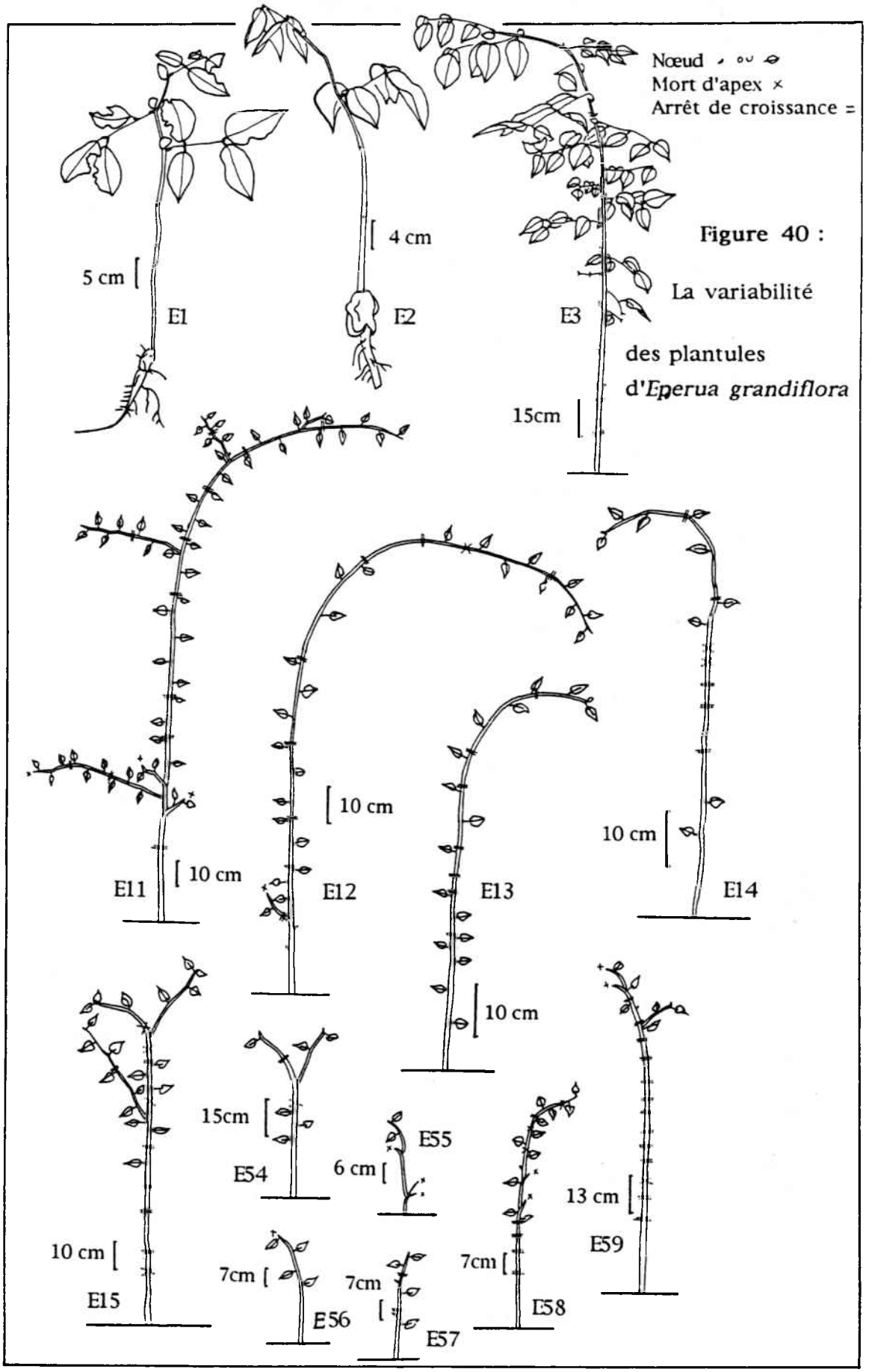


Figure 40 : La variabilité des plantules d'*Eperua grandiflora*

grossièrement la durée des périodes d'arrêt de croissance, plus longues pour E13 que pour les autres individus.

* **Les axes latéraux** se forment de manière plus ou moins précoce. Certains individus sont ramifiés dès la seconde unité de croissance (E54) et l'individu E12 formé de deux modules et de 11 unités de croissance au total n'est pas ramifié. Quant aux arbres E13 et E14 (8 unités de croissance) ils ne sont pas ramifiés du tout.

3. 2. La variabilité chez les arbres jeunes

Ces sept arbres mesurent entre trois et cinq mètres de haut. Ils ont formé plusieurs modules et la ramification est mieux installée qu'au stade précédent.
Ces individus diffèrent par les caractères suivants (tableaux n° 176 à 182 page 357 et Figure 41) :
* **Le nombre de modules formés** : Selon les individus il s'est formé un module encore non achevé (E5), le plus souvent deux (E2, E18, E19, E20) et jusqu'à huit 8 modules dans le cas de l'individu E10.

* **Le nombre maximum d'unités de croissance formant les modules** : Les plus petits modules sont composés de une unité de croissance mais en règle générale ce nombre avoisine dix. L'individu E19 est celui qui a formé en moyenne les plus petits modules avec 5 à 9 unités de croissance, et E5 n'est formé que d'un module à 16 unités de croissance.
Ce caractère traduit la longueur de la phase monopodiale qui peut être très longue dans le cas de l'individu E5, ou beaucoup plus courte dans le cas de l'arbre E19.

* **La taille des unités de croissance** se traduit par deux caractères, allant de pair, le nombre et la longueur des entre-nœuds. Le nombre des entre-nœuds, sur le tronc, varie de 1 à 5 et leur taille peut aller de deux à plus de trente centimètres. Les grandesunités de croissance sont la règle chez des individus comme E5 ou E6 contrairement à ce que l'on observe chez E20 où les deux premiers modules sont formés d'unités de croissance très réduites. Chez E5 on peut observer une alternance d'unités de croissance à 3 et à 5 entre-nœuds.

* **La durée de vie de la partie plagiotrope de l'axe A1** est variable au

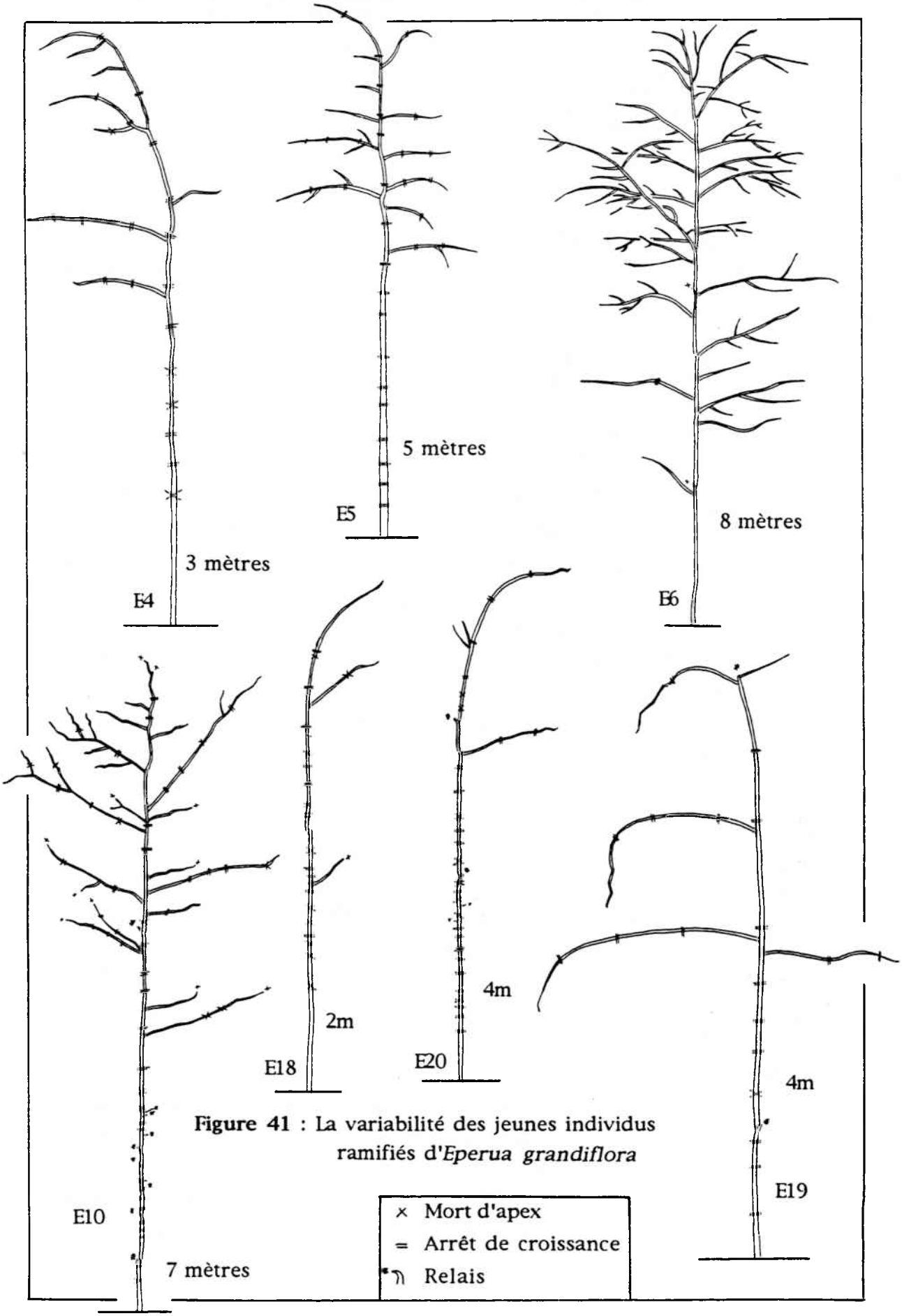


Figure 41 : La variabilité des jeunes individus ramifiés d'*Eperua grandiflora*

sein du même individu, et dans le cas de l'individu E6 certains modules ont une partie plagiotrope équivalente en longueur à la partie orthotrope, certains ont leur partie plagiotrope élaguée, et un dernier possède une partie plagiotrope très développée (une UC orthotrope pour huit UC plagiotropes). Par contre dans le cas des individus E18, E19 ou E20 la partie plagiotrope des modules n'a pas persisté.

* **L'abondance de la ramification** : Certains individus comme E5, E6 ou E10 sont abondamment ramifiés, avec toutes les UC du sommet du tronc portant plusieurs axes latéraux. Ces branches sont à leur tour ramifiées en A3.
A l'inverse, E18 ou E20 n'ont formé que deux axes latéraux de taille réduite.

* **L'orientation des axes latéraux** : Les branches de l'individu E19 sont horizontales puis pendent à leur extrémité. Les unités de croissance sont formées d'entre-nœuds très longs. Dans le cas des arbres E4 la majorité des branches ont une direction de croissance horizontale. Elles peuvent également être obliques, comme certaines branches de E6, celles de E 10 ou de E18.

* **La croissance secondaire**, selon les individus, lpeut être très rapide et les axes ont une diamètre plus important que les autres, comparativement à leur longueur. C'est le cas du jeune arbre E6, par opposition à l'individu E20 par exemple.

Les individus extrêmes E10 et E20, se développant tous deux en sous-bois sont décrits à titre d'exemple.

3.2.1. La description de l'arbre peu ramifié

L'individu E20 observé en sous-bois est dressé et presque monocaule. Il mesure 3,5 m de haut et son diamètre à la base est de 1,8 cm. A la base du tronc des petites racines adventives ont pris naissance. Cet individu est formé de trois modules dont les extrémités plagiotropes ont été éliminées.
Sur le premier module les unités de croissance sont comprises entre 2 et 11 cm avec une à deux feuilles assimilatrices chacune. La cicatrice de deux branches élaguées a été notée. Les unités de croissance du second modules ont des longueurs variant entre 2 et 16 cm avec deux ou trois feuilles assimilatrices. Une seule branche s'est formée. Sur le troisième et dernier module les unités de croissance sont notablement plus longues (9 à 33 cm)

portant de deux à cinq feuilles. La partie terminale de ce module est légèrement inclinée. Deux petits axes retardés se sont formés à la même aisselle foliaire.

3.2.2. La description de l'arbre abondamment ramifié

L'individu E10 est formé de 9 modules, ceux de la base étant réduits à une ou quatre unités de croissance courtes. Dans cette partie basale on ne note pas d'axes latéraux. Les trois modules terminaux sont composés d'entre-nœuds très longs (en moyenne 26 cm) et la plupart des unités de croissance sont ramifiées.

Les axes latéraux ont une direction de croissance oblique. Ils sont formés d'unités de croissance longues avec trois ou quatre feuilles. Les plus apicaux sont ramifiés à leur tour.

On remarque une zone du tronc particulièrement ramifiée, où les entre-nœuds sont sinueux et où deux branches sont particulièrement développées. Les unités de croissance correspondantes sont aussi parmi les plus courtes du module, au même titre que les premières émises lors du départ du relais.

3.3. La variabilité au niveau de l'UA2 chez les arbres d'avenir

Les 16 individus décrits dans ce paragraphe mesurent une vingtaine de mètres (tableaux n° 183 à 198 page 362 et Figure 42). Leur tronc est encore distinguable, mais à l'extrémité, la cime se met en place par formation de fourches.

Les caractères sur lesquels s'appuie la variabilité sont les suivants :

* **La dominance du tronc** : Certains individus conservent un tronc dominant qui porte soit des branches horizontales (E7, E8, E21, E23 ou E42) soit a formé des fourches dont les deux éléments sont de dimensions inégales (E16, E17, E28). Certains individus sont constitués de grandes fourches aux axes de diamètres équivalents ; ainsi il n'y a plus de tronc proprement dit (E22, E26 ou E34).

* **L'orientation du tronc** : Chez la plupart des arbres, le tronc reste vertical sur toute sa longueur. Cependant l'individu E49 possède la particularité d'avoir un tronc incliné sur la moitié de sa longueur.

* **L'orientation des branches** : Les branches de l'UA2 peuvent avoir des

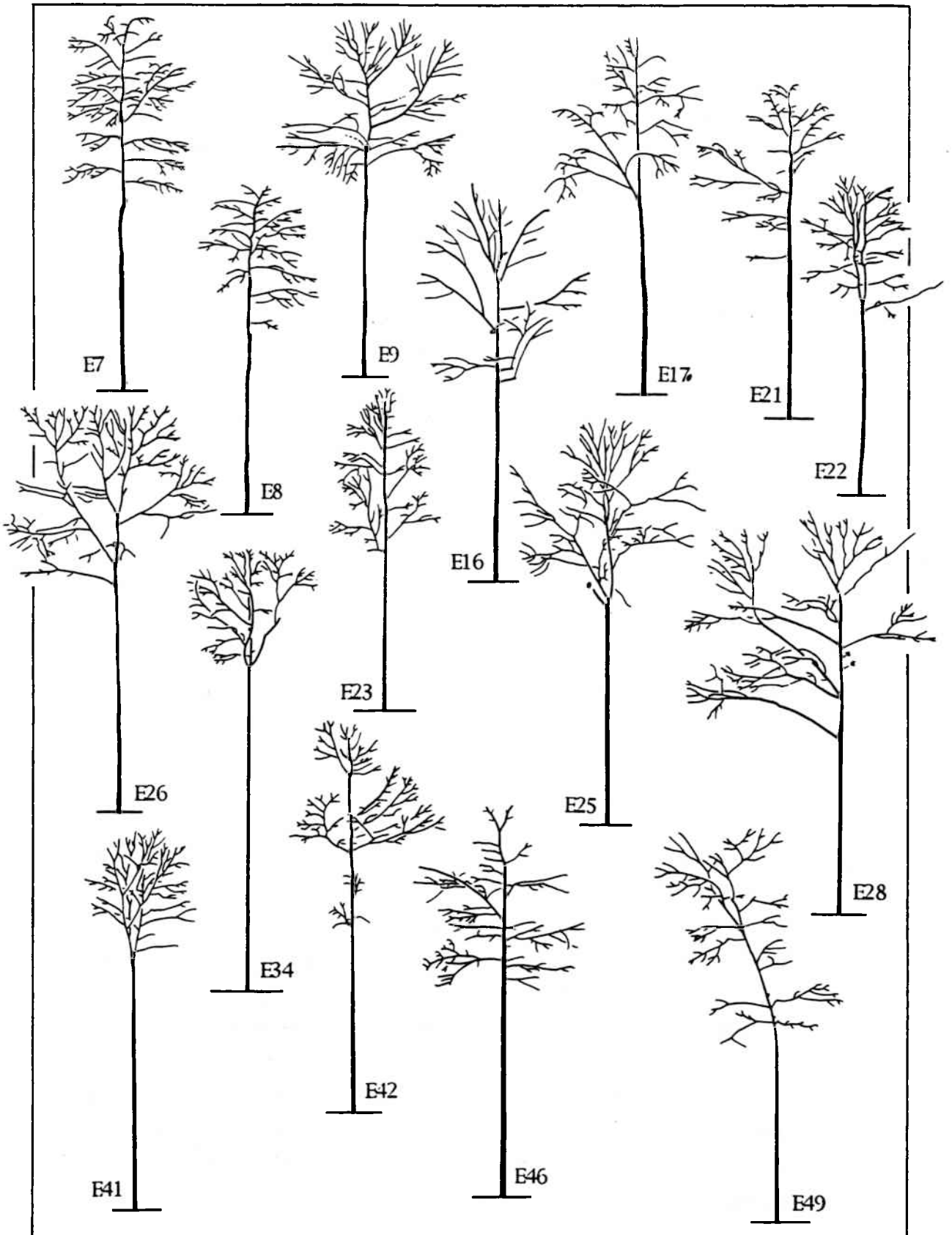


Figure 42 : La variabilité des arbres d'avenir d'*Eperua grandiflora*

orientations de croissance obliques (E16, E25, E26 E42 par exemple) ou horizontale (E22, E41 ou E49). Certains individus (E9, E28) possèdent la particularité d'avoir de grandes branches dressées à leur extrémité.

* **L'abondance de la réitération partielle** : La réitération partielle, à l'origine de fourches formées sur les branches, peut permettre la mise en place de branches de grandes dimensions comme chez les arbres E9 ou E28. Chez d'autres individus tels que E22, E23 ou E41 la dimension des branches reste beaucoup plus faible. Enfin certains arbres ont des branches de dimensions hétérogènes (E7, E9, E17, E21).

* **La dominance des éléments de fourches sur les branches** : En plus de l'abondance de la réitération partielle, la forme et la longueur des branches est influencée par la capacité de l'un des brins à exercer une dominance sur l'autre. C'est ce que l'on observe sur les individus E9, E25, E26, E28 ou E42 par exemple. A l'inverse, les individus E23, E46 ou E49 possèdent des branches dont les éléments de fourches sont équivalents.

* **L'existence de branches à développement retardé** : Le développement des branches se produit normalement avec une unité de croissance de retard. Cependant des branches peuvent se former avec un retard beaucoup plus important comme dans le cas de l'arbre E8.

* **La distance entre les axes latéraux** : La répartition des axes latéraux le long du tronc peut être dense chez des arbres comme E22, E25 ou E42. Chez des arbres comme E21, E23, E28 ou E49 les branches sont séparées par de grandes zones où les axes ont été élagués.

* **Les cicatrices d'élagage** : La cicatrisation des parties plagiotropes de modules ou des axes latéraux est parfois rapide et peu visible (E9, E17, E28, E41, E42) ou au contraire on peut voir des moignons anciens qui dépassent le long des axes porteurs (E8, E46, E49).

Les individus E42 et E49 vont être décrits à titre d'exemple. Tous deux sont au même stade, celui du tout début de la construction de la cime, avec la première fourche individualisée.

3.3.1. La description de l'individu "moins"

Cet arbre de vingt-huit mètres (E49), possède un tronc incliné sur la moitié de sa hauteur. Dans sa partie supérieure une fourche s'est formée. La dominance est exercée par l'élément situé à l'intérieur de la cime.

Les branches sont distribuées sur la partie inclinée du tronc et sont séparées par de longues portions de zones non ramifiées. Elles sont relativement petites, formées d'éléments de fourches égaux, disposés dans le plan horizontal. Deux ou trois ordres de réitération partielle se succèdent.

Des cicatrices d'élagage sont nettement visibles notamment dans la zone de courbure du tronc qui est abîmé au niveau d'un relais.

3.3.2. La description de l'arbre "plus"

Ce jeune individu au tronc encore grêle, mesure environ trente mètres de hauteur (E42). Son tronc est rectiligne jusqu'au niveau des premières fourches formées. La limite de certains module est visible, matérialisée par un léger décrochement. La partie terminale des modules est élaguée rapidement.

Le tronc est terminé par une fourche, encore de petite taille, aux éléments de dimensions comparables, portant des branches courtes, peu ramifiées et obliques.

La partie basse de la cime est constituée par des branches d'orientation obliques. Elles sont relativement longues mais peu réitérées, avec des fourches aux brins inégaux. Toutes possèdent un axe principal. L'une d'entre elle est mourante ; leur durée de vie est relativement brève.

3.4. Variabilité de l'arbre du présent

Dix-neuf individus ont été étudiés à ce stade. La cime de ces arbres est bien établie et les axes ont en périphérie des orientations et des dimensions similaires.

Outre la grande variation dans les dimensions du tronc et l'amplitude de la cime, les différences observées entre les arbres reposent sur les caractères suivants (tableaux n° 199 à 217 page 371 et Figure 43).

* **La dominance du tronc** : Deux grands groupes d'arbres peuvent être distingués : ceux dont le tronc se divise dès la base de la cime en deux fourches équivalentes (E32, E33, E38) et ceux qui conservent un axe dominant à l'intérieur de la cime (E35, E40). Certains présentent une situation intermédiaire avec des fourches légèrement inégales (E50, E53). L'individu E27 présente la particularité d'avoir un axe dominant persistant mais une

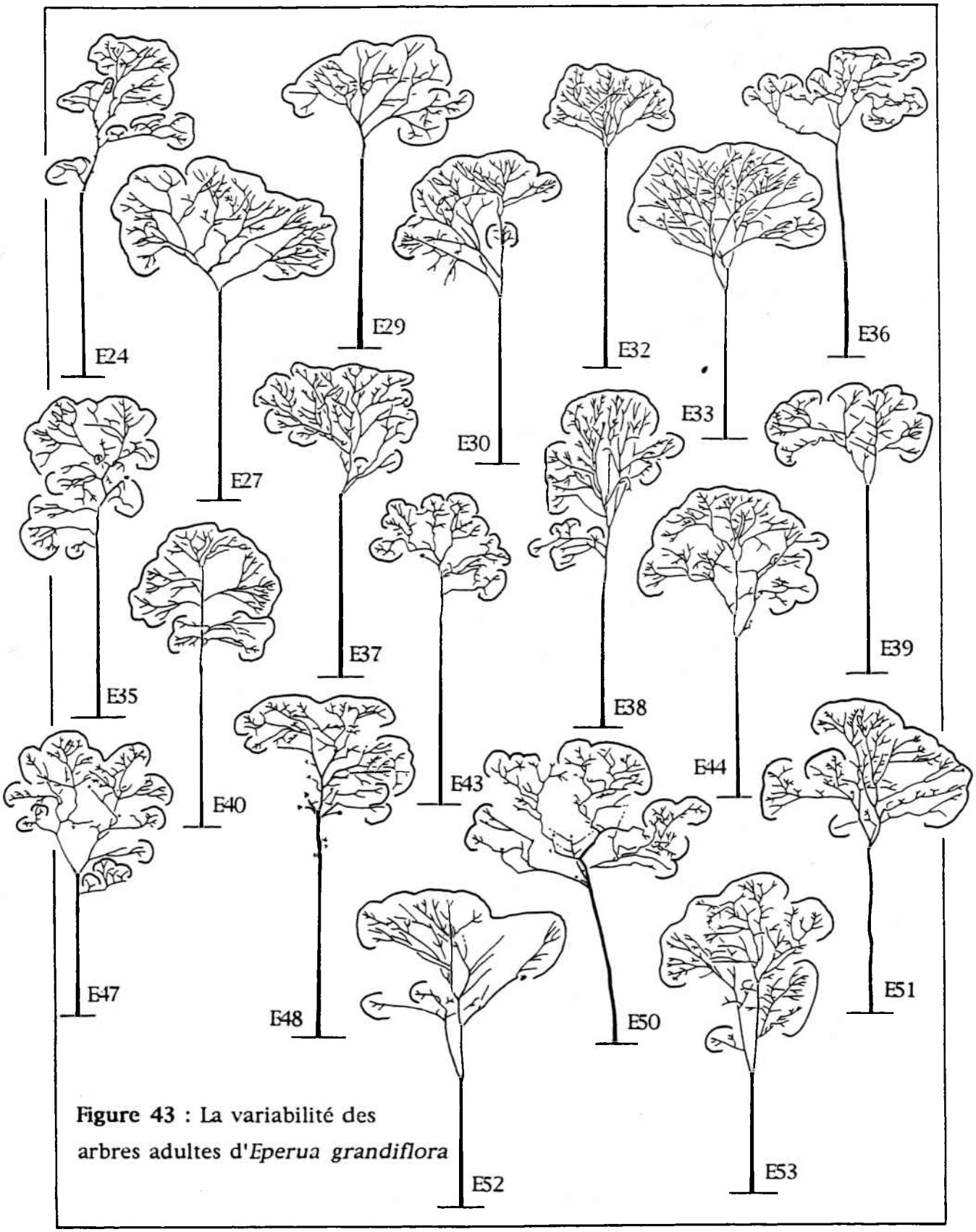


Figure 43 : La variabilité des arbres adultes d'*Eperua grandiflora*

orientation oblique. Quant à l'arbre E35 il possède un axe dominant, constitué par un empilement de modules en ligne brisée.

* **La proportion entre le tronc et la cime** : La dominance du tronc peut avoir persisté pendant une longue durée comme le montrent les individus E32, E34, E36 ou E43 et dans ce cas la cime paraît réduite en proportion. A l'inverse, la cime des arbres E33 ou E50 s'est formée précocement et est portée par un tronc proportionnellement plus court.

* **L'orientation des axes principaux**: Les axes issus des fourches de certains arbres sont préférentiellement verticaux (E38, E53). Pour d'autres au contraire ils sont davantage obliques (E27, E50). Cette disposition donne à la cime une forme soit plutôt cylindrique soit davantage en entonnoir. Ce phénomène est relié à l'angle d'insertion des fourches.

* **La distance entre les fourches** : Les fourches, en particulier les premières formant la cime, peuvent être très rapprochées (E48, E50) ou alternent avec des longues zones rectilignes (E27, E40, E44).

* **Le nombre de fourches successives dans la cime** : Ce nombre est dans la majorité des cas compris entre 6 et 10. Cependant pour certains individus il peut être plus faible et seulement de 4 pour les individus E35 et E39 ou trois pour E40 et E47.

* **La persistance de grands axes horizontaux**: Chez certains individus la distinction entre les axes est difficile et on ne reconnaît pas de branches véritables (E27, E32, E33). Cependant chez des arbres comme E24, E35, E39 E50 la cime est également constituée de grandes branches horizontales à pendantes ayant une forte croissance en diamètre.

* **La disposition des éléments de fourches sur les branches** être rectiligne chez des individus comme E28, E33, E48, E51, E53. A l'inverse, les modules des arbres E35, E36, E 47 ou E50 sont disposés avec des angles importants et les éléments de fourches conservés sont en alternance. Les axes, aussi bien le tronc que les branches, sont alors en ligne brisée.
Deux individus âgés, l'un caractérisé par un tronc rectiligne sur vingt-cinq mètres (E48) et l'autre ayant une cime de grande envergure (E50) sont décrits ainsi que deux autres ayant des caractéristiques comparables, mais à des stades moins avancés (E38 et E40),

3.4.1. Description d'arbres à tronc dominant

L'individu E48 mesure environ 45 mètres. Il possède un tronc dépourvu de marques visibles d'élagage jusqu'à environ 25 mètres de hauteur. Les zones de ramification correspondent à des séries successives et rapprochées de fourches dont les éléments sont de plus en plus équivalents. Ceux de la base sont morts en grande partie. Ils sont eux aussi formés de fourches multiples à leur base et leur diamètre se réduit rapidement.
Dans le sommet de la cime, cette inégalité se réduit peu à peu.
Les branches latérales de cet individu sont horizontales, assez courtes, avec des éléments de fourches souvent dressés au-dessus du plan de branche.

L'arbre E40 possède une silhouette particulière, sphérique et compacte. Le tronc est rectiligne, avec la marque de deux modules précédents. Il est caractérisé par une forme encore jeune où seule la toute extrémité de l'arbre a formé un petit nombre de fourches de tailles équivalentes et de directions obliques. Les branches sont horizontales, isolées les unes des autres. La plupart d'entre elles forment un vaste système de fourches, selon au moins 6 ordres, aux éléments inégaux. Certains d'entre eux sont fortement redressés au-dessus du plan horizontal.

3.4.2 Description des arbres à fourches égales

L'individu E50 possède un tronc légèrement incliné, qui se divise rapidement, en trois séries de fourches successives. Les modules s'insèrent les uns à la suite des autres avec des angles fortement ouverts, donnant à l'ensemble des axes une forme sinueuse. On observe une alternance de fourches égales et de fourches inégales, l'un des axes étant élagué ce qui accentue le phénomène de déviation à chaque module.
En périphérie des branches les plus basses, des réitérats totaux retardés se sont formés.

L'individu E38 se distingue au contraire par sa cime élancée aux axes rectilignes et aux angles de fourches fermés. Il persiste un très faible nombre de branches de petite taille.

Eperua falcata Aublet — CÆSALPINIACEAE

Wapa

Herbier : CL 201

1. Présentation générale de l'espèce

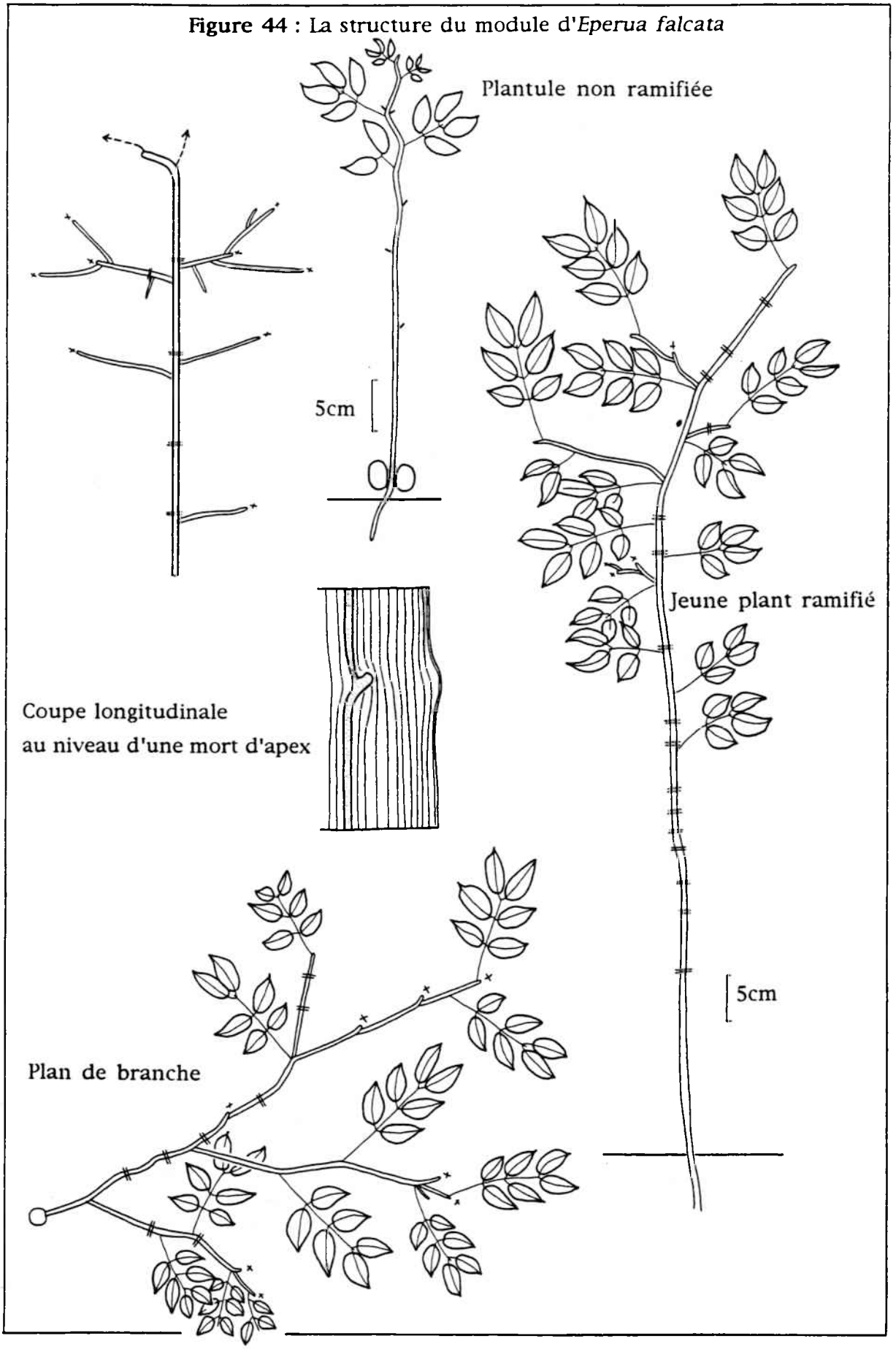
Eperua falcata , abondante dans les forêts de basse altitude et les ripisylves du Nord-Est du bassin Amazonien, est l'une des espèces les plus fréquentes en Guyane car elle s'accommode de tous les types de sols (Cowan 1975). Les arbres peuvent dépasser 40 mètres de hauteur et le tronc, d'un diamètre de 20 à 80 centimètres, recouvert d'une écorce brun-rouge à grisâtre, forme des empattements à sa base.

L'allure générale de cet arbre est très différente de celle d'*Eperua grandiflora* précédemment décrit. La cime, à la silhouette en plateaux, permet de reconnaître facilement cet arbre, surtout en période de reproduction où les inflorescences puis les fruits pendent au bout d'un très long flagelle.
Le bois exsude un liquide visqueux brun ou incolore très collant et tachant (Polak 1992).

Les feuilles sont paripennées, composées de six ou huit folioles chez l'arbre adulte. Les folioles ont une forme asymétrique, avec une nervure principale déprimée sur la face supérieure, excentrée et recourbée vers l'intérieur de la feuille. Le limbe est glabre, brillant, légèrement coriace, papyracé et parsemé de points translucides (Détienne et Thiel 1988). De forme elliptique, il se termine par un long acumen. Les stipules, petites et de forme triangulaire, disposées en paires, sont rapidement caduques.

Eperua falcata est une espèce caducifoliée, et des individus défeuillés peuvent être observés entre les mois de Décembre et d'Août. La floraison a lieu de Mai à novembre, avec un pic de septembre à fin novembre (Loubry 1994). Les inflorescences sont portées à l'extrémité d'un long pédoncule pouvant atteindre deux mètres. Les fleurs rougeâtres donnent naissance, deux mois plus tard, à de grandes gousses rouges puis brunes à maturité, aplaties et en

Figure 44 : La structure du module d'*Eperua falcata*



forme de faux qui se balancent sous le feuillage. Ces fruits renferment un petit nombre de graines plates, de trois à quatre centimètres de diamètre.

Le bois est utilisé traditionnellement pour la fabrication de poteaux et de bardeaux. Il est réputé facile à travailler et à fendre et, de plus, apprécié pour son imputrescibilité (Détienne et Thiel 1988).

2. Le développement architectural d'*Eperua falcata*

L'analyse architecturale d'*Eperua falcata* a été réalisée par Edelin (1991) qui distingue trois niveaux d'organisation et quatre catégories d'axes. L'arbre se développe conformément au modèle de Troll (Hallé *et al.* 1978). Comme dans le cas d'*Eperua grandiflora*, il se construit par la superposition d'axes sympodiaux, plagiotropes dont la base est secondairement redressée.

2.1. La structure du module (UA1)

Chez *Eperua falcata*, le module ou UA1 (Figure 44) est constitué d'un axe principal à développement monopodial. Sa croissance est rythmique et chaque module est constitué d'un petit nombre d'unités de croissance. Il est terminé par la mort de son apex. Cet axe, à phyllotaxie alterne distique, est vertical à sa base, puis horizontal à son sommet.
Il porte des axes latéraux en position acrotone, le plus souvent sur les dernières unités de croissance qui composent le module.

Les branches, à phyllotaxie alterne distique, sont plagiotropes. Leur croissance est rythmique et leur développement retardé. Ce sont des axes linéaires, composés de une à trois unités de croissance à deux ou trois feuilles assimilatrices. Leur durée de vie est brève.

2.2. La structure de l'UA2

L'empilement des modules conduit à la mise en place du second niveau d'organisation qu'Edelin (1991) désigne par le terme de "plateau" ou UA2 (Figure 45a). L'UA2, dont la structure est beaucoup plus ramifiée et complexe que celle des modules, est observable sur de jeunes arbres de trois mètres de hauteur. Elle est composée de deux parties : l'une basale, verticale, à ramification rythmique, et l'autre distale, constituée d'un système de fourches disposées dans le plan horizontal.

Tableau 15 : Récapitulation de la structure du module ou UA1 chez *Eperua falcata*

UA1		A 1	A 2
Structure	_____	Monopodial	Monopodial
Croissance laire	Modalité	Rythmique	Rythmique
	Direction laire	Plagiotrope	Plagiotrope
	Direction llaire	Verticale puis rapidement horizontale	Horizontale
	Durée de vie ou longueur	Définie (1 à 10 UC)	Définie à court terme (3 à 5 UC)
	Symétrie	Bilatérale	Bilatérale
Structure des UC	Marqueur des arrêts de croissance	Écailles déparées par des entre-nœuds courts	Écailles déparées par des entre-nœuds courts
	Longueur	1 à 3 EN longs	1 à 3 EN longs
	Types d'UC	Simple	Simple
Ramification	Modalité	Rythmique	Non ramifié
	Chronologie	Retardée	_____
	Localisation	Acrotonie	_____
	Angle d'insertion des axes latéraux	Perpendiculaire à la branche	_____
Feuilles	Phyllotaxie	Alterne distique	Alterne distique
	Forme	Composées pennées (4 à 6 folioles de forme oblongue acuminée)	
	Stipule	2 petites stipules soudées en écaille	2 petites stipules soudées en écaille
	Aisselle	1 bourgeon latent	1 bourgeon latent
Floraison	Modalité	Stérile	Stérile
	Localisation	_____	_____

Le tronc de l'UA2 est un sympode, formé de la succession linéaire des modules de l'UA1, matérialisés par l'existence de décrochements (Figure 45a et 45b). Au sommet de chacun de ces modules, la mort de l'apex a entraîné la formation de deux ensembles ramifiés à développement retardé, issus de deux bourgeons sous-jacents à l'apex mort. Chacun de ces axes a une structure différente et leur position sur l'axe du module initial n'est pas aléatoire. L'un vertical est issu du bourgeon le plus basal, situé dans la partie dressée de l'axe porteur, alors que le second, à l'origine de la branche, a pour origine le bourgeon apical du module placé dans sa partie plagiotrope.

Le relais basal est monopodial, vertical à sa base et horizontal à son extrémité. Sa phyllotaxie est alterne distique et, sa ramification acrotone, a permis la

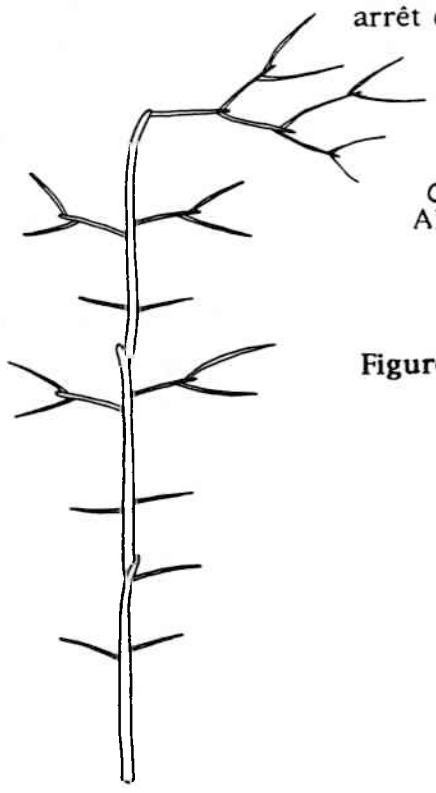


Figure 45a : UA2

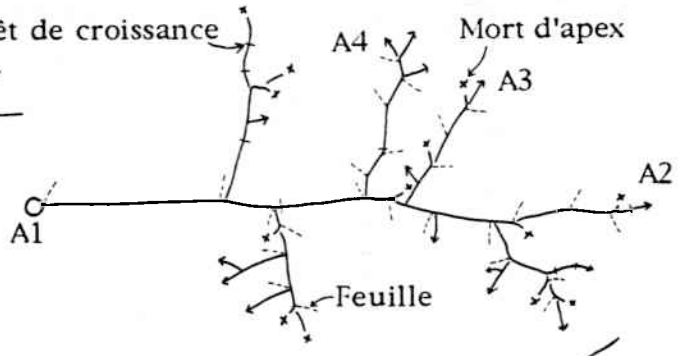
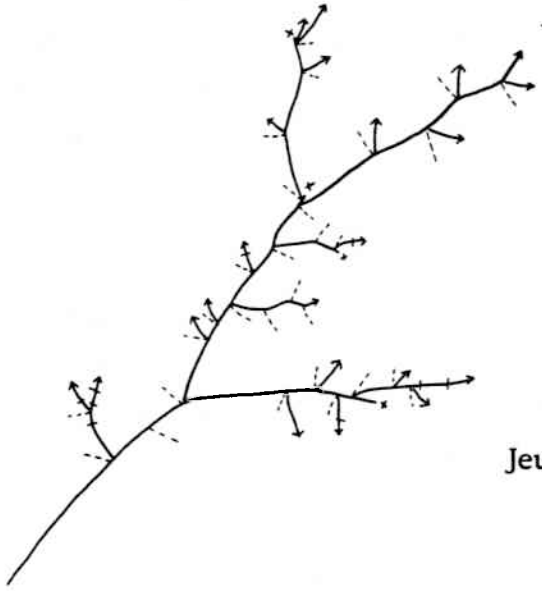
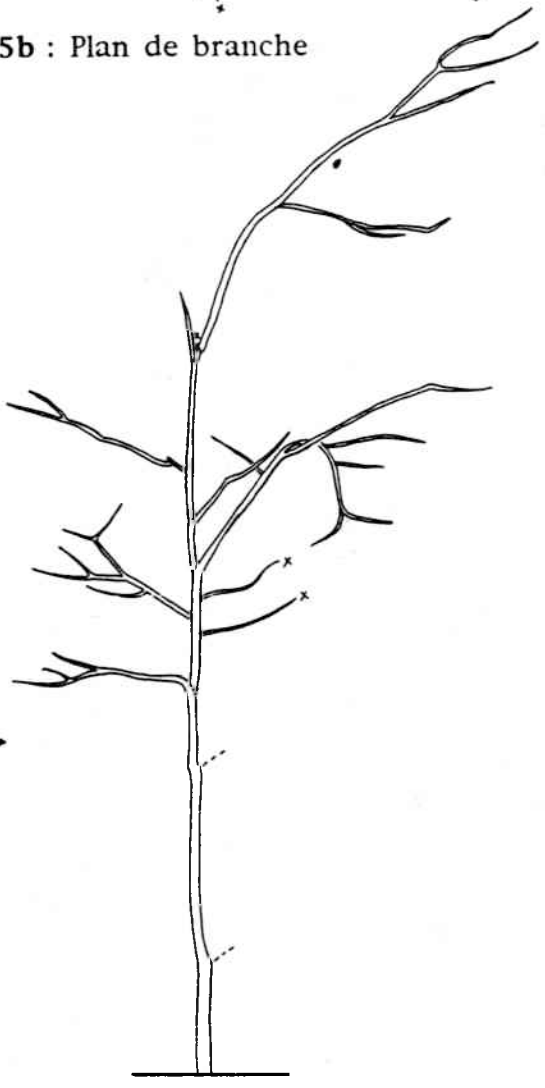


Figure 45b : Plan de branche

Figure 45c : Extrémité de l'UA2





Jeune individu au stade de l'UA2
(d'après Edelin, non publié)

Figure 45 : La structure de l'UA2
d'*Eperua falcata*

mise en place de branches plagiotropes. Ces branches sont de petits sympodes linéaires. La structure de ce module relais est comparable à celle du module basal de l'UA2, avec une ramification rythmique et une symétrie radiale.

Le second relais formé à l'extrémité du module a une orientation de croissance horizontale et une symétrie bilatérale. Il est composé de fourches disposées dans le plan horizontal. C'est un sympode chez lequel la mort de l'apex a entraîné la formation d'un, parfois deux, relais plagiotropes. Chacun des éléments de fourche est un monopode à croissance rythmique, formé de plusieurs unités de croissance ramifiées en position mésotone. Ce relais plagiotrope constitue la branche de l'UA2. Chaque UA2 est ramifiée de manière rythmique et acrotone.

Les axes A3 sont plagiotropes, à phyllotaxie alterne distique et développement retardé. Ils sont composés de deux ou trois modules en moyenne, disposés en séries linéaires. Les unités de croissance sont petites avec deux ou trois feuilles assimilatrices séparées par des entre-nœuds plus courts que ceux des axes A2.

La partie distale de l'UA2 est un sympode dichasial formé de modules (UA1) plagiotropes (Figure 45c). Sa structure est comparable à celle des relais plagiotropes du sommet des modules, avec de plus grandes dimensions. Tous les axes qui le constituent sont équivalents, et forment un vaste système ramifié plan, sans hiérarchie. Les éléments de chaque fourche, à croissance rythmique, sont constitués d'unités de croissance de trois à six entre-nœuds longs portant chacun une feuille assimilatrice. Certaines unités de croissance portent des rameaux A3 en position mésotone.

La symétrie radiale du tronc

La succession des modules participe à l'acquisition de la symétrie radiale du tronc. Comme dans le cas d'*Eperua grandiflora*, la symétrie bilatérale originelle des axes des modules aboutit à une symétrie bilatérale par torsion des entre-nœuds au niveau des relais et par empilement de modules dont les plans phyllotaxiques sont décalés les uns par rapport aux autres de 90°.

Le redressement des axes

Le suivi de jeunes individus, sur deux années consécutives, montre que la croissance en hauteur et la mise en place du tronc en particulier sont dépendants, non seulement de la succession linéaire de modules, mais

Tableau 16 : Récapitulation de l'UA2 chez *Eperua falcata*

		A 1	A 2	A 3
Structure des modules	_____	Sympodial	Sympodial	Sympodial
Croissance laire	Modalité	Rythmique	Rythmique	Rythmique
	Direction laire	Orthotrope à sa base, plagiotrope à son extrémité	Plagiotrope	Plagiotrope
	Direction llaire	Verticale puis horizontale	Horizontale	Horizontale
	Durée de vie ou longueur	Indéfinie pour la partie verticale, élaguée à moyen terme pour la partie terminale horizontale	Définie à moyen terme (5-10 modules)	Définie à court terme (3-5 UC)
	Symétrie	Radiale	Bilatérale	Bilatérale
Structure des UC	Marqueur des arrêts de croissance	Écailles séparées par des entre-nœuds courts	Écailles séparées par des entre-nœuds courts	Écailles séparées par des entre-nœuds courts
	Types d'UC	Simple	Simple	Simple
	Nombre de feuilles assimilatrices	4 à 7	3 à 4	2 à 3
Ramification	Modalité	Rythmique	Rythmique	Non ramifié
	Chronologie	Retardée	Retardée	_____
	Localisation	Acrotonie	Mésotonie	_____
	Angle d'insertion des axes latéraux	_____	± 80° par rapport au tronc	Perpendiculaire à la branche
Feuilles	Phyllotaxie	Alterne distique	Alterne distique	Alterne distique
	Forme	Composées pennées (6 folioles de forme oblongue acuminée)		
	Stipule	2 stipules écailleuses	2 stipules écailleuses	2 stipules écailleuses
	Aisselle	1 bourgeon latent	1 bourgeon latent	1 bourgeon latent
Floraison	Modalité	Stérile	Stérile	Stérile
	Localisation	_____	_____	_____

également du redressement des axes qui le constituent. Parmi les axes, initialement horizontaux ou obliques formés au cours d'une saison de végétation, ceux dont la croissance est la plus rapide acquièrent peu à peu, au

cours de la croissance en épaisseur, un développement orthotrope.

2.3. La structure de l'UA3

Elle peut être décrite grâce à l'observation d'un arbre du futur, haut de vingt mètres environ (Figure 46a). Un tel arbre comporte un tronc ramifié en étages de branches plagiotropes.

A ce stade il est aisé de remarquer la nature sympodiale du tronc, constitué par la superposition de la partie orthotrope des UA2. Dans la zone de courbure entre la partie orthotrope et la partie plagiotrope des plateaux, s'est développé un relais orthotrope qui a reproduit une structure ramifiée comparable à celle dont il est issu. Le tronc est un sympode complexe à symétrie radiale et ramification rythmique.

Au sommet, l'arbre est terminé par un système de fourches dont les éléments sont inégaux. L'un a une direction de croissance nettement horizontale et correspond à l'extrémité de la dernière UA2 formée. Dans la zone de courbure un second relais s'est formé, avec une direction de croissance d'emblée verticale. Cet axe est ramifié de manière rythmique tout comme les UA2 précédemment décrites.

A ce stade deux types de branches peuvent également être remarquées. Les unes sont disposées dans les parties linéaires et monopodiales des UA2, en position terminale sur les modules (UA1). Leur taille est réduite, un mètre à 1,5m, et leur durée de vie est brève (Figure 46c). Elles sont plagiotropes, avec un axe dominant ramifié en position acrotone. A leur base elles sont monopodiales, puis sympodiales monochasiales à leur sommet. Elles sont ramifiées, de manière retardée d'une UC, en position acrotone. Les rameaux A3 et A4 sont comparables à ceux décrits dans le cas des petites branches disposées dans les parties linéaires des UA2. Ce sont de petits monopodes dont le nombre d'unités de croissance, compris entre un et six, porte une ou deux feuilles assimilatrices. Ils ont un développement retardé d'au moins une UC, et ne sont pas ramifiés. Ces branches correspondent aux axes latéraux de la seconde unité architecturale, situés en position acrotone sur les modules. Les plus grandes et les plus longévives sont les véritables branches de l'arbre et correspondent à la partie plagiotrope des UA2. Elles mesurent plus de deux mètres de longueur, sont plagiotropes, à développement sympodial (Figure 46b). Leur partie basale est constituée d'un axe dominant, de nature sympodiale dichasiale. Cependant, l'augmentation de la taille des branches et

Tableau 17 : Récapitulation de la structure de l'UA3 chez *Eperua falcata*

UA3		A 1	A 2	A 3	A 4
Structure des modules	_____	Sympodiale complexe	Sympodiale dichasial avec hiérarchisation des axes	Sympodiale monochasiale	Monopodiale
Croissance Iaire	Modalité	Rythmique	Rythmique	Rythmique	Rythmique
	Direction Iaire	Orthotrope	Plagiotrope	Plagiotrope	Plagiotrope
	Direction IIaire	Verticale	Horizontale	Horizontale	Horizontale
	Durée de vie ou longueur	Indéfinie	Élaguée à long terme	Élaguée à court terme (±5 modules)	Très brève 1-3 UC
Ramification des modules	Modalité	Rythmique	Rythmique	Rythmique	Non ramifié
	Chronologie	Retardée	Retardée	Retardée	_____
	Localisation	Acrotone	Acrotone	Acrotone	_____
Symétrie	_____	Radiale	Bilatérale	Bilatérale	Bilatérale
Structure des UC	Marqueur des arrêts de croissance	Entre-nœuds courts et cataphylles	Entre-nœuds courts et cataphylles	Entre-nœuds courts et cataphylles	Entre-nœuds courts et cataphylles
	Types d'UC	Simple	Simple	Simple	Simple
	Ramification des UC	Basitone	Basitone	Basitone	
	Nombre d'entre-nœuds	4-7	4-5	3	1-2
Feuilles	Phyllotaxie	Alterne distique	Alterne distique	Alterne distique	Alterne distique
	Forme	Composée pennée de 6 folioles	Composée pennée de 6 folioles	Composée pennée de 6 folioles	Composée pennée de 6 folioles
Floraison	Modalité	Stérile	Stérile	Rarement fertile	Fertile
	Localisation	_____	_____	Terminale	Terminale
Écorce et aspect externe		Rhytidôme brun rouge, écailleux, cassant	Rhytidôme brun gris, écailleux	Rhytidôme brun, lisse	Cortex brun vert, glabre, luisant.

du nombre de ramification s'est accompagnée d'une inégalité entre les éléments de fourches. Ainsi, l'un des brins de fourche, déjeté sur le côté, est de dimensions plus réduites que l'autre. La branche a poursuivi son développement par la mise en place de modules à ramification sympodiale dichasiale et inégale. Un axe principal A2 s'est individualisé. En périphérie néanmoins, cette dominance n'est plus aussi nette et la branche se résout en un système de fourches planes.

Les modules composant les branches de l'UA3 sont ramifiés dans leur partie monopodiale. Les axes A3 sont composés de 3 à 5 sympodes linéaires en

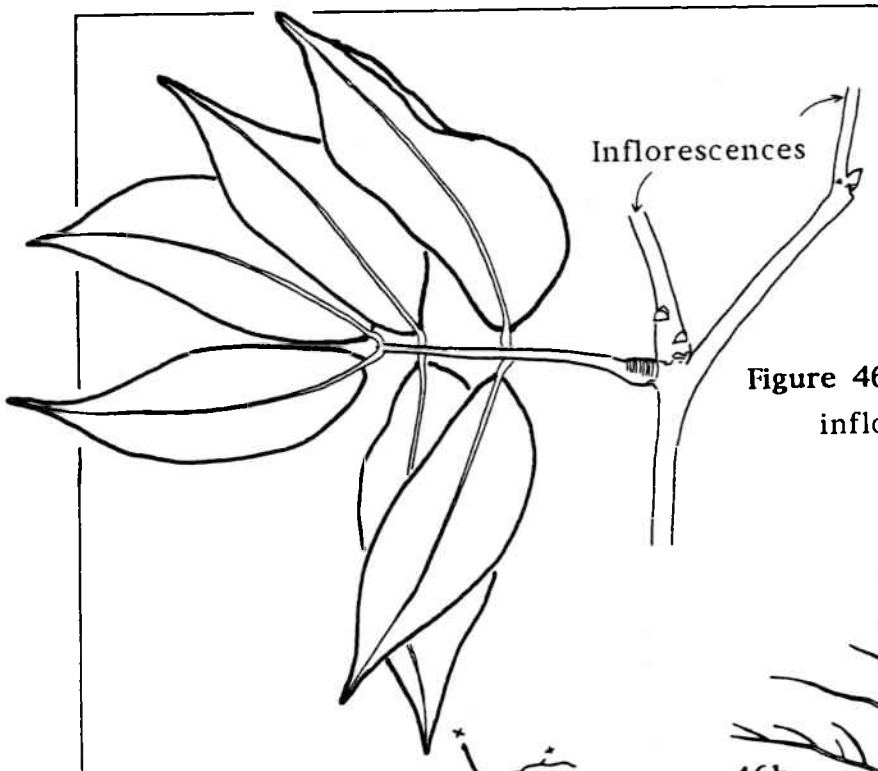
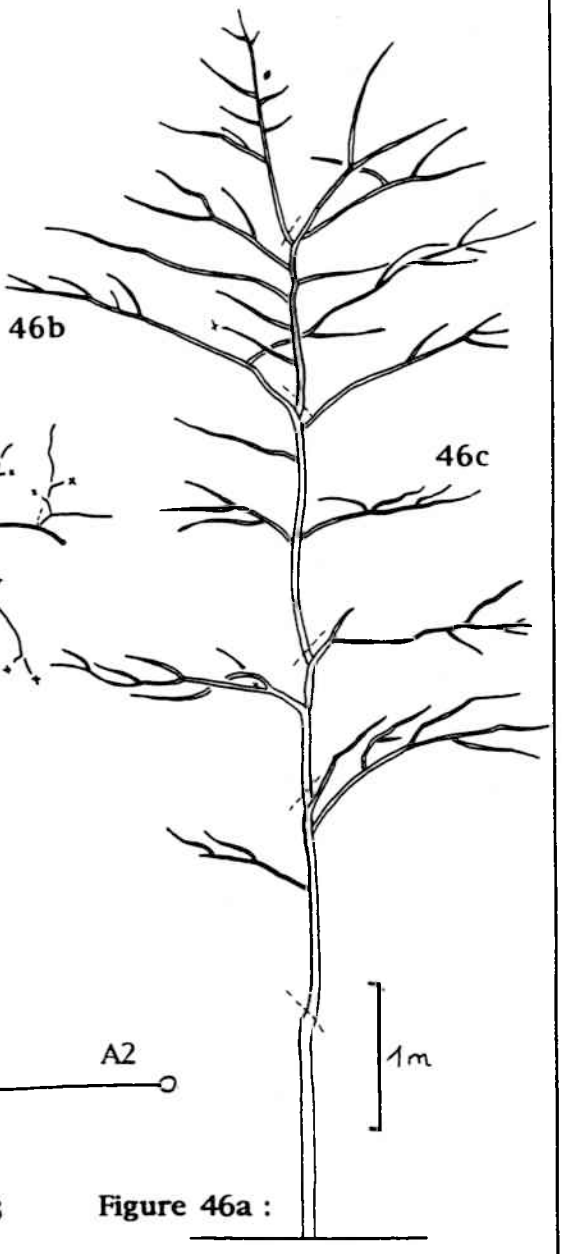


Figure 46e : Position des inflorescences



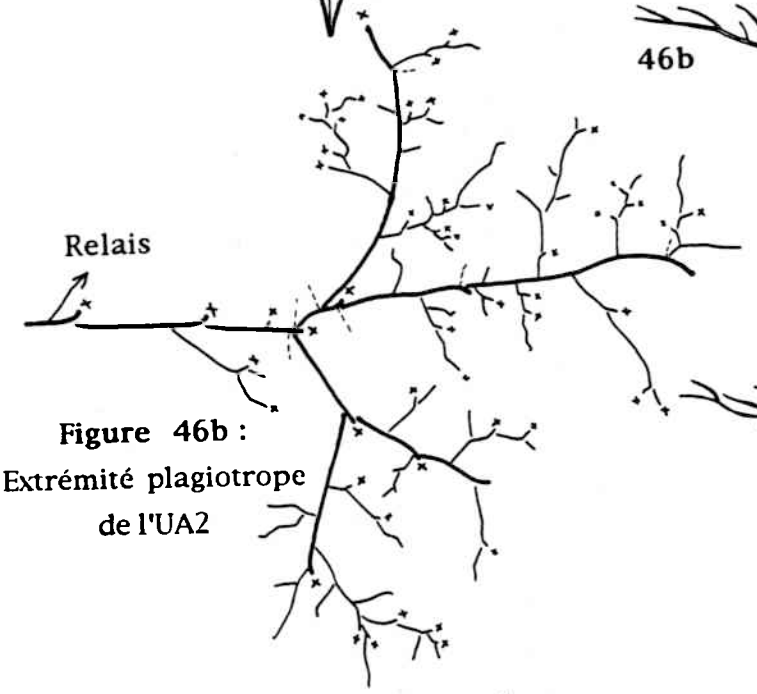


Figure 46b : Extrémité plagiotrope de l'UA2

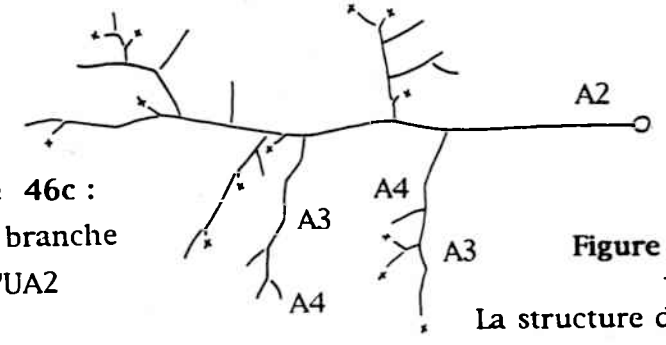


Figure 46c : Plan de branche de l'UA2

Figure 46a : La structure de l'UA3 d'*Eperua falcata*

moyenne, avec une à cinq unités de croissance à deux ou trois feuilles assimilatrices. Ils portent des rameaux A4 mésotones, de taille réduite.

La lignification des axes et les angles formés à chaque entre-nœud

Outre la taille des entre-nœuds et la capacité de lignification décroissante de l'axe A1 à l'axe A4, un critère supplémentaire permet de différencier les catégories d'axes entre elles : ce sont les angles formés au niveau de chaque nœud. Les entre-nœuds se succèdent de manière linéaire sur les branches A2, une légère déviation existe sur les axes A3 alors que cette déviation est très importante sur les rameaux A4.

Le rythme de croissance

Chez le jeune arbre, des unités de croissance sont mises en place selon une période de quatre mois en moyenne. Cependant on observe rapidement un désynchronisme dans l'allongement des axes (Comte 1993). Les axes à l'origine du tronc et des branches les plus apicales ont une croissance régulière, alors qu'elle est intermittente pour les branches les plus basales et les rameaux A3. La durée de vie des feuilles d'un jeune individu étant de l'ordre de deux ans et donc supérieure à la période du rythme de croissance, le jeune arbre est sempervirent.

Les individus adultes quant à eux sont décidus et la chute des feuilles intervient tous les deux ans (Loubry, 1994). La mise en place des unités de croissance ne se produit que tous les deux ans, après la défoliaison. On peut également noter dans le cas des grands arbres, une croissance intermittente des axes défavorisés : ceux qui ne vont pas tarder à mourir et les rameaux d'ordre ultime.

2.4. La structure de l'arbre adulte

L'arbre adulte est facile à reconnaître grâce à la forme très caractéristique de sa cime, évasée en entonnoir (Figure 47a). C'est à ce stade que la floraison se manifeste fortement. La cime est composée de branches maîtresses obliques à leur base et dont l'extrémité est horizontale, disposées de façon rythmique. Le tronc d'*Eperua falcata* est cylindrique, et les décrochements dus au mode de développement sympodial observés au stade précédent, ont été englobés au cours de la croissance en diamètre.

L'arbre a poursuivi sa croissance par une augmentation de la taille de l'UA3, ou unité architecturale, et une amplification des tendances observées chez

l'arbre du futur. Le tronc est formé par l'empilement de la partie orthotrope des UA2. C'est un sympode complexe, à ramification sympodiale dichasiale inégale. A la base de la cime, l'extrémité de chaque UA2 est ramifiée en deux relais de natures différentes. L'un des relais, situé en position sous-jacente à l'apex nécrosé, a permis la poursuite de la mise en place du tronc alors que le second, terminal, est une branche plagiotrope de grande taille, légèrement redressée à l'oblique (Figure 47b).

Les branches sont elles-mêmes constituées de fourches, séparées par des séries linéaires de modules à ramification monopodiale. La tendance, observée chez les arbres du futur, des branches à former un axe dominant, est accentuée et de longues portions d'axes linéaires sont séparées par des fourches bien individualisées (Figure 47c). Les portions d'axes linéaires sont constituées de modules à ramification dichasiale, où l'un des axes de la fourche a eu un développement défavorisé par rapport à l'autre et a été élagué (comparer les ensembles α et β). A certains niveaux une fourche a pu se constituer et l'on aboutit, comme dans le cas du tronc, à l'existence de séries linéaires de modules plagiotropes qui sont terminées par un sympode dichasial. La capacité du tronc à acquérir un axe différencié a gagné la base des branches.
En périphérie de la branche on observe à nouveau un mode de fonctionnement sympodial dichasial où les éléments des fourches sont équivalents (extrémité β de la figure 47c). Les rameaux A3 sont constitués de la succession linéaire de petits modules de une à trois unités de croissance. Les axes A4 ont conservé les mêmes caractéristiques que chez l'arbre du futur.
Ce sont les axes A4 qui portent les inflorescences, en position terminale. L'inflorescence est constituée par la deuxième unité de croissance, mais cet axe A4 peut être uniquement inflorescentiel et n'avoir aucune UC végétative (Figure 46d). Des relais sympodiaux consécutifs à la floraison peuvent alors être observés sur ces axes.

La cime est composée par une succession de fourches aux éléments de structure comparable, alternant avec des séries linéaires de modules. Les deux relais, issus de la ramification sympodiale des UA2, ont des caractéristiques semblables. Les dimensions et l'orientation de croissance de ces relais ne permettent pas de reconnaître, aussi aisément qu'au cours de la mise en place du tronc ou à la base de la cime, un axe dominant et un axe dominé. De plus, les deux éléments des fourches ont une symétrie radiale

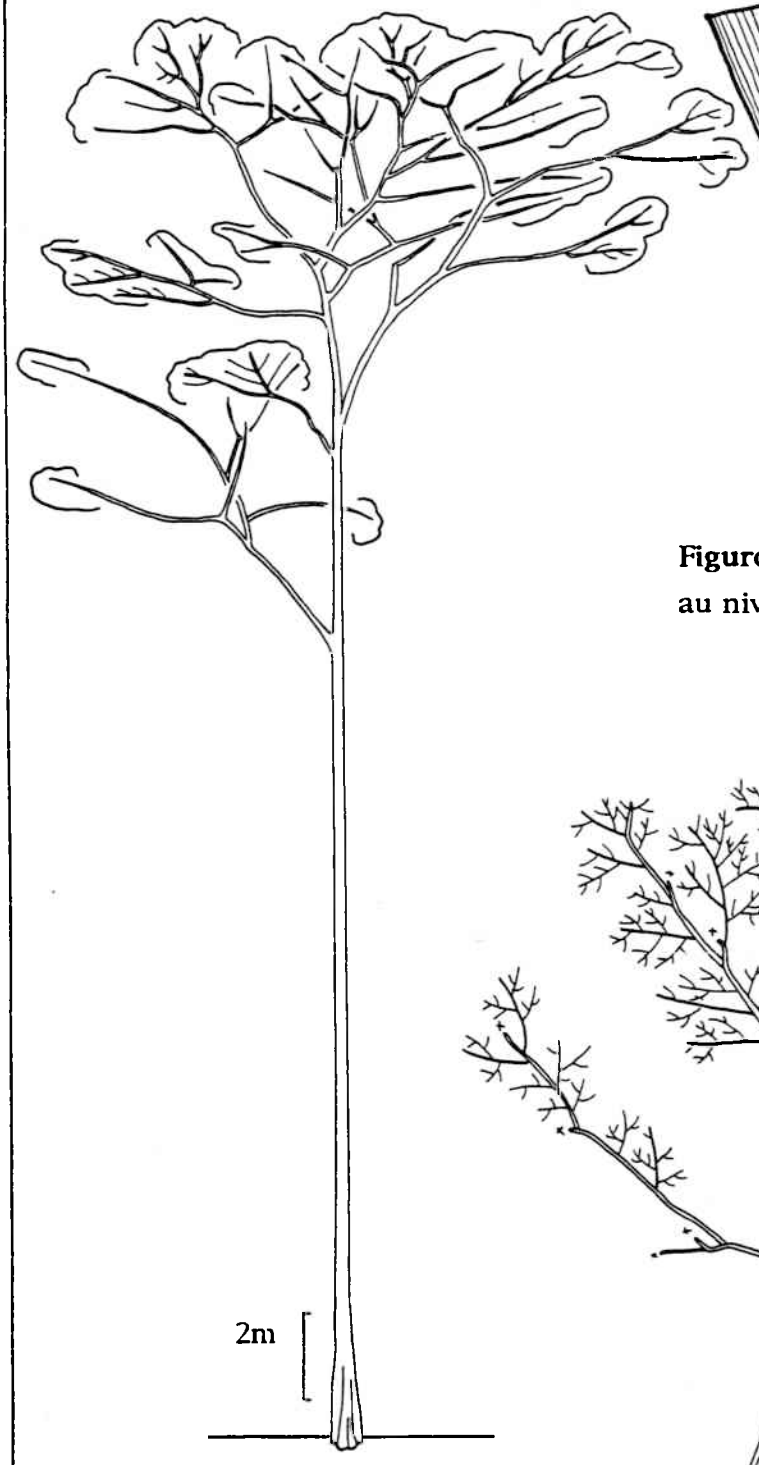


Figure 47a : Arbre adulte d'*Eperua falcata*

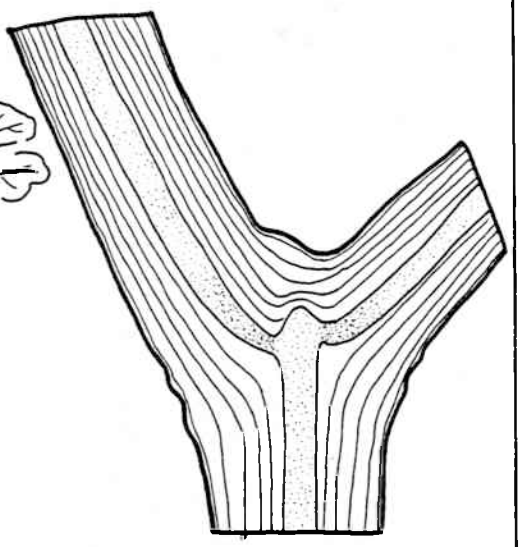


Figure 47b : Coupe longitudinale au niveau d'une extrémité de module

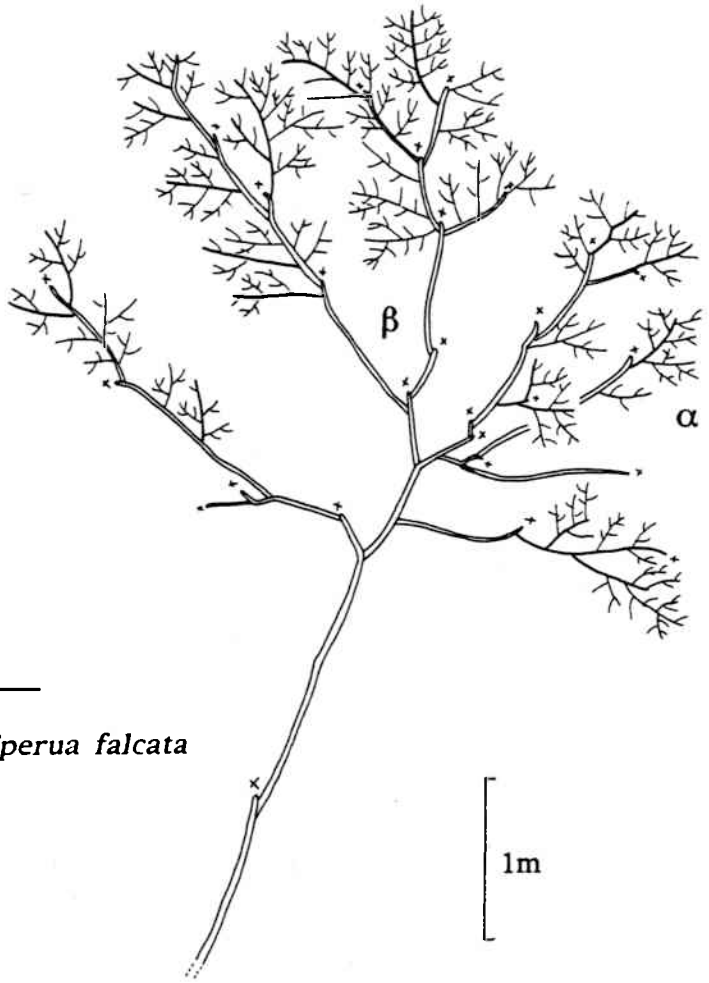


Figure 47c : Plan de branche

comparable à celle du tronc. Il n'y a plus de tronc unique, il s'est résolu dans un ensemble de fourches dressées à obliques.

Dans la partie haute de la cime, la différenciation entre les axes est encore plus réduite. Les séries linéaires de modules sont moins fréquentes, et une équivalence entre les différents axes se manifeste, dans leurs dimensions, et leur orientation. En périphérie de la cime, les modules n'ont plus de direction de croissance bien définie. La plupart d'entre eux sont horizontaux. Les inflorescences se situent de manière privilégiée sur ce type d'axes horizontaux et périphériques de la cime.

2.5. La dynamique de croissance

La figure 48 (Edelin comm. pers.), illustre le mode de développement d'*Eperua falcata*.

* **L'évolution du tronc** : Le tronc chez le jeune arbre se construit par la superposition de modules plagiotropes, dressés à la base et horizontaux à leur extrémité. La mise en place des modules successifs se fait par formation de fourches dichasiales. Dans un premier temps ces fourches sont égales et la distinction entre les types d'axes (tronc - branche) est a priori impossible à faire. Le sommet de l'axe principal, tout comme les branches est affaissé, la différenciation se faisant dans le temps au cours de la croissance secondaire.
Puis peu à peu, se manifeste une différenciation plus rapide de différentes catégories d'axes et les fourches sont de plus en plus inégales. L'axe formant le futur module de tronc est d'emblée orthotrope alors que celui à l'origine de la branche est plagiotrope. A ce dimorphisme s'ajoute une croissance privilégiée du tronc, avec un rythme d'émission des unités de croissance plus rapide que celui des axes latéraux. Enfin, la taille des modules orthotropes croît sensiblement avec la hauteur de l'arbre.
La formation de la cime correspond à la fois à une augmentation du nombre d'axes latéraux au niveau des fourches principales et à un retour à une égalité entre les deux parties de certaines des fourches.

* **L'évolution des branches** : Chez les jeunes plantes, les branches sont des sympodes linéaires. Leur expansion, chez le jeune arbre, se réalise d'abord par ramification sympodiale dichasiale, puis par une augmentation du nombre de fourches.
Parallèlement à l'acquisition d'une grande taille, il se produit une inégalité

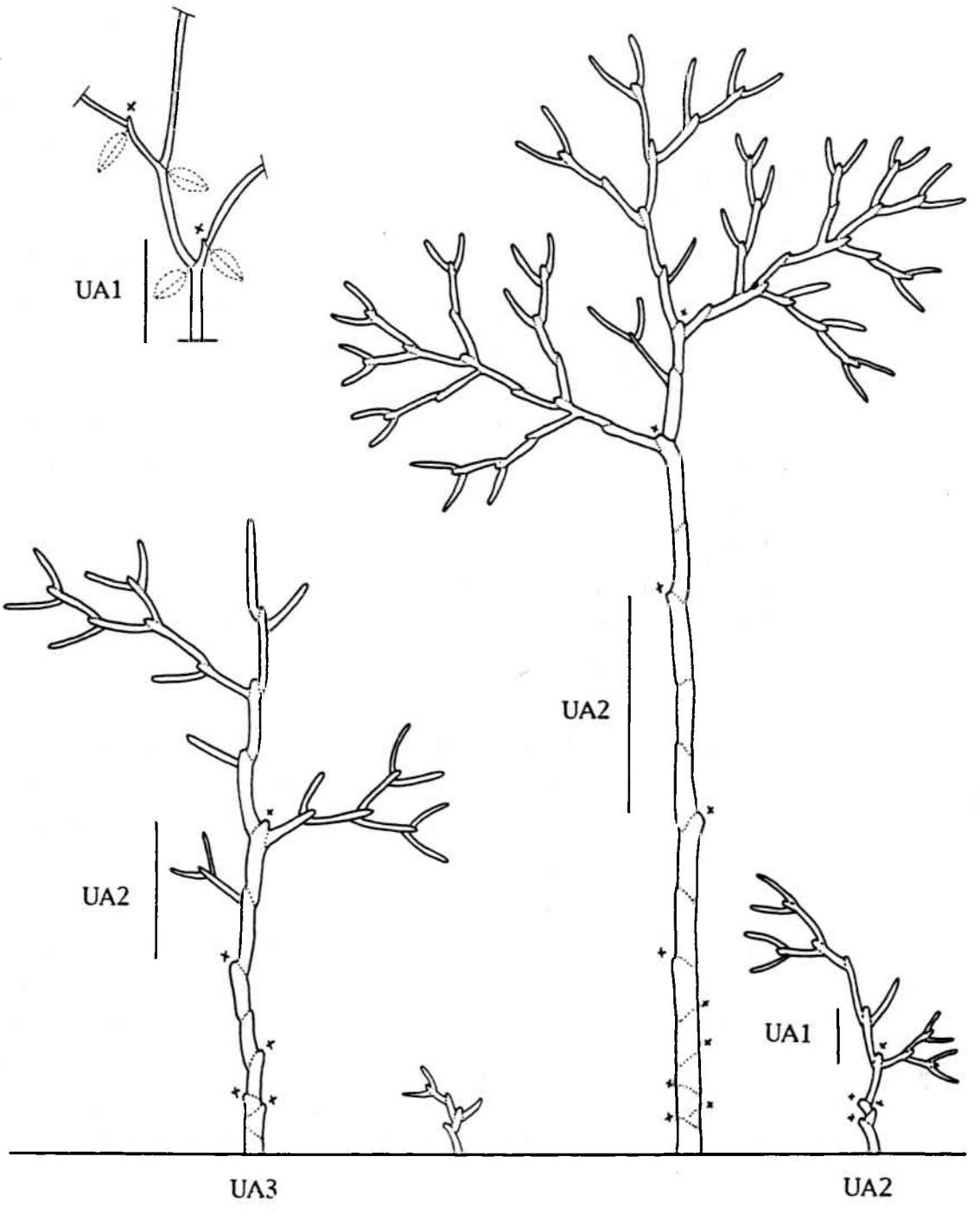


Figure 48 : Schéma de synthèse du développement d'*Eperua falcata*
(D'après Edelin, non publié)

dans les éléments des fourches. Cette inégalité de plus en plus marquée, aboutit à la mise en place d'un axe dominant A2, formé de la série plus ou moins linéaire de sympodes, dans la partie proximale de la branche. A la périphérie de la branche par contre, on retrouve le système divariqué des jeunes branches où les axes sont moins différenciés.
Chez les plus grandes branches de l'arbre, le caractère linéaire de l'axe A2 est accentué et se traduit par une fermeture des angles d'insertion des fourches. En outre, les grandes fourches s'individualisent nettement du fait de l'augmentation du nombre de modules et d'une plus grande rectitude entre chacune d'elle.

* **L'évolution au niveau de l'arbre entier** : L'arbre débute sa croissance par une phase plagiotrope, polyarchique où tous les axes sont équivalents et se sont individualisés secondairement au cours de la croissance en diamètre. De plus l'apparition des relais est fortement retardée. Puis la formation du tronc est privilégiée lorsque des modules, d'emblée orthotropes et disposés en séries linéaires, se mettent en place. A ce niveau les séries de modules sont longues, l'orthotropie est accentuée ainsi que la différenciation entre les axes. De plus, les relais ont un développement synchrone avec celui des branches latérales, c'est-à-dire décalée d'une unité de croissance seulement. Cette individualisation du tronc correspond à une phase de hiérarchisation.

La différenciation entre le tronc et les branches va diffuser et atteindre la base des branches. Il se forme ainsi, comme le long du tronc, des fourches bien individualisées, séparées par des parties sympodiales linéaires, constituant l'axe principal de la branche.

La cime se met en place lorsque la hiérarchie des axes s'affaiblit. Les deux relais formés au sommet des modules ont alors des caractéristiques morphologiques et fonctionnelles comparables. Il se produit un retour à une certaine polyarchie. Cependant, la formation des branches maîtresses implique, après une telle co-dominance entre les différents relais formés au sommet des modules, l'existence d'une phase hiérarchisée marquée.

Enfin une phase polyarchique plus prononcée peut être mise en évidence dans le haut de la cime. Les séries linéaires de modules formant l'axe A1 se réduisent alors que les branches acquièrent des directions de croissance de plus en plus dressées. Le tronc lui-même finit par devenir plagiotrope.

Ainsi, la phase de dominance et de hiérarchie se trouve localisée dans la partie centrale de l'individu, la partie périphérique (la base et le sommet du tronc ou la périphérie des branches) étant polyarchique.

3. Étude de la variabilité chez *Eperua falcata*

3.1. La variabilité au niveau du module ou UA1

Elle peut être observée chez de jeunes arbres de un mètre de haut. Onze individus, étudiés par Edelin (données non publiées) et Delavault (1991) sont mentionnés (Figure 49 et n° 218 à 228 page 382).

* **Le nombre d'écailles et de feuilles assimilatrices sur la première unité de croissance** : Notée par Edelin (données non publiées) sur de toutes jeunes plantules, la variabilité se manifeste par une proportion plus ou moins importante d'écailles par rapport aux feuilles assimilatrices. Par exemple, chez l'individu W23, la première unité de croissance porte quatre écailles puis deux feuilles assimilatrices. La suivante a formé trois écailles et deux feuilles assimilatrices. Par contre, chez W20, une écaille précède deux feuilles assimilatrices sur la première unité de croissance, alors que la deuxième UC est composée de une écaille et une feuille.

* **La longueur du module** : La mort de l'apex de l'axe principal qui la détermine, intervient plus ou moins précocement et parfois dès la première unité de croissance (W24). Chez certains individus, au contraire, le premier module est formé de plusieurs unités de croissance (7 pour la jeune plantule W25).

De même, alors que le nombre d'unités de croissance par module et la taille des modules sont variables au sein d'un individu, certaines plantes ont en moyenne des modules plus longs que les autres. Au sein du même individu également la longueur des unités de croissance peut être à peu près constante (W23 et W25) ou au contraire hétérogène (W24, W29 ou W30).

* **La durée de la phase monocaule** peut varier notablement d'un individu à l'autre. Une plante de 60 ou 70 cm de hauteur (W20) peut ne pas être ramifiée, c'est-à-dire n'avoir formé que des sympodes linéaires alors qu'une autre (W21) peut avoir fonctionné selon un mode dichasial dès l'émission de sa troisième unité de croissance et être ramifiée à 30 cm de haut.

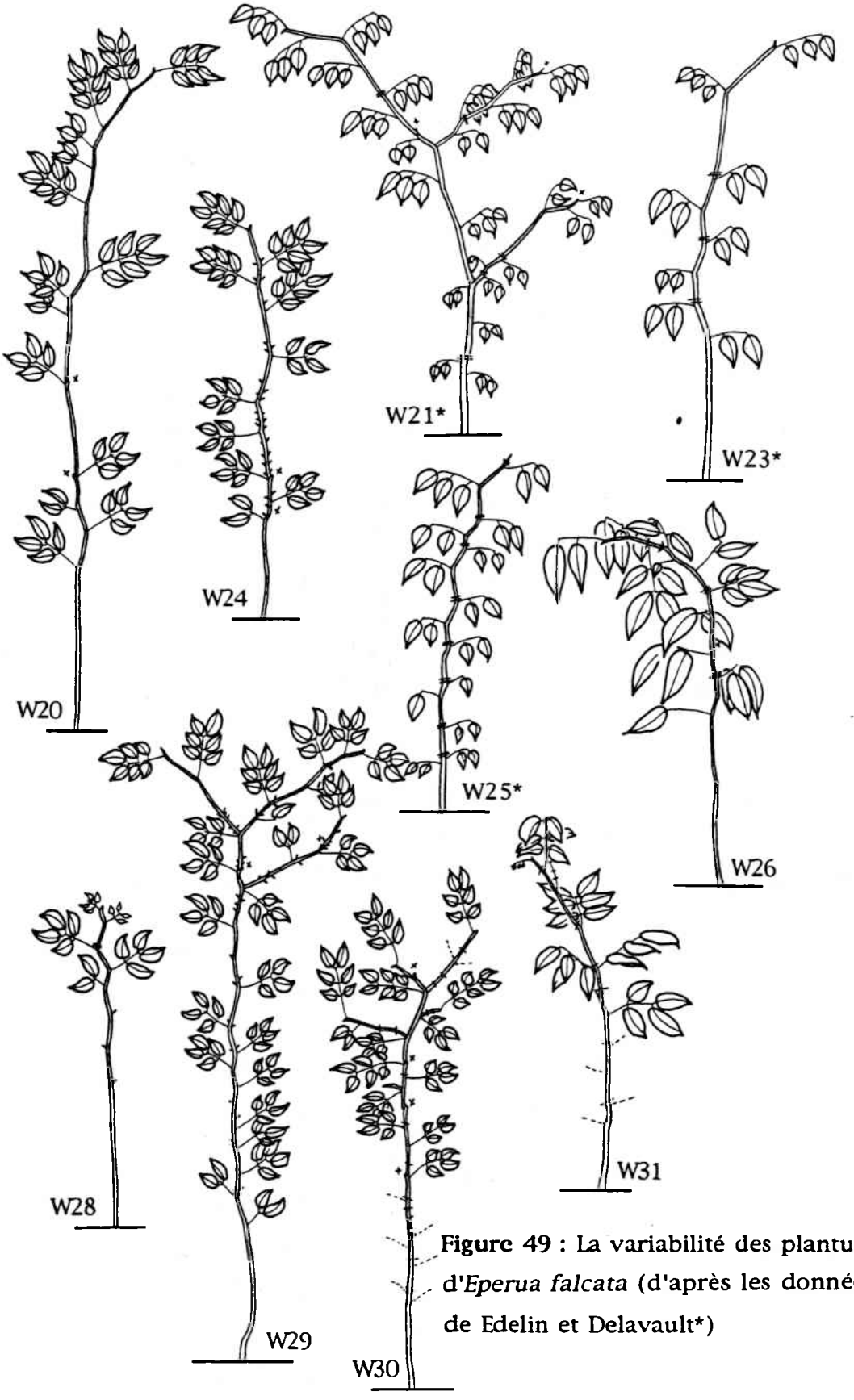


Figure 49 : La variabilité des plantules d'*Eperua falcata* (d'après les données de Edelin et Delavault*)

* **L'orientation des axes** : Le caractère plagiotrope des plantules varie aussi dans son expression puisque certaines (W20 ou W23) sont redressées et d'autres ont une partie plagiotrope prononcée (W26, Figure 5e).

3.2. La variabilité chez les jeunes plants au stade de l'UA2

Une vingtaine d'arbres au stade de l'UA2 ont été observés par Edelin lorsqu'il a réalisé l'étude architecturale de cette espèce. Ce sont ses dessins qui ont été analysés (tableaux n° 229 à 247 page389 et Figure 50).

Au stade où l'individu commence à réaliser son deuxième niveau d'organisation, la variabilité s'exprime par les caractères suivants.

* **Le nombre de modules par rapport à la taille de la plante** : Pour une même hauteur l'individu W22 a émis trois modules et W43 en a formé six.

* **La position des relais sur le module porteur** : Chez W23, les relais orthotropes sont sub-terminaux sur les modules, puisque la partie plagiotrope n'existe pas. La mort d'apex peut même intervenir tardivement au niveau du module et une ou deux longues unités de croissance peuvent se former avant qu'elle ne se produise. Ainsi la différence entre les modules de l'UA2 est plus difficile à déterminer dans le cas de W23 que dans le cas de W22.

* **La dominance de l'axe principal** : Chez W22, le tronc exerce une dominance sur les branches et les plateaux. Par contre, les branches de W23 sont plus rectilignes et de forme moins divariquée mais elles ont également une structure et une orientation comparable à celle du tronc.

A titre d'exemple, les individus W22 et W27, dont la forme est totalement différente, sont décrits.

3.2.1. La description du jeune arbre "moins"

Ce jeune individu (W22) étudié par Edelin (données non publiées) mesure 2,4 m et se développe en sous-bois. Il est composé de deux "plateaux" vivants. Le premier est situé au sommet d'une portion de tronc de un mètre, formée de trois axes sympodiaux dont les extrémités plagiotropes se sont élaguées. Il est horizontal et peu développé.

La deuxième partie de la plante est formée par un sympode constitué de quatre modules dont les deux premiers sont à l'origine de la majeure partie

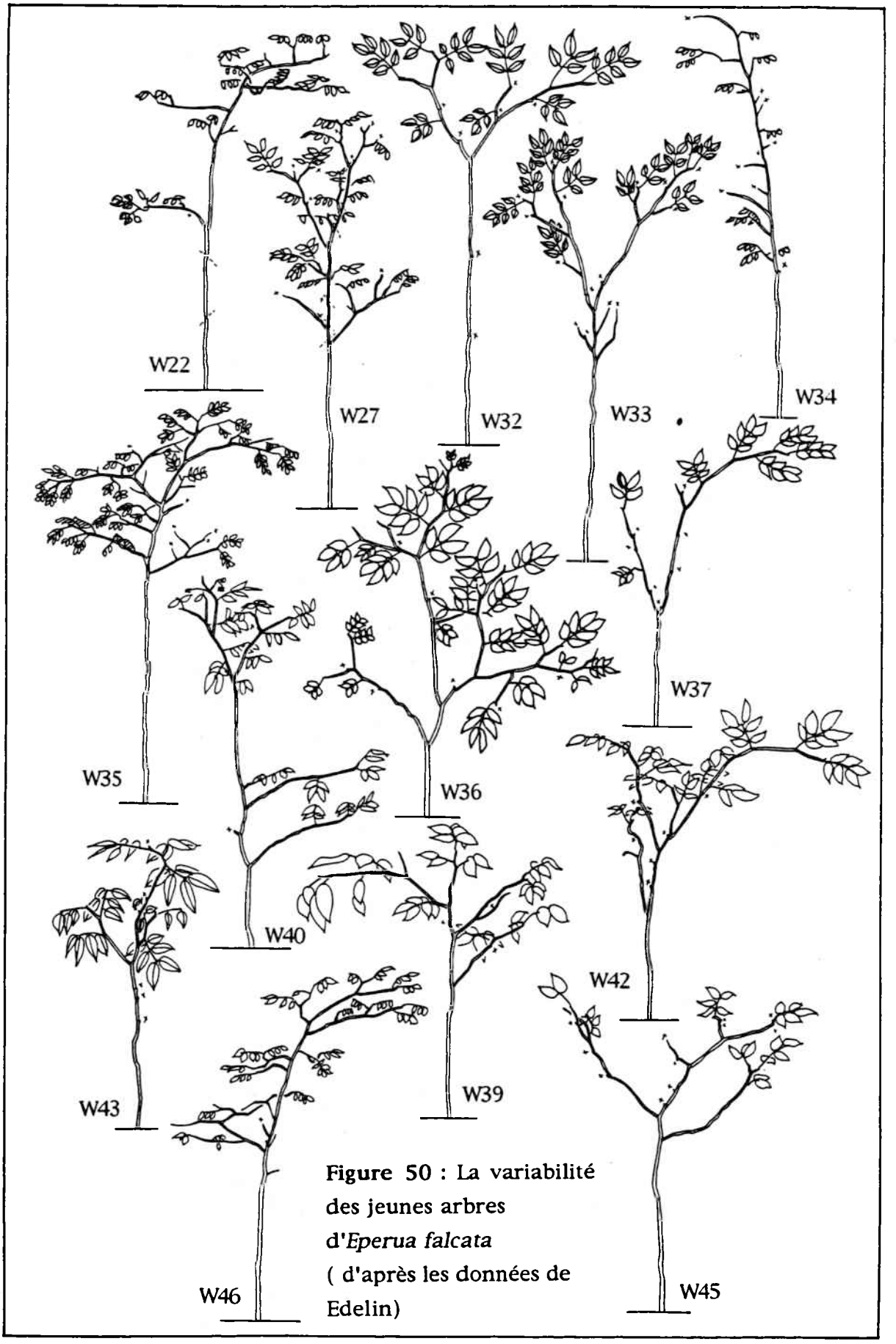


Figure 50 : La variabilité des jeunes arbres d'*Eperua falcata* (d'après les données de Edelin)

des axes. On peut décomposer ce module en trois zones : la base non ramifiée, la zone médiane portant trois petites branches, et la partie terminale constituant une fourche dont les deux axes sont plagiotropes.
Les branches sont linéaires à la base, avec un axe A2 portant de petits A3. Elles se terminent par une petite fourche.

3.2.2. La description du jeune arbre "plus"

L'individu W27 mesure deux mètres. Il possède des axes latéraux, qui au lieu d'avoir une direction de croissance horizontale sont obliques. Cependant leur mode de développement est semblable à celui décrit précédemment pour des individus ayant atteint le même stade. Un petit tronc de 90 cm supporte une partie feuillée, aux axes latéraux peu ramifiés et aux plateaux très peu développés. La base orthotrope du dernier module comporte même des branches latérales, dressées elles aussi, qui peuvent s'être développées davantage que les extrémités de plateaux.

3.3. La variabilité au sein de l'UA2 chez les arbres d'avenir

Six jeunes arbres observés par Edelin (données non publiées) parvenus au stade de l'UA2 sont étudiés (tableaux n° 248 à 253 page 400 et Figure 51).
En plus des caractères mentionnés précédemment et qui concernent la longueur et la composition des modules la variabilité se manifeste, à ce stade, par :

* **La longueur des axes principaux constituant les unités architecturales 2** : Les individus W56 ou W57 sont caractérisés par une seconde unité architecturale bien établie avec succession de modules orthotropes et de modules complexes. Dans le cas de W53, le dernier module est composé d'un grand nombre d'unités de croissance. Par contre, dans le cas de l'arbre W52, les parties monopodiales sont réduites à leur plus simple expression.

* **La persistance des axes latéraux** : Certains arbres conservent un petit nombre d'axes latéraux sur le tronc (W52, W53 ou W54) contrairement à ce que l'on observe dans le cas des individus W55, W56 ou W57, qui sont abondamment ramifiés.

* **L'orientation de croissance des axes latéraux** : Ils sont horizontaux comme dans la plupart des cas. Cependant, chez les individus W54, W55 ou 57,

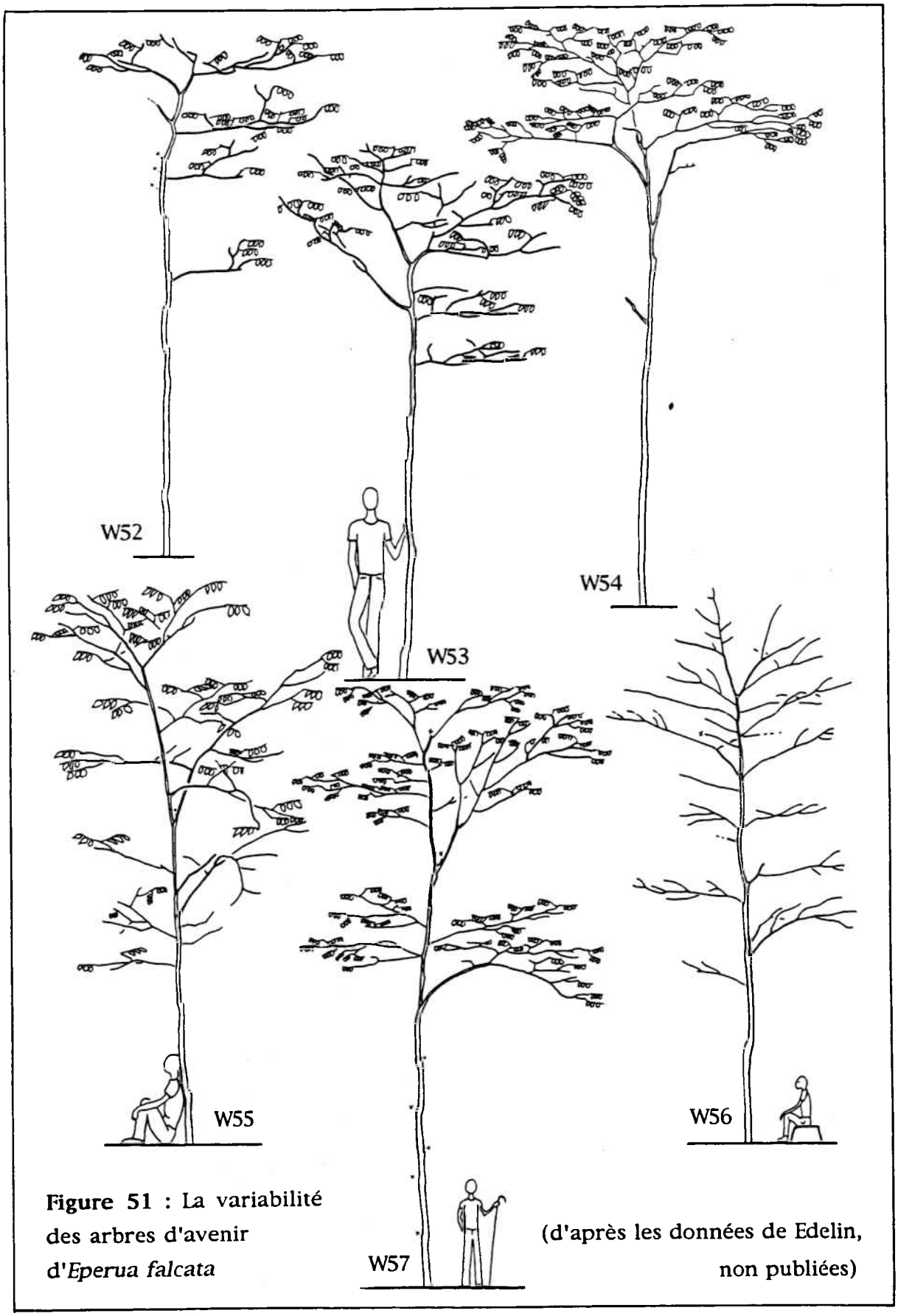


Figure 51 : La variabilité des arbres d'avenir d'*Eperua falcata* (d'après les données de Edelin, non publiées)

la base de certaines extrémités plagiotropes des axes mixtes peut avoir une orientation oblique.

* **L'abondance et la régularité de la ramification** : Certains individus tels que W52 ou W57 ont une ramification peu abondante avec des unités de croissance d'axes A2 non ramifiées. A l'inverse l'individu W56 est plus régulier dans sa ramification. Des cas intermédiaires sont représentés par W55, chez lequel la partie terminale de l'arbre est régulièrement ramifiée mais pas les branches, petites, linéaires.

Les deux individus W52 et W56 dont les extrémités des modules ont des orientations différentes sont décrits.

3.3.1. La description de l'arbre "moins"

L'individu W52, parvenu au stade de la deuxième unité architecturale, mesure environ 6 mètres. Chaque UA2 est constituée d'un grand nombre de modules souvent réduits à une unité de croissance. Les décrochements dus au fonctionnement sympodial de la plante sont nettement visibles. L'extrémité du tronc est nécrosée.
On dénombre 7 axes latéraux, la plupart étant des branches de module, seule l'une d'entre elles correspond à l'extrémité plagiotrope de l'UA2. Ces axes sont sympodiaux, peu ramifiés et composés d'unités de croissance de taille inégale. Les folioles sont au nombre de 2, 4 ou 6 par feuille.

3.3.2. La description de l'arbre "plus"

Le jeune arbre W56 mesurant environ 7 mètres, est composé de sept UA2. Deux d'entre elles sont constituées de deux modules successifs. Les extrémités plagiotropes de ces UA2 ont une orientation oblique. Le sommet de la plante est constitué d'une extrémité d'UA2 plagiotrope, et de deux relais. L'un est vertical, l'autre oblique.
Les extrémités plagiotropes de UA2 sont sympodiales et des fourches se sont constituées à la base et en extrémité. Les unités de croissance des axes principaux peuvent compter jusqu'à 5 entre-nœuds et la majorité est ramifiée.
Les branches situées dans la partie monopodiale des modules sont encore nombreuses et portent des rameaux latéraux régulièrement distribués.

3.4. La variabilité au sein de l'UA3 chez les arbres du présent

La majorité des arbres adultes est composée de grands plateaux plagiotropes, portant le feuillage et les inflorescences, extrémité des unités architecturales de deuxième ordre. La variabilité repose principalement sur le mode d'insertion de ces grands systèmes ramifiés.
La variabilité chez ces arbres aboutit à l'existence de formes de cime très différentes (tableaux n° 254 à 268 page 400 et Figure 52). Certains individus sont constitués d'une succession de grands plateaux plagiotropes, et d'autres ont une forme en entonnoir, où les branches sont orientées à l'oblique.

* **La persistance d'un tronc dominant** : La présence d'un axe principal marqué peut être observée chez les arbres W3, W13, W14 ou W16. A chaque relais un seul axe s'est formé et la partie terminale de l'axe mixte est rapidement déviée sur le côté. Par contre, chez les individus W2, W4, W5, W7 et plus spectaculairement W10, les relais sont constitués d'axes aux caractéristiques comparables. Un cas intermédiaire est représenté par les arbres W9 et W11.

* **La distance entre les fourches** : Les fourches formées sur le tronc peuvent être simples (W1, W3 ou W11) ou bien multiples avec successions de plusieurs relais sur une distance très courte (W5, W9, W16)

* **L'orientation des "plateaux"** : Complètement horizontaux chez certains arbres comme W3 W11, W13 ou W14, ils peuvent également être obliques à la base et prendre une orientation horizontale en fin de développement (W2, W4, W5, W9). Un petit nombre d'individus possèdent la particularité d'avoir des axes longuement orthotropes ou obliques tels les individus W15, W16 ou tout particulièrement W10.
Les angles d'insertion des fourches peut jouer un rôle dans ce caractère. Par exemple les arbres W7 ou W12 ont des fourches insérées avec des angles très ouverts. Inversement, dans le cas des individus W4, W9, W10 ou W11 les angles d'insertion sont plus fermés.

* **La dimension des branches** dépend du nombre de fourches formées, et de la distance entre deux fourches successives. Certains individus ont des branches de dimensions très réduites comme W11 ou W14. Le nombre de fourches est réduit, les axes latéraux de petites dimension et peu ramifiés. A l'inverse, certains arbres ont des branches constituées de vastes systèmes de

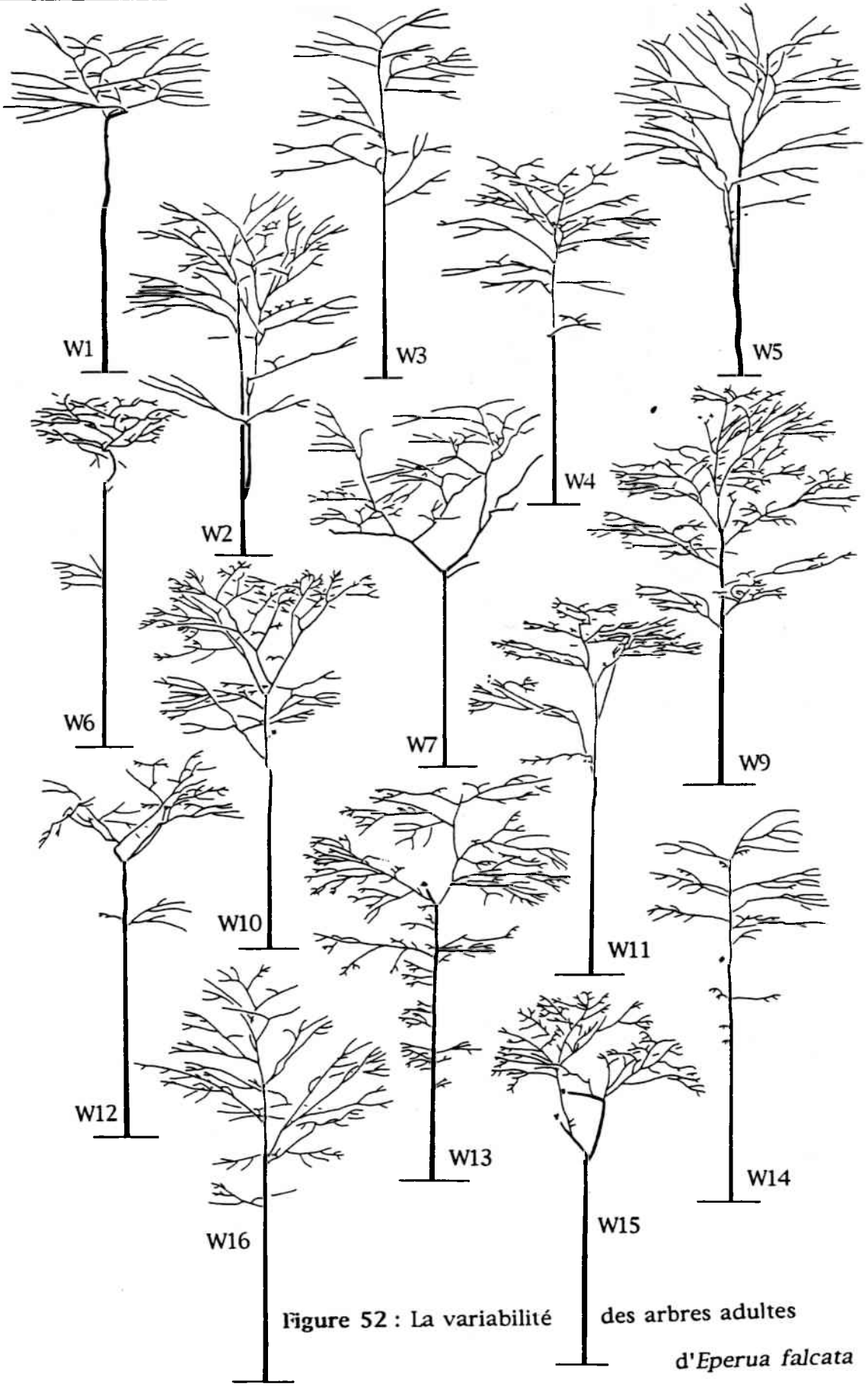


Figure 52 : La variabilité des arbres adultes d'*Eperua falcata*

fourches alternant avec des portions d'axes monopodiaux (W4, W5, W10, W13 ou W16).

* **Symétrie sur les branches** : Certaines branches conservent une symétrie bilatérale, conforme à la répartition distique de leurs feuilles (W11, W14). D'autres individus (W4, W7, W9, W10, W16...) ont la possibilité de disposer certains de leur axes au-dessus du plan de branche, à la faveur d'une fourche.

Les deux individus caractérisant le mieux ces deux formes opposées sont l'arbre W3 avec des plateaux horizontaux et l'arbre W10 ayant des axes obliques et une forme en entonnoir.

3.4.1. La description de l'arbre "moins"

L'individu W3, haut d'une trentaine de mètres, a une forme caractéristique en plateau.

* **Le tronc** : Couvert de mousses et d'épiphytes à sa base, le tronc dominant, unique a développé six plateaux plus ou moins volumineux et plagiotropes. Le dernier constitue le sommet de l'arbre. Les parties orthotropes des modules, à l'origine du tronc, sont plus réduites et la courbure vers le plateau, plus accentuée au sommet de l'arbre.

* **Les formations latérales** : Deux petites branches retardées se sont formées à la base de la cime. Elles ont une structure linéaire, avec un axe dominant axillant des rameaux latéraux peu développés. Les branches et les plateaux du sommet de l'arbre, les plus petites, sont plagiotropes, constituées par une succession de fourches disposées dans le plan horizontal. Dans ce cas le passage de l'orthotropie à la plagiotropie est très soudain. Mais pour la plupart d'entre elles, les formations latérales constituent des plateaux dont la base orthotrope est plus ou moins importante. Ces plateaux les plus grands ont également adopté une disposition en trois dimensions de leurs fourches et de leurs rameaux. Au lieu de conserver une disposition distique stricte, les axes ont pu se disposer secondairement, le plus souvent en position épitone.
Le nombre d'ordre de fourche varie de trois à cinq selon les plateaux.

* **Les rameaux** : Aux extrémités des branches, ils constituent deux ordres d'axes supplémentaires qui portent les feuilles et les inflorescences. Quelques systèmes ramifiés de plus grande ampleur peuvent s'être développés à la face

supérieure des branches. Ceux-là sont constitués de trois ordres d'axes supplémentaires.

3.4.2. La description de l'arbre "plus"

L'individu W10 est un grand arbre de quarante mètres.

* **Le tronc** : Même s'il est incurvé vers les deux-tiers de sa hauteur, il est possible de distinguer un axe dominant dans cet arbre. Dans la zone de courbure se sont formées les deux grandes fourches principales. Ainsi trois grandes branches maîtresses constituent la cime de cet arbre. Dans la portion verticale du tronc, deux plateaux ont subsisté.

On observe ainsi une alternance de longues parties monopodiales avec des fourches dont un élément est légèrement plus petit que l'autre. Le tronc a finit par avoir un développement plagiotrope, mais de manière très tardive.

* **Les formations latérales** : Tous les plateaux formés par cet individu sont obliques et de grande ampleur, en particulier ceux portés par la partie oblique du tronc. Ils ont une structure comparable à celle du tronc, et ont formé des fourches de très grande taille, séparées par de longues zones de sympodes linéaires, sur lesquelles on remarque la présence de nombreux petits rameaux A3, abondamment feuillés. En s'élaguant ils laissent de petites cicatrices discrètes.

Les axes des fourches s'insèrent avec des angles moyens.

ANALYSE DES RÉSULTATS

1. *Laetia procera*

Chez cette espèce la variabilité s'exprime entre les arbres qui ont développé une cime très ample composée de nombreux réitérats totaux retardés, et ceux qui ont une cime très restreinte, pauvre en réitérats totaux. Le nombre des réitérats formés va de 13 à 100 chez les arbres étudiés, et peut se décomposer en deux variables :

- Le nombre de réitérats totaux qui constituent la cime. Les plus petits arbres ont seulement deux ou trois réitérats de premier ordre, les plus grands, jusqu'à sept.
- Le nombre d'ordres de réitération, variant de 3 à 7.

Parallèlement, l'étude des grands individus de cette espèce apporte les informations suivantes :

* Les premiers réitérats formés, d'ordre 1 et 2, sont situés à une grande distance par rapport au point d'ancrage de l'axe porteur, ont des rides d'insertion très grandes et profondément inclues dans les tissus de cet organe. Ils sont apparus sur une tige de grande dimension mais alors que celle-ci avait encore un faible diamètre. Ils se sont développés avec un faible retard par rapport à celle-ci, les deux axes ayant un fort potentiel de croissance.

* Les branches sont regroupées en petits bouquets au sommet des axes principaux. Leurs dimensions sont homogènes et l'élagage s'est effectué suivant leur ordre d'apparition sur le tronc. Les axes A1 sont très longs et conservent longtemps leur caractère hiérarchisé chez les grands arbres.

* On remarque également chez de tels individus, que les cicatrices de branches sont de petit diamètre tout comme les branches encore en place. Les branches émises par ces axes de grande taille ont une structure homogène, sont peu réitérés partiellement. Toutes les cicatrices d'élagage témoignent du fait que les axes sont de diamètre relativement réduit, et équivalents. En conclusion, les branches élaguées étaient de dimensions comparables à celles encore en place au moment de l'observation. Il y a donc une moins grande hétérogénéité dans la ramification. Les figures d'insertion montrent que les réitérats totaux se sont formés sur des axes dressés, les rides

sont faiblement marquées, en particulier celles des réitérats les plus basaux. De plus, elles sont nettement inclues ou soudées à l'axe porteur. Les réitérats correspondants sont apparus lorsque l'axe porteur était encore jeune et en plein développement.

A l'inverse, les individus à cime réduite, ont les caractéristiques suivantes :
* le tronc et les autres axes principaux ont des hauteurs réduites. Ils s'affaissent plus rapidement et les figures d'insertion des réitérats, circulaires, montrent qu'ils sont formés sur des axes déjà obliques.

* Les branches sont de dimensions hétérogènes avec notamment la présence d'une abondante réitération partielle sur les plus grandes et les plus longévives. Cela se traduit par un élagage "désordonné" sur le tronc, où persistent des zones aux branches longues et tortueuses en alternance avec des zones nues où les branches peu développées sont déjà élaguées.

* Les figures d'insertion des réitérats totaux montrent des rides fortement marquées par des bourrelets de forme circulaire. Ces réitérats sont apparus sur des axes (tronc ou axe principal de réitérat total) déjà affaissés et les rides, très proéminentes, informent sur un grand décalage entre le développement de l'axe porteur et celui de l'axe porté. .

Chez les jeunes individus, la variabilité se manifeste dans l'aptitude de certains arbres à former un tronc nettement dominant sur les branches. Dans ce cas, les branches sont vigoureuses au départ, elles forment des unités de croissance (aux entre-nœuds nombreux plutôt que longs) et leur orientation de croissance est oblique. Cependant elles meurent et sont élaguées rapidement, dans l'ordre où elles sont apparues, sans avoir eu le temps de former des réitérats partiels. Le feuillage est abondant et les rameaux A3, de faibles dimensions, sont régulièrement répartis.
Le défilement de tous les axes est régulier. La croissance secondaire est homogène et active et les cicatrices d'élagage sont rapidement estompées et masquées par l'écorce.

D'autres individus, par contre, possèdent un diamètre basal beaucoup plus important et un défilement plus rapide du tronc. Leur branches sont hétérogènes car celles de la base sont beaucoup plus ramifiées et réitérées partiellement que celles du sommet. De ce fait elles s'affaissent aussi de manière accentuée. Les rameaux A3 sont longs par rapport aux branches A2,

et souvent les feuilles sont disposées de manière irrégulière.
En conséquence, l'élagage des branches est moins régulier car les plus grosses restent en place plus longtemps que les autres.

2. *Symphonia globulifera*

La variabilité des cimes chez cette espèce, observée uniquement sur des individus adultes, peut se résumer à deux tendances : les arbres qui restent proches de l'unité architecturale et ceux qui présentent une cime très ample constituée de nombreux réitérats totaux retardés. Chez les arbres observés, le nombre de réitérats totaux varie de 3 à 37. En général chez cette espèce le nombre d'ordres de réitérats est réduit à un, mais il peut parfois y avoir des réitérats de trois ordres (Sg23).

Chez les grands individus, l'analyse de la composition des axes révèle une homogénéité des branches, qui sont de taille réduite avec des rameaux régulièrement distribués et une réitération partielle peu exprimée voire absente. Les différentes catégories d'organes sont distinctes les unes des autres par leur longueur, leur diamètre et leur angle d'insertion. Seules les branches qui portent des réitérats totaux ont subi une forte augmentation de leur diamètre en deçà de l'insertion de ces derniers. La cicatrice de la partie élaguée de la branche montre que le réitérat est apparu lorsque la branche était encore de petit diamètre.

Les arbres grêles, proches de l'unité architecturale, ont des branches et surtout des rameaux plus longs, qui ont tendance à pendre. La réitération partielle est abondante et plusieurs ordres peuvent se succéder.

3. *Symphonia sp.*1.

Les individus de cette espèce forment en moyenne, des cimes beaucoup plus réduites que celles de *Symphonia globulifera.*
La plupart des individus ont tendance à former une cime par métamorphose, plus ou moins prononcée, et rares sont les arbres qui ont pu atteindre six catégories d'axes sur la totalité de leurs branches. L'arbre ayant manifesté le plus amplement cette métamorphose est S56, mais il n'aboutit pas cependant à la formation de véritables réitérats totaux à développement immédiat.

Trois types d'arbres peuvent être distingués. Certains ont une structure proche de l'unité architecturale, avec des branches de petite taille sur lesquelles la réitération partielle est peu exprimée. D'autres ont de grandes

branches plus dressées avec une réitération partielle fortement exprimée ; enfin le dernier groupe réitère totalement. Un gradient continu peut être noté entre les arbres proches de l'unité et ceux qui réitèrent de manière retardée, d'une part, et ceux qui ont tendance à subir la métamorphose, d'autre part.

Chez les arbres qui restent proches de l'unité architecturale, la réitération partielle est peu abondante, concerne surtout les axes A'3 et peu de fourches se forment sur les branches. Souvent les rameaux A4 et A5 sont peu différents les uns des autres et les axes A3 de petite taille sont insérés dans le plan horizontal. Ces individus constituent des cimes réduites aux branches homogènes qui s'élaguent de manière régulière, dans l'ordre où elles sont apparues.

Une certaine homogénéité se rencontre également dans le cas des arbres métamorphosés dont les branches sont beaucoup plus longues et se dressent à leur extrémité. La réitération partielle est plus fréquente et peut même aboutir à l'existence d'une sixième catégorie d'axes sur des branches à symétrie radiale. La durée de vie de telles branches est plus longue et les cimes de ces individus sont plus larges que la longueur du tronc.

Par contre les cimes des arbres qui ont réitéré totalement sont hétérogènes car les branches sont à des stades différents, élaguées, réitérées partiellement ou avec des réitérats totaux. Ces différentes possibilités leur donnent des durées de vie très variables. Leurs branches sont cependant toujours plus courtes et horizontales que celles des individus métamorphosés. Les réitérats, qu'ils soient partiels ou totaux, sont formés sur des branches prématurément élaguées ou cassées, même chez les jeunes individus observés, et se développent de façon précoce.

Chez les jeunes individus, les différences dans l'expression de l'unité architecturale s'expriment par la capacité de réaliser la cinquième catégorie d'organes. Ceux-ci se forment plus ou moins précocément au cours de la vie de la plante et sont en nombre variable sur les axes. La réaction à un traumatisme des branches peut conduire à la formation, soit de fourches par réitération partielle de branche, soit de rejets dressés.

4. *Virola surinamensis*

La variabilité chez *Virola* nous montre deux grands types de forme de cime. Certains individus présentent des cimes réitérées de manière totale et retardée, d'autres en sont presque totalement dépourvus mais ont de grandes branches obliques. On observe au sein d'une même espèce les phénomènes rencontrés pour les deux espèces du genre *Symphonia*, où certains individus réitèrent totalement de manière retardée et d'autres ont plutôt tendance à avoir des branches qui sont restées dressées, ce qui correspond à une métamorphose incomplètement réalisée.

Les différences entre ces deux groupes d'individus concernent principalement les distinctions entre les catégories d'organes. Il est notamment plus aisé de reconnaître les A'2 et les A3 chez les arbres abondamment réitérés car leurs caractéristiques sont très tranchées (longueur, diamètre, angle d'insertion).

Chez les arbres à branches obliques les fourches sont absentes ou formées très loin du tronc, en périphérie de la cime.

Le nombre de verticilles portant des réitérats retardés varie de 4 à 12 et le nombre d'ordres de 1 à 4.

Les individus du futur montrent déjà des tendances à exprimer le mode "réitéré" ou le mode "métamorphosé". Dans le premier cas les branches sont plus proches de l'horizontale, dans le second elles ont un angle d'insertion fermé.

Cette distinction n'a pas pu être réalisée chez les arbres encore plus petits. Cela peut signifier soit que la différence n'est pas encore exprimée à ce stade, soit que les individus sont plus rares et que je n'ai pas eu la chance d'en rencontrer. Par contre, il est possible de reconnaître chez ces jeunes arbres, ceux promis à devenir des arbres avec une grande cime et ceux qui resteront pet développés.

5. *Xylopia nitida*

Cette espèce possède un mode de développement sympodial, mais se comporte comme si elle était monopodiale. La variabilité observée permet de distinguer deux formes d'arbres : ceux qui ont des réitérats totaux retardés, et ceux qui présentent une métamophose incomplète. Dans le premier cas les branches latérales, réduites en longueur et en diamètre, sont peu réitérées partiellement et les rameaux A3 sont petits. A l'inverse, les branches obliques des arbres à métamorphose sont de gros diamètre, avec des entre-nœuds

longs et des rameaux A3 plus longs et davantage réitérés.

Chez les jeunes individus les critères de variabilité se situent au niveau de la longueur des modules, de la longueur des branches par rapport à celle du tronc, de la longueur des rameaux A3. La formation des fourches peut intervenir plus ou moins précocement et, à un même stade, certains individus ont un grand nombre de branches avec fourches alors que d'autres en sont dépourvus. L'orientation des branches, horizontales ou obliques, est aussi un critère de variabilité.

6. *Qualea rosea* :

Chez *Qualea* trois formes de cimes peuvent être décrits.
Celles où la dominance du tronc est conservée tout au long de la vie de l'arbre. Dans ce cas on aboutit à une cime hémisphérique, où l'un des élément de chaque fourche reste nettement dominé par l'autre.
A l'opposé, certains individus présentent une cime plate. On remarque alors, une co-dominance dans les différents éléments des fourches successives.
Enfin un cas intermédiaire est représenté par des arbres chez lesquels le tronc ne parvient pas à rester dominant. Par contre, il y a une hiérarchie entre les éléments de fourches où les réitérats deviennent plus grands que le tronc. Ces arbres ont souvent plusieurs cimes emboitées.

Chez les arbres d'avenir les différentes formes de cimes proviennent de la manière dont se succèdent les modules (rectitude ou non), et de la capacité des branches à réitérer partiellement ou pas.

7. *Eperua grandiflora* :

Il existe également chez cette espèce, deux formes de cimes distinctes. Certains individus conservent un tronc dominant tout le long de la vie de l'arbre, les éléments latéraux sont horizontaux et forment des branches horizontales ou pendantes.
D'autres individus forment une cime où aucun axe n'est capable de dominer l'autre lors de la succession des modules. Cependant, là aussi, on peut séparer deux types de cimes, celles dont les axes sont très dressés et les angles de fourches aigus et celles chez lesquelles les éléments de fourches sont plus écartés, avec des angles ouverts.

L'analyse des jeunes arbres nous enseigne que certains individus ont un développement marqué par une phase monopodiale importante, alors que

chez d'autres, elle est beaucoup plus courte. Certains individus ont une ramification constituée en majorité par les branches A2 des portions monopodiales, tandis que d'autres par les parties plagiotropes des axes A1. Ainsi la prédominance de l'UA1 ou de l'UA2, c'est-à-dire de la phase monopodiale ou de la phase sympodiale (branches provenant des monopodes ou des sympodes) est à l'origine des différences entre les individus.

8. *Eperua falcata* :

Cette espèce présente également deux modalités pour élaborer sa cime. Certains arbres parviennent à exprimer les trois niveaux d'organisation aboutissant à des cimes en entonnoir, par formation de fourches successives codominantes portées par un tronc de grande taille. D'autres individus, restant d'ailleurs plus petits, ne parviennent pas à ce stade et conservent un port en plateaux, par simple superposition d'UA2.

Chez les arbres d'avenir, ces deux tendances sont déjà observables, et certains individus de 6 mètres, expriment nettement la deuxième unité architecturale, alors que d'autres sont encore seulement constitués de modules superposés.

La variabilité chez les plantules affecte la taille des unités de croissance et leur composition (nombre d'écailles et de feuilles assimilatrices), le nombre d'unités de croissance formant les modules (de 3 à 10) et la durée de la phase monocaule.

DISCUSSION

La variabilité révèle l'existence de voies ontogéniques différentes que peuvent emprunter les individus au sein de l'espèce. Ces divergences sont accompagnées de caractères morphologiques d'autant plus marqués que l'individu est engagé dans l'une ou dans l'autre de ces voies. Sur quels paramètres repose l'existence de ces voies ontogéniques ?

1. La variabilité de l'architecture et l'ontogenèse

L'étude de la variabilité en fonction des stades de développement indique que, pour l'ensemble des espèces, la variabilité architecturale s'établit progressivement au cours du temps, et se manifeste très tôt dans la vie de l'arbre.

1.1. Les voies ontogéniques chez les espèces monopodiales

On distingue chez les espèces monopodiales plusieurs voies possibles. Chez *Virola surinamensis* certains jeunes individus présentent des branches horizontales avec une ramification faible, en A3 et quelques réitérats partiels, peu nombreux. Leur forme est conique. A un stade plus avancé, les différences dans les orientations des axes se sont amplifiées. Les branches A2 sont restées parfaitement horizontales (V14), relativement courtes avec des catégories d'axes bien distinctes. De tels individus présentent également de nombreux réitérats totaux. Plus tard encore, (V5) les grands individus réitérés sont toujours caractérisés par la présence de petits axes latéraux. Les cimes les plus vastes sont caractérisées par des branches faiblement réitérées de manière partielle. Les cicatrices de celles qui sont élaguées montrent que les branches étaient de petit diamètre.

Chez cette même espèce une deuxième lignée peut être définie. Certains individus ont, en effet, des branches beaucoup plus dressées, dès les stades jeunes (V20), avec parfois des axes A3 portés sur le dessus de la branche. Plus tard, l'arbre d'avenir présente de très longues branches obliques. Il est caractérisé lui aussi par des axes A3 situés au-dessus du plan de branche, mais aussi par des catégories d'axes peu distinctes. En bout de branches, on peut voir de grands axes A3 et des petits réitérats partiels peu différents les uns des autres par leurs dimensions. Chez les arbres adultes, les branches qui se

sont développées sont encore plus grandes, avec un faible nombre de fourches à la base. Elles présentent en bout de branches une abondante ramification avec quelques grandes fourches et des axes A3 réitérés. Ces individus par contre n'ont que très peu de réitérats totaux. Ceux qui se sont formés sont constitués d'un seul étage de branches, très longues. Ils peuvent également être apparus très tardivement sur les branches et ne participent pas à la construction de la cime.

Ainsi deux grandes tendances peuvent être mises en évidence chez cette espèce. Certains individus, aux branches réduites et aux catégories d'axes bien différenciées les unes des autres conduisent à l'apparition de réitérats totaux retardés, grands et nombreux. Partant d'une unité architecturale hiérarchisée et restreinte, on aboutit à des cimes formées de grands réitérats totaux retardés.
A l'opposé, cette espèce montre la possibilité de former des individus avec des branches longues et dressées, des catégories d'axes moins distinctes, où la réitération totale retardée est faiblement représentée. Chez de tels individus, la réitération partielle est abondante tout le long des branches. Elle peut aboutir à la formation de fourches ou bien à un ordre supplémentaire d'axes. Chez ces arbres l'extension du système ramifié évoque le processus de métamorphose. Le point de départ de cette voie est une unité architecturale plus vaste et légèrement moins hiérarchisée qui amène à une cime "métamorphosée", pauvre en réitérats totaux retardés.

De toutes petites différences observées chez les jeunes arbres, à savoir une légère différence dans l'orientation, la longueur des branches et la disposition des rameaux, conduisent à des possibilités diverses, et qui semblent antagonistes, d'établissement de la cime. Ces deux modalités de développement constituent deux voies ontogéniques extrêmes entre lesquelles oscillent les individus.

Le même processus a été observé chez *Symphonia sp.* 1 et *Xylopia nitida.* Il existe les deux modalités rencontrée chez *Virola* mais aussi de grands arbres qui ne présentent ni réitération retardée ni métamorphose. Ils conservent pendant toute leur vie une structure proche de l'unité architecturale, avec néanmoins des branches qui ont formé des fourches par réitération partielle.

Laetia procera enfin, se distingue, par le fait que tous les individus

établissent leur cime par réitération totale retardée. L'ampleur des cimes varie par l'abondance des réitérats totaux. En effet, le nombre de réitérats est d'un rapport de 10 entre les petits arbres et les grands. La distinction majeure constatée entre ces arbres est la présence d'une abondante réitération partielle chez les petits, et au contraire une réitération partielle pratiquement inexistante chez les très grands individus. Cette espèce indique qu'il y aurait également un antagonisme entre la capacité à réitérer de manière partielle ou totale puisque la présence de l'une exclut celle de la seconde. Ce mode de réitération partielle retardée formant des arceaux successifs en bout de branches pourrait correspondre à une autre modalité que celle rencontrée chez les individus qui construisent leur cime par métamorphose. Ne traduirait-elle pas une incapacité à la réitération totale retardée chez de tels individus ?

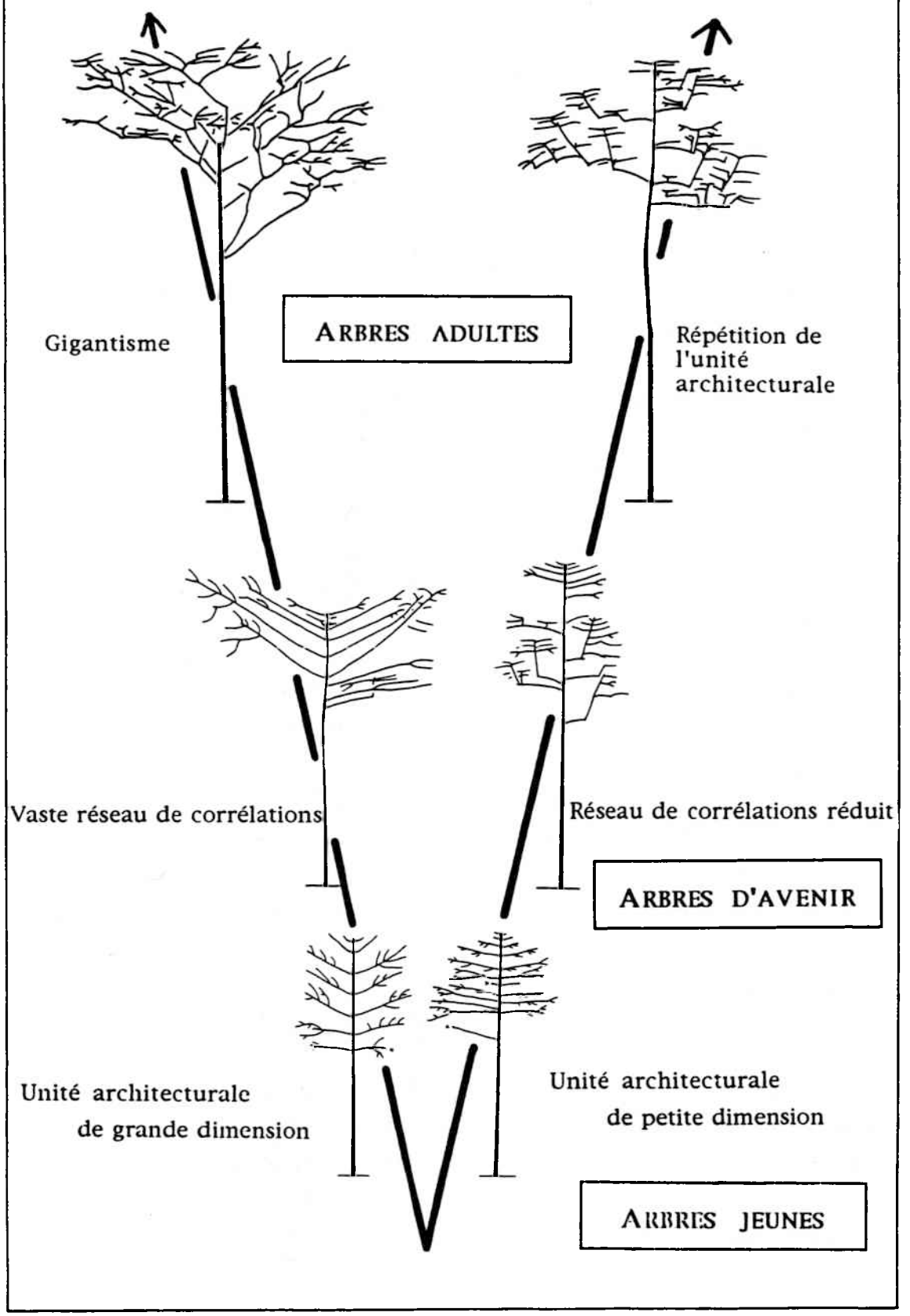
Ainsi, il est possible de mettre en évidence une filiation morphologique entre les individus des différents stades. Alors que la réitération totale retardée et la métamorphose constituent une caractéristique du développement architectural spécifique, il est possible de rencontrer ces deux modalités de réitération chez la même espèce, pour des individus différents.
Des critères morphologiques distinguent les individus qui empruntent l'une ou l'autre voie.

1.2. Les voies ontogéniques chez les espèces sympodiales

Le développement architectural des arbres d'*Eperua grandiflora* s'effectue également selon deux modalités.
Certains possèdent une structure monopodiale très persistante (E5) et le développement du tronc est fortement privilégié par rapport à celui des axes latéraux. Ce caractère se retrouve aussi pour des arbres plus âgés chez lesquels les axes latéraux sont plutôt ceux issus de la ramification monopodiale. Chez les arbres adultes, on retrouve des individus, moins fréquents que les autres il est vrai, chez lesquels le tronc reste persistant et les axes latéraux fortement différenciés vers la plagiotropie (E40, E48).

A l'inverse, un autre mode de développement se dessine au sein de la même espèce, avec des arbres chez lesquels la phase monopodiale est plus brève chez les jeunes (E6). La partie plagiotrope du module constitue les axes latéraux les plus développés. Dans le cas des arbres d'avenir et adultes, la deuxième modalité de construction de la cime est représentée par des arbres chez lesquels le tronc se résout en un système de fourches (E38, E50). Les axes

Figure 53 : Les voies ontogéniques chez *Virola surinamensis*



latéraux concurrencent le tronc.
Dans ce cas, les divergences ontogéniques se situeraient dans la prédominance de l'expression de l'un ou l'autre des niveaux d'unités architecturales. Dans le premier cas évoqué, l'axe principal reste dominant et souvent la partie plagiotrope est éphémère. Dans le cas contraire, l'unité architecturale de niveau 2 est privilégiée.
Les mêmes constatations ressortent de l'étude de *Qualea rosea*.

Chez le jeune individu d'*Eperua falcata*, la mise en place du tronc requiert des processus plus complexes, puisqu'au départ les axes ne sont pas différenciés. Cependant au stade de l'UA2 il est déjà possible de distinguer deux comportements différents. Certains individus se développent rapidement suivant un mode où l'unité architecturale de troisième ordre est prépondérante (W27) alors que d'autres conservent pendant une durée plus longue une structure proche de l'UA2 (W22). Chez les arbres adultes ce comportement est accentué et l'on peut distinguer des individus qui se sont établis selon la troisième unité architecturale (W3, W14) et d'autres qui ont été capables d'aller au-delà, comme l'individu remarquable qu'est W10.

Chez les espèces sympodiales, les voies ontogéniques séparent les individus qui se construisent par un simple empilement de leur unité architecturale de base (UA1 pour *Qualea* et *E. grandiflora*, ou UA2 pour *E. falcata*) et d'autres capables de dépasser ce stade. Chez ces derniers, l'unité architecturale de dernier ordre est plus qu'un simple empilement de "plateaux" et aboutit à une structure plus complexe, l'ébauche d'une unité architecturale plus vaste et de rang hiérarchique supérieur. Il se produit un redressement des axes et une répétition de l'unité architecturale caractéristique de l'espèce.

1.3. Conclusion

Ces considérations indiquent que la variabilité architecturale repose non pas sur des événements plus ou moins aléatoires qui se manifestent soudainement à divers stades de développement, mais sur l'existence de voies ontogéniques différentes qui s'établissent progressivement dès les premières étapes de la vie de l'arbre. Au départ les différences entre les individus sont peu discernables et se manifestent par de petites différences morphologiques, d'ordre quantitatif. Chez les arbres adultes on aboutit à l'existence de deux grandes voies, qui caractérisent des espèces comme *Laetia procera* ou *Symphonia globulifera*, avec possibilité de réitérer de manière

partielle ou totale. Les espèces polyarchiques sont plus ou moins capables d'acquérir un rang hiérarchique supérieur.
Symphonia sp. 1, *Virola surinamensis* et *Xylopia nitida* sont caractérisés par l'existence d'une troisième voie où les individus restent proches de l'unité architecturale, par incapacité à réitérer.

Ces voies divergentes s'élaborent progressivement au cours de l'ontogenèse conduisant peu à peu à des comportements très différents. La variabilité repose ainsi sur une accumulation de petites différences, affectant des caractères secondaires de l'unité architecturale.
Le paragraphe suivant expose et analyse les caractères susceptibles de variation lors des processus ontogéniques.

2. Les différentes modalités d'expression de la variabilité architecturale

Les modalités d'expression de la variabilité sont envisagées selon les différents stades de développement de l'arbre. Les caractères mis en évidence ressortent de l'analyse et de la comparaison des tableaux descriptifs de chacun des individus.

2.1. La variabilité au stade de l'unité architecturale

Chez les espèces étudiées, les principaux caractères sur lesquels repose la variabilité architecturale des individus au stade de la première unité architecturale sont peu nombreux.
On note des différences dans les paramètres suivants:

* la longueur et le diamètre absolus et relatifs des axes (nombre et longueur des entre—nœuds)

* la longueur des modules chez les espèces sympodiales, et le rapport de longueur de la phase orthotrope par rapport à la phase plagiotrope

* les angles d'insertion des axes.

* l'élagage des axes, traduisant une certaine régularité dans la ramification (nombre d'unités de croissance) et une homogénéité des axes (structure des branches comparable). C'est un caractère plus important que celui de la vitesse de croissance.

* les modalités de la croissance secondaire. Certains arbres ont une croissance secondaire plus régulière le long d'un axe, les catégories d'axes peuvent subir des croissances en diamètre variables d'un individu à l'autre.

La complexité du développement de l'espèce accroît le nombre de variables, même chez les jeunes plantes. Aux caractéristiques valables pour les espèces monopodiales s'ajoutent, les caractéristiques des modules et de leur modalité de succession.

Il ressort néanmoins dans les deux cas, que les différences entre les individus reposent sur des caractères architecturalement mineurs. Elles ne concernent pas la structure fondamentale de l'unité architecturale, qui est conservée intacte dans tous les cas, mais des caractères beaucoup plus périphériques. La variabilité n'affecte pas, en particulier, les caractéristiques importantes de l'unité architecturale telles que les modalités de croissance (orthotropie ou plagiotropie), la structure des axes (monopodiale ou sympodiale) ou celle des unités de croissance qui les compose. Les modalités et la position de la ramification ou de la floraison sont, elles aussi, invariantes.

2.2. La variabilité architecturale au stade de l'arbre d'avenir

Chez les arbres d'avenir les caractères de variabilité observés chez les jeunes arbres sont toujours valables et ils sont même accentués. Il en est ainsi des dimensions relatives entre les axes, et de leur orientation de croissance. Les caractères sont un peu plus tranchés, aboutissant à des formes globales en cône ou en cylindre par exemple.

Mais des critères supplémentaires se sont ajoutés :

* la capacité à atteindre un niveau d'organisation supérieur chez les espèces sympodiales (comparer E5 et E6 d'une part et W52 et W53 d'autre part),

* l'aptitude à la réitération partielle (précocité d'apparition, abondance sur les branches, nombres d'ordres,...),

* les premières manifestations de la réitération totale chez les espèces monopodiales.

Ces événements constituent les trois possibilités pour l'arbre d'aller au-delà de l'unité architecturale de départ. Ces phénomènes peuvent se produire avec des intensités différentes et apparaître sur des individus de tailles très différentes. Il n'est que de comparer par exemple chez *Laetia procera* L25, réitéré dès ses premières branches avec L22, haut de vingt mètres et encore pratiquement au stade de l'unité architecturale, ou bien *Eperua grandiflora*

E5 encore monopodial à 5 mètres de haut, avec E6 qui a formé plusieurs modules pour une même hauteur.
De même le jeune individu de *Virola* V24 ne réitère pas de manière totale, contrairement à V19.

2.3. La variabilité au stade de l'arbre adulte

2.3.1. Les variations chez les espèces hiérarchisées

Les caractères de variabilité chez les arbres adultes de *Laetia procera* et de *Symphonia globulifera* reposent principalement sur le nombre et les dimensions des réitérats totaux. Parallèlement, les dimensions relatives des branches par rapport au tronc peuvent varier, traduisant l'abondance de la réitération partielle.
Dans le cas de *Symphonia sp.* 1 et de *Virola surinamensis*, en plus de ces caractères, on note des divergences dans les orientations des branches et dans leurs diamètres relatifs par rapport à celui du tronc ou des axes principaux des réitérats.
Pour ces espèces la perte de la dominance du tronc peut se traduire de diverses manières, soit par arrêt du fonctionnement de l'apex, soit par la formation de fourches, soit par une orientation horizontale parfois très prononcée.

2.3.2. Les variations chez les espèces polyarchiques

La variabilité chez *Eperua falcata* se manifeste par la persistance d'un tronc unique ou au contraire par sa division en une succession de fourches de diamètres équivalents.
Les dimensions des branches et le nombre de fourches qu'elles ont formées ainsi que leur orientation sont également sujets à variation. Chez certains individus les branches acquièrent très rapidement une orientation horizontale, alors que pour d'autres, leur base a pris une direction oblique avant de s'incurver. Les diamètres de ces branches sont alors différents, plus petits dans le premier cas que dans le second.
La variabilité de cette espèce, qui affecte la capacité éventuelle d'atteindre un niveau d'organisation, se traduit directement et de manière forte sur l'ampleur de la cime. Le nombre de fourches formées par UA2 peut aller du simple, dans le cas des petits arbres, au double pour les grands.

Les observations faites pour *Eperua falcata* sont valables pour *Qualea rosea* et *Eperua grandiflora*. Chez ces deux espèces on trouve des arbres ayant un tronc persistant, avec de grandes branches latérales (E40, Q9) ou d'autres chez lesquels il se résout en un système de fourches (E38, Q8). Les individus oscillent entre ceux qui privilégient la mise en place d'un tronc, et donc une unité architecturale de grande taille, et ceux chez lesquels le tronc est divisé en fourches, acquisition d'un niveau supérieur d'organisation par répétition de cette UA2. Dans ce dernier cas, les fourches peuvent être de taille égales ou presque égales. Chez les individus dont le tronc reste persistant, les dimensions relatives des branches peuvent varier.
Chez *Qualea rosea* et *Eperua grandiflora* le nombre de séries de fourches qui constituent la cime peut également varier.

2.4. Conclusion

Plusieurs éléments importants découlent de ces résultats.

La variabilité des espèces hiérarchisées s'exprime par le nombre et les dimensions des réitérats formés. Mais les caractères des individus les plus grands indiquent qu'ils ont conservé longtemps des caractéristiques d'arbres jeunes, proches de l'unité architecturale. La réitération totale est apparue sur des individus de grande taille mais encore peu avancés dans leur ontogenèse. De plus ils sont caractérisés par une faible réitération partielle. Ces déductions recoupent celles de Lauri (1988) selon qui plus la phase d'axialisation (ou de mise en place du tronc) d'un jeune arbre est longue, plus le développement sera important. Dans ce cas, un grand arbre se caractérise donc par une phase de jeunesse longue, avec une unité architecturale fortement hiérarchisée.

La mise en place de la cime peut en outre se réaliser selon des modes de développement différents :

* capacité ou incapacité à réitérer (*Symphonia spp.*).
* réitération retardée ou immédiate (*Virola, Xylopia*)
* capacité d'atteindre un niveau d'organisation supérieur se traduisant une variabilité fortement qualitative (*Qualea, Eperua spp.*).

Chez les jeunes individus, les variations de l'architecture sont minimes et d'ordre quantitatif. Puis, progressivement au cours de l'ontogenèse les différences entre les individus deviennent de plus en plus considérables

conduisant à l'existence d'arbres de formes très variables. Chez certaines espèces cela peut même aller jusqu'à des modalités de réitération différentes ou la possibilité d'acquérir un niveau d'intégration supérieur.
Ces constatations suggèrent que la variabilité architecturale résulte de l'accumulation de petites différences d'ordre quantitatif qui se trouvent amplifiées au cours de l'ontogenèse et aboutissent, à terme à des différences d'ordre qualitatif. Cette hypothèse corrobore ce que Nozeran (1978) exprime quand il énonce que "*les parties végétatives mises en place en premier jouent un rôle moteur d'orientation dans l'ensemble du fonctionnement des portions ultérieurement édifiées* ".

3. Hypothèses interprétatives de la variabilité architecturale

Le fait que la variabilité architecturale entre les arbres adultes d'une même espèce soit l'expression de voies ontogéniques et qu'elle corresponde à l'accumulation de petites différences, conduit à penser qu'elle repose sur de fines variations dans les équilibres qui régissent la morphogenèse. Il n'est pas possible de donner des interprétations complètes des processus morphogénétiques susceptibles d'être à l'origine de ces variations. Cependant il est possible, en s'aidant des connaissances bibliographiques, de proposer quelques pistes de réflexion et d'émettre diverses hypothèses qui rendraient compte de l'établissement progressif de la variabilité de l'architecture au cours de l'ontogenèse.

3.1. Les équilibres morphogénétiques au stade de la plantule

Les jeunes plantules étudiées dans le cas des deux espèces d'*Eperua* montrent des différences dans le nombre des écailles et des feuilles assimilatrices et dans le nombre moyen de folioles.
Or il existe une évolution de l'action des feuilles sur leur bourgeon axillaire en fonction de leur âge. Jeune, la feuille oriente le devenir du bourgeon en le modelant en un bourgeon végétatif, en bourgeon floral ou en épine. Lorsqu'elle est plus âgée, elle inhibe la croissance de son bourgeon associé. Plus tard encore elle pourra stimuler l'allongement de l'apex (Champagnat 1974).
Les feuilles ne pourraient-elles pas influencer de manières différentes le devenir des bourgeons latéraux en fonction du nombre de leurs folioles, de leur exposition, de leur dimensions ? Et de petites différences dans ces

caractères auraient une incidence sur la qualité ou les potentialités du bourgeon.

Des expériences d'ablation des feuilles ont montré que celles-ci influençaient les rythmes de croissance (Hallé et Martin 1968). Si les jeunes feuilles sont supprimées sur une pousse en croissance, l'apex ne va pas entrer en repos et va poursuivre son développement. Dans le même ordre d'idée, on peut supposer que les différentes structures des unités de croissance, ou des modules, observées chez *Eperua spp.* pourraient être sous la dépendance de telles influences foliaires.

Champagnat (1974) démontre qu'un jeu d'influences s'établit entre l'apex qui inhibe les bourgeons qu'il vient d'initier et les feuilles qui, au contraire, les stimulent .
Les feuilles exercent un contrôle d'inhibition sur les méristèmes caulinaires (Nozeran 1978) (abortion, rythmes, dormance, catégories d'axes) dont les effets variés pourraient se répercuter sur le développement global de la plante.

Chez la plantule, où le nombre d'organes est réduit, les feuilles représentent une forte biomasse. Il est possible d'imaginer de légères nuances dans l'influence des feuilles sur les méristèmes, qui conduiraient à des longueurs d'unités de croissance, et donc un nombre d'axes formés, variables selon les individus.
De tels effets réciproques des feuilles sur leur apex, ne détermineraient-ils pas, par la suite, des comportements différents des bourgeons, puis des axes qu'ils ont initiés ? De petites nuances dans une telle expression impliquent de manière probable une orientation variable dans le développement du futur arbre et créent des équilibres différents entre les organes.

3.2. Les équilibres morphogénétiques dans les stades ultérieurs

Les principales variations observées au niveau des axes (orientation, longueur) peuvent être expliquées par des modifications de plusieurs systèmes corrélatifs.

3.1.1. L'orientation des axes

Une des grandes divergences entre les catégories d'arbres est l'orientation de

leurs branches, horizontales ou obliques. Ces divergences dans l'orientation moyenne des axes d'un individu peuvent provenir de légères nuances dans l'induction du méristème terminal comme le suggère Bancilhon (1969).
Ses expériences sur *Phyllanthus distichus* ont permis de constater que le devenir d'un axe était fonction du temps où il a été laissé sous les influences provenant du méristème élaborateur. Après avoir procédé à des expériences d'ablation, il ressort que l'orientation de l'axe est d'autant plus marquée vers la plagiotropie que l'influence de l'apex terminal sur son massif méristématique a été prolongée. La plagiotropie est imposée par le méristème principal, et l'ablation de l'apex entraîne un redressement du latéral.

Nozeran et Neville (1974) précisent que l'aspect quantitatif de cette induction aboutit à des résultats qualitativement très différents qui sont la mise en place d'un axe plagiotrope ou d'un axe orthotrope. Nozeran(1978) en déduit "*l'existence de l'instabilité d'un état de fonctionnement non complètement fixé* "puisqu'il "*dépend d'une certaine "dose" d'induction pour que le phénomène* [de plagiotropie] *soit définitivement enclenché* ".

On peut imaginer qu'une toute petite divergence dans l'effet du contrôle de l'apex peut avoir des conséquences non négligeables et en cascade sur les propriétés des bourgeons latéraux et des axes qui en dérivent et aboutir à des comportements différents dans l'orientation originelle des branches. L'origine peut être une influence plus ou moins grande de l'apex terminal ou bien une réaction plus ou moins sensible du latéral.

Une telle modification dans l'état de plagiotropie des axes est également constatée lorsque l'intensité de la contrainte diminue spontanément (Champagnat 1974). Cela peut se produire lorsque les axes s'allongent et que les méristèmes se trouvent topographiquement éloignés. La diffusion des informations peut ainsi être rendue plus difficile. Le vieillissement progressif de l'apex, amenant à une perte de contrôle pourrait également en être la raison.

La métamorphose correspond à une perte progressive dans l'intensité des relations entre l'apex principal et les branches qui acquièrent peu à peu une certaine indépendance vis-à-vis du tronc.
Le redressement des axes, comme ceux observés chez certains *Symphonia* (Sc2, Sc62), peut s'expliquer par ce genre de phénomène, et sa précocité par de petites différences dans les modalités d'expression.

3.2.2. Les dimensions des branches

La longueur des branches par rapport à la dimension de l'axe au-dessus du point d'insertion est également un critère pour distinguer les individus. Certains arbres ont des branches latérales de grande longueur, et un grand nombre d'unités de croissance se sont formées pendant l'arrêt du méristème élaborateur. C'est le cas chez les individus de *Virola surinamensis* V6, V11, V24 par exemple. En parallèle, de fortes diminutions du diamètre de l'axe principal peuvent être observées au-dessus des plus grandes branches.
Alors que l'influence de l'apex terminal détermine l'état de plagiotropie des latéraux, les axes plagiotropes ont à leur tour une action inhibitrice sur la vitesse d'allongement du méristème principal (Champagnat 1974).

L'état de plagiotropie ou d'orthotropie des axes est déterminé par induction du méristème, mais la "qualité" des axes latéraux et leur devenir peuvent également être déterminés par la vitesse de croissance de l'axe porteur.
Des expérimentations menées par Champagnat (1950) sur le bouleau, l'aulne et le pêcher, ont établi qu'à partir d'un certain seuil de vitesse de croissance journalière, des rameaux à développement immédiat sont susceptibles d'entrer en croissance. La vitesse d'allongement de l'axe porteur peut déterminer la qualité et le devenir des axes portés. En retour, nous venons de le voir, le développement de ces rameaux va inhiber le fonctionnement de l'apex.

3.2.3. Les changements de direction de croissance du tronc

La différenciation des bourgeons terminaux est à l'origine du passage de l'orthotropie à la plagiotropie chez les espèces sympodiales à axes mixtes. Ceci peut être rapproché de ce que l'on observe chez *Laetia procera* où les axes principaux finissent par avoir une direction de croissance horizontale. Chez les espèces étudiées, ce passage peut être plus ou moins rapidement réalisé selon les individus ou les stades de développement.
Nozeran (1978) évoque les changements de direction dans le développement des axes, comme étant un des processus normaux de progression morphogénétique.

Là encore, ces caractéristiques peuvent être variables d'un apex à l'autre et induire des comportements différents au niveau de la plante entière. La différenciation plagiotrope au niveau d'un module chez *Eperua*, par exemple, implique la contribution d'un autre apex, à orientation orthotrope, pour

assurer le relais. Les équilibres entre les différents axes sont remis en question à chaque fois qu'un apex est ainsi sollicité.

3.3. Essai d'interprétation du comportement global de l'arbre

De telles divergences dans les corrélations entre les axes expliqueraient, au sein d'une même espèce, l'existence d'arbres dont les branches ont des orientations différentes ou bien comment se succèdent les différents modules d'une plante sympodiale.

Ces actions réciproques entre méristèmes et axes amènent Champagnat (1974) à penser que de tels antagonismes pourraient régler, chez la plante entière, la croissance des bourgeons de manière quantitative. Mais comment en arrive-t-on à une variabilité complexe chez les arbres adultes où la cime peut revêtir des formes si variées, résultant de fonctionnements totalement différents ?

Les résultats morphogénétiques relatés précédemment ont été acquis sur des plantes de structure simple. Les corrélations entre les organes correspondent à des équilibres que l'on peut rencontrer au sein d'un système d'axe relativement restreint, comme une plantule, un axe isolé ou une herbe.

On peut certes envisager que les équilibres rencontrés au sein de l'arbre entier reposent sur des principes comparables. Mais les données actuelles ne permettent pas d'extrapoler et de réaliser le changement d'échelle considérable entre les deux stades.

Quelques pistes peuvent cependant aider à comprendre les équilibres morphogénétiques qui conduisent à l'une ou l'autre voie de différenciation prises lors de l'ontogenèse. Si l'on regarde, en effet, de façon très large les situations observées, la plante peut osciller entre :

* L'édification d'une unité architecturale de plus en plus vaste qui tend à englober dans un ensemble différencié unique tous les axes de la plante. L'arbre réalise alors une lente métamorphose avec réitération partielle immédiate mais ne forme pas de cime par réitération totale retardée.

* L'édification d'une unité architecturale très différenciée, stéréotypée et invariante, de petite taille. L'arbre réitère peu partiellement mais il peut former alors de très grandes cimes par réitération totale retardée.

La première situation suppose l'existence d'un réseau de corrélations très vaste intégrant l'ensemble des axes dans un vaste système hiérarchisé. La seconde situation laisse envisager au contraire que le réseau de corrélation est peu étendu en ordre de ramification. Tout accroissement du système ramifié correspondrait à une répétition de ce réseau, donc à sa réitération.

La variation de l'architecture des arbres reposerait donc morphogénétiquement sur l'étendue plus ou moins grande des processus corrélatifs au sein de l'ensemble du système ramifié.

Ces grandes lignes ne nous expliquent pas pourquoi certains arbres sont capables d'étendre ainsi leur unité architecturale et de conserver une forte intégration dans les corrélations qui régissent les équilibres dans leur système d'axes. De même elles ne disent pas pourquoi certains bourgeons sortent du système de corrélation fortement maintenu chez les arbres à réitération totale retardée.

4. Discussion sur l'évolution potentielle d'un jeune arbre

Etant donné que les modalités de développement des arbres à grande cime et des arbres à petite cime sont l'expression de voies ontogéniques différentes, est-il possible d'envisager reconnaître, à des stades plus jeunes, dans quelle voie un arbre est susceptible de s'engager ?

4.1. Résumé des principaux caractères observés dans les cimes

4.1.1. Les arbres à grande cime

Les plus grands individus observés dans une espèce nous montrent que leur développement s'est déroulé d'abord de manière hiérarchisée, ce qui a conduit à la mise en place d'un tronc de grande dimension. Le stade de l'unité architecturale est prolongé chez ces individus, et cela a exigé que les tendances morphogénétiques qui favorisent un tronc unique (acrotonie et dominance apicale) s'expriment avec une continuité suffisante, ou qu'il n'y ait pas eu de rupture dans cette expression (Champagnat 1978). C'est ce que Lauri (1988) traduit en d'autres termes par une longue phase d'axialisation. Selon cet auteur, plus la phase d'axialisation est longue, plus la floraison est tardive et plus la plante risque d'avoir un développement important.

Les processus de mise en place de la cime se sont manifestés sur un tronc déjà bien développé. C'est ce que l'on peut voir par exemple sur de grands individus de *Laetia procera*, où les réitérats apparaissent haut sur le tronc, et les individus de *Symphonia* ou de *Virola*, chez lesquels ils sont en outre situés loin sur les branches.

4.1.2. Le cas des arbres à cime réduite

A l'inverse, comme nous le montre aisément le cas de *Laetia procera*, les individus à petite cime ont des réitérats situés beaucoup plus bas sur le tronc. En outre, ce dernier s'est affaissé de manière beaucoup plus précoce, et un petit nombre de réitérats ont pu se former.

Chez ces arbres, on remarque également la présence de grandes branches mises en place à la faveur d'une perte de dominance importante de l'axe principal. Les plus petits individus de *Laetia* rencontrés ont des branches abondamment réitérées de manière partielle, avec jusqu'à neuf ordres successifs.

La croissance secondaire de ces axes principaux est également beaucoup moins active, et les figures d'insertion sont plus petites et moins incluses dans les tissus de l'axe porteur. La mise en place des réitérats totaux entraîne souvent de forts rétrécissements dans le diamètre du tronc, surtout pour les premiers qui se sont formés. A l'inverse en périphérie, les petits réitérats ont des rides d'insertion circulaires très proéminentes, comme celles que l'on peut voir sur des rejets très tardifs. Les figures d'insertion que l'on peut voir sur de tels arbres sont celles que l'on retrouve sur les ordres plus périphériques des grands individus.

Les arbres à cime réduite des autres espèces ont pour caractéristique d'avoir des branches de dimensions très hétérogènes (*Laetia*, *Symphonia*) et souvent on observe la présence de fourches importantes formées bas sur le tronc (*Virola*, *Xylopia*). Les espèces à développement sympodial montrent, en plus, des troncs plus tortueux et de petit diamètre. Sur les jeunes arbres peu vigoureux d'*Eperua grandiflora* on note la présence de branches à développement très retardé.

Ces individus à petite cime nous montrent l'existence précoce de caractères que l'on peut voir apparaître beaucoup plus haut chez les grands arbres. Ils

n'ont pas eu la capacité de conserver longtemps des caractères juvéniles (hiérarchie, forte croissance secondaire pour le tronc). Il se sont développés comme si les premières phases avaient été court-circuitées. Ces individus sont ce que Pardé et Venet (1981) appellent des "jeunes vieux".

4.2. Le passage de l'arbre jeune à l'arbre adulte

Il est possible d'après ces données de proposer les grandes lignes du développement et les caractéristiques d'un arbre à fort potentiel.
Les différences entre les grands individus et les petits nous indiquent que les plus grands arbres ont vécu une longue phase juvénile. Pour cela, la construction d'un tronc de grande dimension est favorisée, et ils montrent donc une forte dominance de cet axe sur les branches latérales.

Dans le cas des espèces monopodiales, les branches des jeunes arbres à fort potentiel peuvent avoir une croissance vigoureuse mais celle-ci est fugace, les branches restent de petit diamètre et s'élaguent rapidement. Dans le cas des espèces sympodiales, le même comportement est observé. Même si la phase monopodiale est brève au départ, elle pourra progressivement se maintenir. Cependant les axes latéraux doivent être fugaces.
Les individus d'*Eperua spp.* chez lesquels le développement commence par la mise en place de "plateaux" fortement différenciés, ne répondent pas à ces critères. Dans tous les cas la présence de grosses branches latérales qui restent en place et l'installation précoce de la réitération partielle traduisent une déficience dans les corrélations entre les axes. Ainsi, plus que la vitesse de croissance, ce sont les différences de longueur, de diamètre ou de structure entre les catégories d'axes qui sont importantes à examiner.

Ainsi, même si les éléments de réponses ne sont pas suffisamment précis, la forme des jeunes individus montre qu'ils optent très rapidement pour l'une ou l'autre des voies ontogéniques qui caractérisent l'espèce.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Les données exposées dans ce travail montrent que la variabilité de l'architecture des arbres n'est pas l'effet du hasard ou seulement due à l'influence du milieu environnant comme l'indiquent certains auteurs, mais le reflet de voies ontogéniques différentes. Ces voies ontogéniques résultent d'équilibres physiologiques entre les organes, qui caractérisent la plante à chaque étape de son développement et déterminent ses capacités à répondre aux diverses sollicitations du milieu. Le développement de l'arbre est jalonné de passages alternatifs entre des états de prise ou de perte de dominance. Les premiers correspondent à des phases de développement actif et rapide, les seconds à des phases seuils, critiques, au cours desquelles se produit le retour à un nouvel état d'équilibre. Au cours de ces phases seuils, plus ou moins durables, les équilibres entre les différents axes sont précaires. Les diverses influences pourraient faire dévier l'arbre de son cheminement initial. Ces périodes constitueraient alors des passerelles entre les différentes voies ontogéniques et seraient déterminantes pour le développement futur de l'arbre.

Parmi les critères descriptifs de l'unité architecturale, ce sont toujours des caractères mineurs qui sont impliqués. Ils changent légèrement au gré des équilibres (dimensions relatives des axes, angles d'insertion, structure des unités de croissance, etc), mais l'accumulation de leurs différences aboutit à des variations importantes au fur et à mesure du développement.

Les différences finales qui ont été mises en évidence sont variables selon les modalités de développement de l'espèce mais le principal facteur concerne la capacité à réitérer. Les équilibres au sein de systèmes ramifiés seraient à l'origine d'un comportement antagoniste entre :

* la réitération totale retardée et la réitération partielle retardée,
* les réitérations totales immédiate et retardée.

Ces hypothèses demandent cependant vérification et des travaux en morphogenèse, sur des individus ayant des modes d'expression tranchés, seraient nécessaires. Cependant les données de Genoyer (1994) sur les réponses des arbres aux traumatismes corroborent ces hypothèses. Les phases de seuil que subit la plante au cours de son développement peuvent

être comparées à la réaction suivant la perte d'un organe important. La régénération de la partie amputée se fera à la suite d'une phase de restructuration au cours de laquelle de grandes branches latérales vont, en premier lieu, se développer. Cette restructuration est d'autant plus difficile à surmonter que la perte aura été plus importante et les équilibres initiaux plus profondément perturbés.

Une des suites de ce travail serait de préciser et d'affiner les connaissances sur les différentes voies ontogéniques, notamment en élaborant une méthode sûre pour les reconnaître précisément dès les stades jeunes (arbres proches de l'unité architecturale, à réitération retardée ou immédiate).

La grande difficulté rencontrée pour l'analyse des arbres sympodiaux, demanderait des précisions supplémentaires. Ainsi j'aimerais vérifier si la structure de l'UA1 reste prédominante chez les arbres à tronc persistant d'*Eperua grandiflora* ou de *Qualea rosea*. De même chez *Eperua falcata*, une analyse fine des modules et des UA2 chez les différentes modalités décrites serait instructive.

Les espèces dont la cime est constituée par de grands réitérats totaux immédiats, telles celles étudiées par Edelin (1984) en Malaisie, manquent pour compléter les différentes modalités de développement. De tels individus apporteraient probablement des informations importantes à propos de l'antagonisme avec la réitération retardée. De plus, elles permettraient de compléter les informations concernant les différentes manifestations de la réitération partielle.

L'analyse architecturale des arbres a été affinée par la mise au point de tableaux descriptifs, qui permettent de décrire pour toutes les espèces, les différents types d'arbres rencontrés. Ces tableaux vont maintenant permettre d'acquérir sur le terrain à la fois les données constantes qui permettent de définir le développement de l'espèce, notamment l'unité architecturale, mais également les principales modalités de variations au sein de l'espèce. Le niveau d'analyse se rapproche de celui que nous aimerions atteindre en architecture, celui de l'individu.

Le travail a été réalisé dans un aire géographique restreinte par rapport à la répartition des espèces présentées. Une ouverture possible serait également d'élargir les observations aux autres régions d'Amazonie. Il serait

particulièrement intéressant notamment, de poursuivre de telles investigations pour *Symphonia globulifera*, dont l'aire s'étend jusqu'à l'Afrique. La variabilité architecturale de cette espèce étant importante dans une zone géographique réduite, il serait intéressant de voir quelles sont ses possibilités dans la totalité de son territoire.

D'après les observations qui découlent de cette étude, les plus grands individus diffèrent suurtout des "jeunes vieux" par leur croissance secondaire. Le tronc des grands arbres possède une croissance secondaire active, à l'inverse des branches. C'est la raison pour laquelle les cicatrices d'élagage sont réduites et peu visibles sur le tronc. Lors de la mise en place des réitérats totaux ou des grands axes, ce phénomène se poursuit. Le cambium pourrait ainsi être le centre d'intégration de l'arbre. Une ouverture de ce travail pourrait être la comparaison des structures anatomiques des arbres à grande cime et à cime réduites afin de déterminer si la qualité et les propriétés du bois de ces individus présentent des différences, comment se réalisent les connections entre les différents types d'axes, ...

Les résultats de Eis (1978), évoqués dans la partie introductive, suggèrent de se pencher sur les systèmes racinaires. Le milieu souterrain représente la face cachée de l'arbre, mais là aussi les interactions avec le système aérien sont nombreuses et extrêmement importantes (Atger 1992, 1994). Existe-t-il une variabilité architecturale des systèmes racinaires ? Pourrait-on la relier à celle du système aérien ?

Enfin, une grosse lacune persiste et n'a pas pu être comblée dans le cadre de ce travail. C'est celle de l'influence du milieu sur le développement. Il est certain que l'influence du milieu est diversement ressentie selon les individus ! Les travaux de Harlan et Martini (1938) sont instructifs à ce sujet. Après avoir cultivé différentes variétés d'orge dans plusieurs états d'Amérique et sur plusieurs générations, ils avaient constaté des productions très différentes en fonction du lieu. Certaines étaient beaucoup mieux adaptées que d'autres dans un certain milieu, et au contraire, avaient un faible rendement dans un autre environnement.

Des données fragmentaires ont pu être recueillies chez de jeunes arbres de *Laetia* et de *Xylopia* se trouvant en bord de piste, où seul, la moitié des arbres se trouvait en condition éclairée. Dans les deux cas, il a été possible de comparer la structure de deux individus à des âges identiques. Ceux dont la

structure est fortement hiérarchisés sont homogènes et leur branches s'élaguent dans l'ordre où elles sont apparues, quelle que soit leur disposition par rapport à la source lumineuse. A l'inverse, les individus moins hiérarchisés disposent, côté soleil, de grandes branches réitérées partiellement. Celles situés au même niveau mais à l'ombre sont mortes et déjà élaguées. Ces deux exemples suggèrent l'idée que l'influence de la lumière serait différente selon les états d'équilibre au sein du système ramifié. Ainsi un arbre fortement hiérarchisé subirait une influence globale moins marquée qu'un individu chez lequel il existe un petite faiblesse dans les corrélations. Dans le second cas la réponse serait plus compartimentée et accentuerait encore l'état de polyarchie.
L'hypothèse suivante peut être proposée. L'influence du milieu serait plus prononcée dans le cas d'un individu parvenu à un stade de faible hiérarchie, ou bien durant une phase de restructuration. L'impact des conditions environnementales, ou une modification de celles-ci, auraient des conséquences différentes sur le comportement de l'arbre, selon son état de hiérarchisation. Les équilibres au sein du système ramifié étant déjà désorganisés une petite perturbation serait plus fortement ressentie.
Des expérimentations pourraient être réalisées en ce sens.

D'un point de vue pratique, l'analyse des individus à différents stades ontogéniques a permis de déduire les caractéristiques visant à déterminer les potentialités d'un jeune individu. Nous disposons de critères, nombreux et précis, pour décrire la variabilité. De plus ils sont faciles à observer.
Les forestiers recherchent des critères de corrélations entre juvéniles et adultes. Le plus souvent seule la croissance en hauteur est considérée dans les études mais il semble que ce caractère ne soit pas suffisant pour reconnaître les arbres "prometteurs". De plus cela nécessite de suivre la croissance sur plusieurs saisons de végétation ou de mesurer les unités de croissance sur une grande longueur et donc d'avoir des arbres déjà grands. J'espère avoir démontré que plus que la vitesse de croissance, ce sont l'architecture de la plante (incluant les dimensions relatives des axes) le niveau d'intégration de chaque individu par rapport à son mode de développement et la rapidité avec laquelle s'exprime le vieillissement de ses axes (rapidité de parcours du cycle morphogénétique) qui sont importants à considérer. Nous avons vu que ces caractères pouvaiient être appréciés rapidement avec l'aide de critères objectifs et facilement repérables.

Une remarque s'impose à propos de la description des arbres "plus" et des

arbres "moins". Selon les utilisateurs la signification de ces termes peut être complètement différente voire opposée. Pour un morphologiste un arbre "plus" est celui qui présente une cime imposante, avec de grandes branches maîtresse. Pour un forestier il s'agira peut être d'un individu plus petit et dont la croissance secondaire est plus réduite, mais avec peu de branches. Pour un agronome seuls les rameaux florifères sont importants. Il y a là un paradoxe. Cependant, au sein des caractères énumérés, l'utilisateur peut choisir ceux qui l'intéressent en premier lieu !

Si ces recherches apportent de nombreux éléments complémentaires permettant de sélectionner des arbres "plus" et "moins" sur des critères objectifs, elles n'apportent néanmoins pas suffisamment d'informations pour effectuer très précocement cette sélection. Les résultats proposés à ce sujet sont encore trop fragmentaires, et constituent plutôt des pistes de réflexions que des conduites à suivre pour réaliser les sélections. Ces informations étant seulement déductives, au vu de la structure des grands arbres, elles doivent être approfondies. La seule vérification réalisée a été de voir si de tels individus pouvaient exister réellement, ce qui est le cas.
Il faudrait notamment affiner la description des arbres jeunes, retenir les caractères les plus importants, les classer par ordre d'importance. Pour accélérer le diagnostic sur les arbres, il faudrait déterminer jusqu'à quel stade il est possible de "descendre" pour disposer d'un pronostic fiable le plus tôt possible. Je pense en particulier à des plantes à développement sympodial chez lesquelles l'unité architecturale est souvent plus longue à s'établir que chez les espèces monopodiales.

Les résultats proposés sont essentiellement valables pour les espèces à développement hiérarchisé. Celles ayant plusieurs niveaux d'organisation, comme *Eperua falcata* , sont trop complexes et les recherches devraient se focaliser sur des plantes à développement sympodial. Pour cela, une analyse macroscopiques des coupes longitudinales afin de suivre au niveau de la moelle les différentes étapes de développement, en particulier au niveau du tronc, des suivis de croissance, pourraient être effectués sur des individus ayant des formes différentes.

Si de telles recherches pouvaient avoir lieu, il est raisonnable d'espérer dégager des critères descriptifs applicables dans tous les cas d'espèce.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ARQUILLIERE S., 1986 - Morphologie, croissance, reproduction végétative de l'Épicéa (*Picea abies* (L.) Karsten.) dans la zone de combat subalpine : massif du Taillefer, Alpes dauphinoises - Thèse de Doctorat de 3e Cycle, Université Scientifique, Technologique et Médicale, Grenoble. 265p.

ASHBY W. C., KOLAR C. A., HENDRICKS T. R. et PHARES R. E., 1979 - Effects of shaking and shading on growth of three hardwood species - *Forest Science* 25 (2) : 212-216.

ATGER C., 1987 - Correspondances entre architecture aérienne et racinaire - *In* : Compte rendu du Séminaire du Groupe d'Étude de l'Arbre. Les phénomènes de réitération chez les végétaux ligneux, Grenoble, 24-25 sept. 1987. Crabbé J. et Edelin C. eds, pp. 69-85, Groupe d'Étude de l'Arbre, Grenoble.

ATGER C., 1992 - Essai sur l'architecture racinaire des arbres - Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II, Montpellier. 287p.

ATGER C. et EDELIN C., 1994 - Stratégies d'occupation du milieu souterrain par les systèmes racinaires des arbres - *Revue d'Écologie. La Terre et la Vie* 49 : sous presse.

BARTHÉLÉMY D., 1988 - Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales : le concept de floraison automatique - Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II, Montpellier. 262p.

BARTHÉLÉMY D., EDELIN C. et HALLÉ F., 1989 - Architectural concepts for tropical trees - *In* : Tropical forests. Botanical dynamics, speciation and diversity. Holm-Nielsen L. B., Nielsen I. C. et Balslev H. eds, pp. 89-100, Academic Press, Londres.

BÉGIN C., 1991 - Analyse architecturale et dendrologique d'une pessière à lichens à la limite des forêts - Ph. D., Université de Laval, Canada. 159p.

BORCHERT R., 1976 - Differences in shoot growth patterns between juvenile and adult trees and their interpretation based on systems analysis of trees - *Acta Horticulturae* 56 : 123-130.

BRIAND C. H., POSLUSZNY U., LARSON D. W. et MATTHES-SEARS U., 1991 - Architecture of *Thuja occidentalis* L. (Eastern White Cedar) : a comparison of swamp and cliff populations - *In* : Actes du 2e Colloque International. L'Arbre - Biologie et développement , Montpellier, 110-15 sept. 1990. Edelin C. ed, Naturalia Monspeliensia n° h. s. A7, pp.197-203.

BRIGGS D. et WALTERS S. M., 1984 - (5e édition). Plant variation and evolution - Cambridge University Press, Cambridge. 412 p.

BROWN C. L., 1971 - Growth and form - *In* : Trees : structure and function. Zimmermann M. H. et Brown C. L. eds, pp. 125-167, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

BROWN C. L., McALPINE R. G. et KORMANIK P. P., 1967 - Apical dominance and form in woody plants : a reappraisal - *American Journal of Botany* 54 : 153-162.

CARAGLIO Y. et EDELIN C., 1990 - Architecture et dynamique de croissance du Platane *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae) - *Bulletin de la Société Botanique de France* 137, *Lettres botaniques* 4/5 : 279-291.

CHAMPAGNAT P., 1950 - Corrélations d'inhibition chez les plantes - *Année biologique* 26 (12) : 1-18.

CHAMPAGNAT P., BARNOLA P. et LAVARENNE S., 1986 - Quelques modalités de la croissance rythmique endogène des tiges chez les végétaux ligneux - *In* : Compte-Rendu du Colloque International, l'Arbre, Montpellier, 9-14 sept. 1985. Naturalia Monspeliensia n° h.s, pp. 279-302.

CHUAH M. S., 1977 - Exemples de corrélations quantitatives entre quelques paramètres déterminant la forme végétale - Thèse de Doctorat de Spécialité, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier. 99p.

COMTE L., 1988 - Quelques expressions morphologiques de la croissance rythmique chez les végétaux ligneux équatoriaux - Mémoire de DEA, Botanique tropicale appliquée, Université de Montpellier II, Montpellier. 47 p. + annexes

COMTE L., 1993 - Rythmes de croissance et structures spatiales périodiques d'arbres tropicaux. Exemple de cinq espèces de forêt équatoriale - Thèse de Doctorat, Université Montpellier II, Montpellier. 449 p.+ annexes

CORDERO R. A., VOLTZOW J. et FETSHER N., 1994 - Effect of wind on some allometric relationship of two plant species of the elfin forest - *In* : Résumé des communications du Colloque Biomécanique des Végétaux, Montpellier, 5-9 septembre 1994. Thibaut B. ed., pp.45-46, Elsevier, Paris.

CORNER E.J.H., 1949 - The Durian theory, or the origin of the modern tree. Annals of Botany, n° spécial, 13 (52) : 367-414.

COWAN R. S., 1975 - A monograph of the genus *Eperua* (Leguminosae : Caesalpinioideae) - Smithsonian Contributions to Botany, n° 28, Smithsonian Institution Press, Washington. 45 p.

CRABBÉ J., 1986 - Hiérarchie et opportunisme dans le développement de l'appareil caulinaire des arbres : approches morphogénétiques concernant les facteurs régissant la ramification - *In* : Compte-Rendu du Colloque International, l'Arbre, Montpellier, 9-14 sept. 1985. Naturalia Monspeliensia n° h.s, pp. 339-350.

CTFT, 1989 - Mémento du forestier - Publications du Ministère de la Coopération et du Développement, Paris. 1266 p.

DELAVAULT A., 1991 - Anatomie dynamique et forme des arbres : cartographie du bois de tension dans de jeunes axes aériens d'*Eperua* - Mémoire de DEA, Écosystèmes forestiers tropicaux, Université de Montpellier II, Montpellier. 63p.

DETIENNE P. et THIEL J., 1988 - Monographie des Wapas de Guyane française - *Bois et Forêts des Tropiques* 216 : 43-68.

DRÉNOU C., 1994 - Approche architecturale de la sénescence des arbres. Le cas de quelques angiospermes tempérées et tropicales - Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II, Montpellier. 261p.

DUCCI F. et VERACINI A., 1990 - Criteri di scelta e sistema di valutazione di fenotipi superiori nel miglioramento genetico di latifoglie a legname pregiato - *Annali dell'Istituto Sperimentale per la Selvicoltura* 21 : 57-80.

DUPRÉ S., THIÉBAUT B. et TEISSIER DU CROS E., 1986 - Morphologie et architecture des jaunes hêtres (*Fagus sylvatica* L.). Influence du milieu, variabilité génétique - *Annales des Sciences forestières* 43 (1) : 85-102.

EDELIN C., 1977 - Images de l'architecture des Conifères - Thèse de Doctorat de 3e Cycle, Université de Montpellier II, Montpellier. 255p.

EDELIN C., 1984 - L'architecture monopodiale : l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale - Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Montpellier II, Montpellier. 258p.

EDELIN C., 1987 - La réitération adaptative - *In* : Compte rendu du Séminaire du Groupe d'Étude de l'Arbre. Les phénomènes de réitération chez les végétaux ligneux, Grenoble, 24-25 sept. 1987. Crabbé J. et Edelin C. eds, pp. 8-25, Groupe d'Étude de l'Arbre, Grenoble.

EDELIN C., 1991 - Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux : le concept de plan d'organisation - *In* : Actes du 2e Colloque International. L'Arbre - Biologie et développement , Montpellier, 10-15 sept. 1990. Edelin C. ed, Naturalia Monspeliensia n° h. s. A7, pp. 127-154.

EDELIN C., 1993 - Aspects morphologiques de la croissance rythmique chez les arbres tropicaux - *In* : Compte rendu du Séminaire du Groupe d'Étude de l'Arbre. Le rythme de croissance, base de l'organisation temporelle de l'arbre, Angers, 25-26 mars 1993. Viemont J. D., Beaujard F., Fustec J. et Raimbault P. eds, pp. 13-23, Groupe d'Étude de l'Arbre.

EIS S., 1978 - Natural root forms of western Conifers - *In* : Proceedings of the root form of planted trees symposium, 1978. Eerden E. v. et Kinghorn J. M. eds, 8, pp.23-27, British Colombia Ministry Report, joint report.

FISHER J. B., 1984 - Tree architecture : relationship between structure and function - *In*: Contemporary problems in plant anatomy. White R. A. et Dickison W. C. eds, pp. 541-589, Academic Press, Orlando, Florida.

FISHER J. B., 1985 - Induction of reaction wood in *Terminalia* (Combretaceae): role of gravity and stress - *Annals of Botany* 55 : 237-248.

FISHER J. B., 1986 - Branching patterns and angles in trees - *In* : On the economy of plant form and function. Givnish T. J. ed, pp. 493-523, Cambridge University Press, New York.

FISHER J. B., 1992 - How predictive are computer simulations of tree architecture ? - *International Journal of Plant Science* 153 (3) : 137-146.

FISHER J. B. et MUELLER R. J., 1983 - Reaction anatomy and reorientation in leaning stems of Balsa *(Ochroma)* and papaya *(Carica)* - *Canadian Journal of Botany* 61 (3) : 880-887.

FORESTA H. de, CHARLES-DOMINIQUE P., ERARD C. et PRÉVOST M-F., 1984 - Zoochorie et premiers stades de la régénération naturelle après coupe en forêt guyanaise - *Revue d'Écologie. La Terre et la Vie* 39 (4) : 369-409.

FOURNIER M., 1990 - L'arbre, structure en croissance dans le champ de pesanteur : contraintes de support - *In* : Compte Rendu du 2e Séminaire Interne. Architecture, Structure, Mécanique de l'Arbre, Montpellier, Février 1990. Thibaut B. ed, pp. 12-22, Laboratoire de Mécanique Générale des Milieux Continus (LMGMC), Université de Montpellier II, Montpellier.

GAERTNER E. E., 1964 - Tree growth in relation to the environment - *Botanical Review* 30 : 393-436.

GAUTIER C., 1986 - Essai sur la timidité des cimes - Mémoire de DEA de Botanique Tropicale Appliquée, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier. 40p.

GENOYER, 1994 - Contribution à l'étude de la régénération des arbres après traumatisme - Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II, Montpellier, sous presse.

GILL A. M. et TOMLINSON P.B., 1969 - Studies on the growth of Red Mangrove (*Rhizophora mangle* L.). I. Habit and general morphology -*Biotropica* 1 (1) : 1-9.

GOULD S. J., 1986 - Le sourire du flamand rose - Collection Science Ouverte, Le Seuil, Paris. 435 p.

GREATHOUSE D. C., LAETSCH W. M. et PHINNEY B. O., 1971 - The shoot-growth rhythm of a tropical tree, *Theobroma cacao* - *American Journal of Botany* 58 (4) : 281-286.

GROENE D., 1990 - La forêt et le milieu naturel et humain de la Guyane française - *Bois et Forêts des Tropiques*, 219, n° spécial Guyane : 7-12.

HALLÉ F., 1986a - Deux stratégies pour l'arborescence : gigantisme et répétition - *In* : Compte-Rendu du Colloque International, l'Arbre, Montpellier, 9-14 sept. 1985. Naturalia Monspeliensia n° h.s, pp.159-170.

HALLÉ F., 1986b - Modular growth in seed plants - *In* : The growth and form of modular organisms. Harper J. L., Rosen B. R. et White J. eds, pp. 77-87, The Royal Society, Londres.

HALLÉ F. et GUILLAUMET J-L., 1967 - Etude de la variabilité du *Coffea arabica* dans son aire d'origine - Rapport de mission ORSTOM dans le Sud-Ouest de l'Ethiopie, ORSTOM Paris, 56p.

HALLÉ F. et MARTIN R., 1968 - Etude de la croissance rythmique de l'hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg. Euphorbiaceae Crotonoïdées) - *Adansonia* sér. 2, 8 (4) : 475-503.

HALLÉ F. et OLDEMAN R. A. A., 1970 - Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux - Collection de Monographies de Botanique et de Biologie végétale, n° 6, Masson, Paris. 178 p.

HALLÉ F., OLDEMAN R. A. A. et TOMLINSON P. B., 1978 - Tropical trees and forests : an architectural analysis - Springer Verlag, Berlin. 441 p.

HARLAN H. V. et MARTINI M. L., 1938 - The effect of natural selection on a mixture of barley varieties - *Jour. Agr. Res.* 57 : 189-199.

HOLBROOK N. M. et PUTZ F. E., 1989 - Influence of neighbors on tree form : effects of lateral shade and prevention of sway on the allometry of *Liquidambar styraciflua* (sweet gum) - *American Journal of Botany* 76 (12) : 1740-1749.

HONDA H., 1971 - Description of the form of trees by the parameters of the tree-like body : effects of branching angle and branch length on the shape of the tree-like body - *Journal of theoretical Biology* 31 : 331-338.

ISEBRANDS J. G. et NELSON N. D., 1982 - Crown architecture of short-rotation, intensively cultured Populus II. Branch morphology and distribution of leaves within crown of *Populus* 'Tristis' as related to biomass production - *Canadian Journal of Forest Research* 12 : 853-864.

JAFFE M. J., 1973 - Thigmomorphogenesis: the response of plant growth to mechanical stress, with special reference to *Bryonia dioica* - *Planta* 114 : 143-157.

JANKIEWICZ L. S. et STECKI Z. J., 1976 - Some mechanisms responsible for differences in tree forms - *In*: Tree physiology and yield improvement. Cannell M. G. R. et Last F. T. eds, pp. 157-172, Academic Press, Londres.

KOZLOWSKI T. T., KRAMER P. J. et PALLARDY S. G., 1991 - The physiological ecology of woody plants - Academic Press, Londres, San Diego. 657 p.

KREMER A., 1981 - Déterminisme de la croissance en hauteur du Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). I.- Rôle du polycyclisme - *Annales des Sciences forestières* 38 (2) : 199-222.

KREMER A., 1984 - Component analysis of heigth growth, compensation between components and seasonal stability of shoot elongation in Maritime Pine (*Pinus pinaster* Ait.) - *In* : Crop physiologie of forest trees. Tigestedt P. M. A., Puttonen P. et Koski V. eds, pp. 203-217, Helsinki University Press, Helsinki.

KREMER A., NGUYEN A., LASCOUX M. et ROUSSEL G., 1990 - Morphogenèse de la tige principale et croissance primaire du Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) - *In* : Actes du 3e Colloque Sciences et Industrie du Bois, Bordeaux, 14-15 Mai 1990. Arbora ed, vol. II. De la forêt cultivée à l'industrie de demain, pp.333-349.

LAURI P. E., 1988 - Le mouvement morphogénétique : approche morphométrique et restitution graphique. L'exemple de quelques plantes tropicales - Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II, Montpellier. 282p.

LAVOIE C. et PAYETTE S., 1991 - Les formes de croissance de l'épinette noire et les changements climatiques séculaires - *In* : Actes du 2e Colloque International. L'Arbre - Biologie et développement, Montpellier, 110-15 sept. 1990. Edelin C. ed, Naturalia Monspeliensia n° h. s. A7, pp.221-227.

LAWTON R. O., 1982 - Wind stress and elfin stature in a mountain rain forest tree : an adaptative explanation - *American Journal of Botany* 69 (8) : 1224-1230.

LEAKEY R. B. B., 1986 - Prediction of branching habit in clonal *Triplochiton scleroxylon* - *In* : Crop physiology of forest trees, Tigerstedt P. M. A., Puttonen P. et Koski V. eds, pp.71-80, Helsinki University Press, Helsinki.

LONGMAN K. A., LEAKEY R. R. B. et DENNE M. P., 1979 - Genetic and environmental effects on shoot growth and xylem formation in a tropical tree - *Annals of Botany* 44 : 377-380.

LONGMAN K. A. et WILSON R. H. F., 1993 - Genetic selection - choosing good trees - *In* : Tropical trees : Propagation and planting manuals. Rooting cutting of tropical trees. Commonwealth Science Council ed., pp. 29-31, Commonwealth Publications, Londres.

LOUBRY D., 1993 - Les désynchronismes phénologiques chez les arbres tropicaux : l'exemple des espèces caducifoliées en forêt guyanaise - *In* : Compte rendu du Séminaire du Groupe d'Etude de l'Arbre. Le rythme de croissance, base de l'organisation temporelle de l'arbre, Angers, 25-26 mars 1993. Viemont J. D., Beaujard F., Fustec J. et Raimbault P. eds, pp.47-6.

LOUBRY D., 1994 - Déterminisme du comportement phénologique des arbres en forêt tropicale humide de Guyane française - Thèse de Doctorat, Université de Paris VI, 2 volumes, 315 p. + Annexes

LOUP C., 1990 - Le développement architectural du Pin maritime - *In*: Compte Rendu du 2e Séminaire Interne. Architecture, Structure, Mécanique de l'Arbre, Montpellier, Février 1990. Thibaut B. ed, pp.35-54, Laboratoire de Mécanique Générale des Milieux Continus (LMGMC), Université de Montpellier II, Montpellier.

MABBERLEY D. J., 1987 - The plant book - Cambridge University Press, Cambridge. 706 p.

MAYR E., 1974 - (2e édition). Populations, espèces et évolution - Hermann, Paris, 496 p.

NG F. S. P., 1979 - Growth rhythms in tropical juvenile trees - *Bulletin de la Société botanique de France 126, Actualités botaniques* 3 : 139-149.

NICOLINI E., 1991 - Le hêtre *Fagus sylvatica* L. Quelques aspects de son architecture - *In*: Compte Rendu du 3e Séminaire Interne. Architecture, Structure, Mécanique de l'Arbre, Montpellier, Février 1991. Thibaut B. ed, pp.38-63, Laboratoire de Mécanique et de Génie Civil (LMGC), Université de Montpellier II, Montpellier.

NOVOPLANSKY A., COHEN D. et SACHS T., 1989 - Ecological implications of correlative inhibition between plant shoots - *Physiologia Plantarum* 77 : 136-140.

NOZERAN R., 1978 - Réflexions sur les enchainements de fonctionnements au cours du cycle des végétaux supérieurs - *Bulletin de la Société botanique de France* 125 : 263-280.

NOZERAN R., 1986 - Le mouvement morphogénétique spécialement chez les végétaux supérieurs pérennes - *In* : Compte-Rendu du Colloque International, l'Arbre, Montpellier, 9-14 sept. 1985. Naturalia Monspeliensia n° h.s, pp.415-430.

OLDEMAN R. A. A., 1974 - L'architecture de la forêt guyanaise - Mémoire ORSTOM, n°73, ORSTOM, Paris. 204 p.

PARDET, J. et VENET, J., 1981 - Traitement en futaie régulière - *In* : Le hêtre - Teissier-du-Cros, E., Le Tacon, F. Nepveu, G. Pardé, J., Perrin, R. et Timbal, J. eds. Institut National de la Recherche Agronomique, Département des Sciences forestières, Paris, 272-292.

PICKETT S. T. A. et KEMPF J. S., 1980 - Branching patterns in forest shrubs and understory trees in relation to habitat - *New Phytologist* 86 : 219-228.

POLAK A. M., 1992 - Major timber tree of Guyana. A field Guide - Tropenbos series, 2, The Tropenbos Foundation, Wageningen, Pays-Bas. 272 p.

PRÉVOST M-F., 1967 - Architecture de quelques Apocynacées ligneuses - *Bulletin de la Société botanique de France* 114 : 23-36.

PRÉVOST M-F., 1978 - Modular construction and its distribution in tropical woody plants - *In* : Tropical trees as living systems. Tomlinson P. B. et Zimmermann M. H. eds, pp. 223-231, Cambridge University Press, Cambridge.

PRÉVOST M-F., 1981 - Mise en évidence de graines d'espèces pionnières dans le sol de forêt primaire en Guyane - *Turrialba* 31 (2) : 121-127.

REMPHREY W. R. et DAVIDSON C. G., 1991 - Crown shape variation in *Fraxinus pennsylvanica* (Vahl.) Fern. : its relation to architectural parameters including the effect of shoot-tip abortion - *In* : Actes du 2e Colloque International. L'Arbre - Biologie et développement , Montpellier, 10-15 sept. 1990. Edelin C. ed, Naturalia Monspeliensia n° h. s. A7, pp.169-180.

REMPHREY W. R. et POWELL G. R., 1984 - Crown architecture of *Larix laricina* saplings : shoot preformation and neoformation and their relationships to shoot vigour - *Canadian Journal of Botany* 62 : 2181-2192.

REMPHREY W. R. et POWELL G. R., 1985 - Crown architecture of *Larix laricina* saplings : sylleptic branching on the main stem - *Canadian Journal of Botany* 63 : 1296-1302.

RIÉRA B., 1982 - Observations sur les chablis, piste de Saint-Elie en Guyane - *Bulletin de liaison du groupe de travail ECEREX, L'Ecosystème Forestier Guyanais, Etude et Mise en valeur* 6 : 165-184.

RIÉRA B., PUIG H. et LESCURE J-P., 1989 - La dynamique de la forêt naturelle - *Bois et Forêts des Tropiques* 219, n° spécial Guyane : 69-78.

ROLOFF A., 1991 - Crown morphology as a tool to determinate tree vitality - *In* : Actes du 2e Colloque International. L'Arbre - Biologie et développement, Montpellier, 110-15 sept. 1990. Edelin C. ed, Naturalia Monspeliensia n° h. s. A7, pp.116-128.

SABATIER D., 1983 - Fructification et dissémination en forêt guyanaise. L'exemple de quelques espèces ligneuses - Thèse de Doctorat de 3e Cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 238 p. + annexes.

SABATIER D. et PRÉVOST M-F., 1989 - Quelques données sur la composition floristique et la diversité des peuplements forestiers de Guyane française - *Bois et Forêts des Tropiques* 219, n° spécial Guyane : 31-55.

SACHS T., 1986 - Cellular interactions in tissues and organs development - *In* : Proceedings of the Symposium of the Society of Experimental Biology. Plasticity in plants. Trewanas A. J. et Jennings D. M. eds, vol. 40, pp. 181-210, Company of biologists, Department of Zoology, University of Cambridge, Cambridge.

SANOJA E., 1992 - Essai d'application de l'architecture végétale à la systématique. L'exemple de la famille des *Vochysiaceae* - Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II, Montpellier. 404p.

SCARRONE F., 1969 - Recherches sur les rythmes de croissance du manguier et de quelques végétaux ligneux malagasy - Thèse de Doctorat de 3e Cycle, Université de Clermont-Ferrand, Clermont-Ferrand. 438p.

STAFLEU, F.A., 1953 - A monograph of the Vochysiaceae - Acta Botanica Neerlandica, 2 (2) : 144-217.

STEBBINS G. L. J., 1963 - (5e édition). Variation and evolution in Plants - Columbia Biological Series, 16, Columbia University Press, New York, Londres. 643 p.

STEINGRAEBER D. A., 1982 - Phenotypic plasticity of branching pattern in Sugar Maple (*Acer saccharum*) - *American Journal of Botany* 69 (4) : 638-640.

STEINGRAEBER D. A. et WALLER D. M., 1986 - Non-stationarity of tree branching patterns and bifurcation ratios - *Proceedings of the Royal Society of London* B, 228 : 187-194.

TESSIER DU CROS E. et THIÉBAUT B., 1988 - Variability in beech : budding, height growth and tree form - *Annales des Sciences forestières* 45 (4) : 383-398.

THIÉBAUT B., CUGUEN J. et DUPRÉ S., 1985 - Architecture de jeunes hêtres, *Fagus sylvatica* - *Canadian Journal of Botany* 63 : 2100-2110.

THIEL J., 1984 - Fiche de reconnaissance pratique des arbres sur pied de la forêt guyanaise - *Bois et Forêts des Tropiques* 203 : 54 et 60.

VERHAEGEN D., KADIO A., BOUTIN B., DELAUNEY J. et LEGARÉ D., n.d. - Le Samba : sélection phénotypique d'arbres "+" et production - *CTFT/Côte d'Ivoire* : 13-28.

WENT F. W., 1953 - Gene action in relation to growth and development. I. Phenotypic variability - *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 39 : 839-848.

WHITNEY G. G., 1976 - The bifurcation ratio as an indicator of adaptive strategy in woody plant species - *Bulletin of the Torrey botanical Club* 103 (2) : 67-72. (Labo Bota)

WILSON B. F., 1990 - The development of tree form - *Hortscience* 25 : 52-54.

ANNEXE 1

TABLEAUX DESCRIPTIFS DES INDIVIDUS OBSERVES

Annexe 2 : GLOSSAIRE

Appareil caulinaire

Ensemble des tiges aériennes ou souterraines d'une plante, dérivant les unes des autres par ramification.

Architecture

Forme et agencement de l'ensemble des parties de la plante à un moment donné de son existence.

La forme d'une plante est la conséquence de son architecture.

Axe

Structure élémentaire provenant du fonctionnement d'un ou d'une série linéaire de méristèmes primaires.

Branche maîtresse

Système ramifié pérenne issu du tronc. Ce sont des structures ramifiées qui se forment à la suite de la réitération totale de l'arbre.

Au sens strict, le terme "branche maîtresse" est impropre puisque leur axe principal a en réalité les propriétés morphologique et fonctionnelles d'un tronc.

Cime

Structure pérenne d'un arbre constituée par l'ensemble de ses branches maîtresses.

Syn. Couronne, Houppier

Cimette

Partie de la cime constituant une sous-unité physionomiquement reconnaissable. Elle peut correspondre à un réitérat total individualisé ou à des groupes de réitérats non séparé. L'individualisation de cimettes à l'intérieur d'une cime aboutit au phénomène de timidité (Voir ce mot).

Couronne

(Voir cime)

Croissance

* Croissance définie : se dit d'un axe, ou d'une portion d'axe, dont le méristème primaire terminal cesse définitivement de fonctionner à un moment donné. Il peut se nécroser, se parenchymatiser ou devenir inflorescentiel
* Croissance indéfinie : se dit d'un axe dont le méristème apical garde la potentialité de fonctionner indéfiniment.

Croissance primaire

Croissance en longueur, déterminée par l'allongement des tissus du méristème primaire apical.

Croissance secondaire

Croissance en épaisseur, se produisant grâce à l'activité du cambium ou méristème secondaire. Est à l'origine des tissus secondaires en particulier, du bois.

Dédifférenciation

(voir différenciation)

Développement

* Développement monopodial : Le développement est monopodial lorsqu'il provient du fonctionnement d'un méristème primaire restant indéfiniment végétatif.(voir ramification monopodiale)
* Développement sympodial : Le développement d'un axe est sympodial lorsqu'il est issu du fonctionnement successif de plusieurs méristèmes (voir ramification sympodiale)

Différenciation

Expression de caractères morphologiques, anatomiques et/ou fonctionnels différents entre les axes ou les organes. Dans le cas d'un système ramifié, la différenciation se traduit par l'existence de plusieurs catégories d'axes dans la plante.

Un axe différencié peut, par dédifférenciation, retrouver les potentialités d'axes d'ordre inférieur, notamment dans le cas de la réitération.

(voir aussi développement)

Distique

(Voir Phyllotaxie)

Dorsiventalité

Symétrie d'un axe qui possède une face supérieure et une face inférieure.

Entre-nœud

Portion d'axe situé entre deux nœuds.

Figure d'insertion

Forme et profondeur des rides d'insertion.

Floraison

* Floraison terminale : L'inflorescence se manifeste à l'extrémité d'axes végétatifs dont elle stoppe la croissance. La plante peut mourir ou poursuivre son développement par ramification sympodiale.
* Floraison latérale : Le développement de l'organisme n'est pas

entravé par la floraison latérale.

Au sens stricte la floraison est toujours terminale puisqu'elle correspond à la différenciation d'un méristème végétatif. Cependant, si l'ordre de l'axe concerné est faible, la transformation de son apex en inflorescence peut avoir des conséquences plus ou moins importantes pour son développement.

Hiérarchie

(Voir Plan d'organisation).

Insertion

Point de jonction entre un axe porteur et un axe latéral. (Voir Figure et Ride)

Intercalation

Modalité d'apparition des différentes catégories d'axes au sein d'un système ramifié hiérarchisé. Au cours du développement, les axes d'ordre ultimes apparaissent les premiers sur l'axe principal. Ils sont ensuite rejetés à la périphérie lorsque la catégorie d'axes inférieure se met en place, ceux-ci s'intercalant entre les axes ultimes et l'axe principal.

Métamorphose architecturale

Transformation ontogénique de la structure d'une unité architecturale se manifestant simultanément par un redressement de ses axes et par un accroissement progressif de son ordre de ramification.

La métamorphose architecturale est l'expression morphologique du mouvement morphogénétique.

Modèle architectural

Série d'architectures se succédant chez une plante au cours de son développement. Le modèle architectural est la traduction spaciale du fonctionnement des méristèmes du tronc (A1), de ses branches (A2).... Après analyse de nombreux arbres tropicaux, Hallé et Oldeman ont créé, en 1970, 21 modèles à chacun desquels ils ont donné le nom d'un botaniste. Chaque modèle s'applique à un grand nombre d'espèces.

Module

Axe mis en place par un seul méristème dont la croissance est définie à court ou moyen terme. Le module est la structure élémentaire d'un sympode, son premier niveau d'organisation (Voir définition). Il peut être monocaule ou ramifié de façon monopodiale.

Monopode

Système ramifié dans lequel le fonctionnement indéfini des méristèmes permet le développement parallèle de l'ensemble des axes.

Monopodial

Qui a la structure et le mode de développement d'un monopode.

Morphogenèse

Elaboration de la forme d'un organisme au cours de son développement.

Nœud

Zone de l'axe où sont insérées les organes latéraux (feuilles et bourgeons).

Niveau d'organisation

Chacun des degrés successifs d'une série morphologue. L'entre-nœud, l'unité de croissance, l'axe, l'unité architecturale constituent différents niveaux d'organisation d'un système rmaifié.

Chaque niveau d'organisation résulte de la succession d'éléments morphologiques existant à un niveau inférieur.

Ontogenèse

Développement de l'individu depuis l'œuf fécondé jusqu'à l'état adulte.

Opposé-décussé

(voir Phyllotaxie)

Ordre d'axe

Numéro d'ordre d'un axe à l'intérieur d'une séquence ramifiée. Dans l'appareil caulinaire, le tronc est l'axe d'ordre 1 tandis que les branches et les rameaux vont de l'ordre 2 à n.

Ordre de ramification

(Voir Ramification)

Orthotropie

Etat de différenciation, ou mode de croissance d'un axe ou d'un système ramifié caractérisé par :

- une direction de croissance verticale
- une symétie radiale
- une forte activité cambiale
- une longue durée de vie
- une fonction d'exploration du milieu

L'orthotropie est considérée comme un état morphogénétiquement moins différencié que la plagiotropie.

Phyllotaxie

Désigne la disposition des feuilles le long de l'axe, qui sont, le plus souvent, alternes ou opposées.

* Phyllotaxie primaire : Désigne l'arrangement primaire des pièces foliaires qui découle directement de la répartition des ébauches foliaires au sein du méristème.

* Phyllotaxie secondaire : disposition finale des feuilles dans l'espace après la croissance en longueur et réorientations.
* Phyllotaxie distique : disposition, dans un plan unique, des feuilles alternes (exemple : l'arbre du voyageur = *Ravelena madagascariensis*).
* Phyllotaxie opposée-décussée : les feuilles sont disposées en paires successives qui forment entre elles un angle droit.
* Phyllotaxie spiralée : les feuilles sont disposées le long de l'axe selon une ou plusieurs spires.
* Phyllotaxie verticillée : désigne la présence de plus de deux pièces foliaires situées au niveau d'un même nœud.

Plagiotropie

Etat de différenciation ou mode de croissance d'un axe ou d'un système ramifié, caractérisé par :

- une direction de croissance horizontale ou oblique
- une symétrie bilatérale s'accompagnant souvent de dorsiventralité
- une faible activité cambiale
- une durée de vie courte et un élagage précoce
- une fonction assimilatrice et reproductrice

La plagiotropie est considérée comme un état de différenciation morphologiquement plus poussé que l'orthotropie.

Plan d'organisation

Modalités des relations existant entre les axes d'un système ramifié.

On peut distinguer:

- un plan d'organisation hiérarchisé dans lequel les axes sont liés par des corrélations morphogénétiques qui conduisent à la différenciation d'organes caulinaires ou racinaires disposés selon un ordre hiérarchique.
- un plan d'organisation polyarchique dans lequel les axes du système ramifié sont équivalents, autonomes, et disposés sans aucun ordre apparent.

Polyarchie

Etat d'un système ramifié ayant un plan d'organisation polyarchique (Voir Plan d'organisation)

Rameau

Axe de dernier ordre.

Rameau court

Rameau très spécialisé dans les fonctions d'assimilation et de

reproduction possédant le plus souvent des entre-nœuds très courts.

Ramification

Processus de développement par lequel la plante accroît le nombre de ses axes. En architecture, le terme de ramification correspond à l'émergence d'un axe.

* Ramification immédiate : Aucun temps de latence ou de repos n'est observé entre la formation du méristème latéral et l'allongement de l'axe correspondant. L'axe porté et l'axe porteur ont une croissance simultanée.
* Ramification différée (ou retardée) : On observe un temps de repos entre la mise en place du méristème latéral et l'allongement de l'axe correspondant.
* Ramification monopodiale : Mode de ramification latérale donnant naissance à un système ramifié monopodial.
* Ramification sympodiale : Mode de ramification latérale donnant naissance à un sytème ramifié sympodial.
* Ramification continue : Mode de ramification dans lequel toutes les feuilles d'un axe émettent un rameau latéral.
* Ramification diffuse : Mode de ramification dans lequel seules quelques feuilles d'un axe portent un rameau latéral.
* Ramification rythmique : Mode de ramification dans lequel les axes latéraux sont groupés dans une zone précise de l'unité de croissance (Voir définition).
* Ramification latérale : Processus de ramification s'effectuant à partir d'un méristème porté latéralement par un axe.
* Ramification terminale : Processus de ramification s'effectuant par la division du méristème terminal d'un axe.(rare).

Réitérat (= complexe réitéré)

Axe ou système ramifié provenant du processus de réitération.

Réitération

Mode de ramification particulier par lequel la plante répète en partie ou en totalité son Unité Architecturale.

* Réitération séquentielle : Réitération inhérente à la séquence naturelle de développement de l'organisme.
* Réitération aléatoire ou traumatique provoqué par une cause extérieure imprévisible.

Rides d'insertion

Sillon laissé dans l'écorce au niveau de l'ancrage d'un axe latéral sur l'axe porteur.

Séquence de développement

Ensemble ordonné d'événements héréditaires qui se succèdent au cours de l'ontogénèse d'un organisme.

Séquence ramifiée

Série d'axes dérivant les uns des autres par ramification. A chaque axe est attribué un numéro d'ordre en fonction de sa place dans la série.

Spiralé

(Voir Phyllotaxie)

Stratégie de réitération

Ensemble des modalités réitératives d'un organisme.

Symétrie

* Symétrie radiale : Se dit d'un axe dont les formations latérales sont disposées le long d'une droite, dans tous les plans.
* Symétrie bilatérale : Se dit d'un axe dont les formations latérales sont disposées dans un plan.

Sympode

Système d'axes à ramification latérale dont le méristème apical possède un fonctionnement défini. La composante élémentaire d'un sympode est un module, monocaule ou ramifié de façon monopodiale.

Un sympode peut avoir une organisation hiérarchique ou polyarchique.

* Sympode monochasial ou linéaire : Sympode constitué par la succession linéaire de modules formant un seul relais à leur extrémité. Les modules peuvent être monocaules ou ramifiés de façon monopodiale.
* Sympode polychasial : Sympode constitué par la succession de modules portant plusieurs relais à leur extrémité. Lorsque les relais sont sensiblement égaux en taille on parle de sympode polychasial égal ; dans le cas contraire on dit que le sympode polychasial est inégal.
* Sympode simple : Sympode constitué de modules monocaules. Leur ramification conduit exclusivement à la formation d'un ou plusieurs modules-relais. Par commodité le terme sympode employé sans qualificatif désigne un sympode simple. Un sympode simple peut-être mono-ou polychasial.
* Sympode mixte : Sympode constitué de modules ramifiés monopodiaux. Il peut être mono- ou polychasial
* Sympode divariqué : Série de modules qui se succèdent en formant des fourches. Ce sympode est nécessairement polychasial. Les modules peuvent être monocaules ou ramifiés de façon

monopodiale

* Sympode complexe : Système ramifié constitué par la combinaison de sympodes linéaires et de sympodes divariqués.

Sympodial

Qui a la structure et le mode de développement d'un sympode.

Timidité

Propriété physionomique de certains arbres qui ménagent des espaces réguliers entre les cimettes qui composent leur couronne.

Unité architecturale

Système ramifié organisé selon des catégories d'axes hiérarchisés et différenciés. L'unité architecturale est spécifique : elle intègre l'ensemble des fonctionnements méristématiques et étapes morphogénétiques caractérisant le développement de l'espèce considérée. Déterminer l'unité architecturale revient à réaliser une véritable diagnose de l'espèce.

Unité architecturale minimale

Structure minimale que peut atteindre l'Unité architecturale au cours de l'ontogénèse de la plante. Tout comme l'unité architecturale, l'unité minimale est spécifique.

Unité de croissance

Portion d'axe, ramifiée ou non, mise en place durant une phase d'allongement de la plante. Elle est délimitée par des arrêts de croissance.

Verticillé

(Voir Phyllotaxie)

ESSAI SUR LE DÉTERMINISME DE LA VARIABILITÉ ARCHITECTURALE DES ARBRES -Le cas de quelques espèces tropicales

RÉSUMÉ : La variabilité architecturale a été étudiée en fonction de divers stades de développement chez huit espèces d'arbres guyanais. Elle affecte toujours des caractères mineurs (dimensions des axes, angles d'insertion, ...) et non pas ceux qui déterminent la structure fondamentale de l'arbre (différenciation des axes, modalités de croissance et de ramification, ...). Dans les stades adultes elle joue sur le processus de la réitération (expression, modalités, amplitude et la capacité d'atteindre un niveau d'organisation d'ordre supérieur).
La variabilité se manifeste très tôt dans la vie de l'arbre et s'affirme au cours du temps. Progressivement des voies ontogéniques différentes s'individualisent et déterminent les variations importantes de la forme et de l'ampleur des cimes au terme du développement.
L'accumulation de petites variations dans la structure de la plante pourrait reposer sur de fines différences dans les équilibres physiologiques entre ses organes. Diverses hypothèses intégrant les acquis de la morphogenèse rendent compte du rôle que pourraient jouer des divergences au sein des systèmes corrélatifs dans l'origine de la variabilité.
D'un point de vue pratique, ce travail apporte de nouveaux éléments de réflexions, et suggère notamment la prise en compte de critères structuraux, pour la sélection précoce des arbres.

MOTS-CLÉS : Architecture végétale, Variabilité de la forme, Arbres, Ontogenèse, Guyane française.

ESSAY ON THE DETERMINISM OF TREE ARCHITECTURAL VARIABILITY The case of some tropical species

ABSTRACT : Architectural variability of tree form is studied here in relation to the ontogenetic stages of eight species from French Guyana. This variability concerns only minor vegetal characters such as length and diameter of the axis, ramification angles; major characters involved in the main structure of the plant such as axis differenciation, modalities of growth and ramification are not affected. In the late stages of ontogeny, this variability acts on the process of crown development (réitération, i.e. expression, modalities, aptitude and ability to reach a higher level of organisation).
Variability is noticed since the early stages of growth. Different ontogenetical "ways" appear progressively, which are at the origin of important variations in the shape and size of the crown at the adult stage. The accumulation of small variations on plant structure may be due to the existence of slight differences on the physiological balance amoung its elements. Several hypotheses put forward the idea that these differences, in the midst of the correlative systems, might play a major role on the origin of variability.
This study suggests that new structural criteria, should be taken into account, when considering early selection of trees for forest management.

KEY WORDS : Vegetal architecture, Form variability, Tree, Ontogenesis, French Guyana.