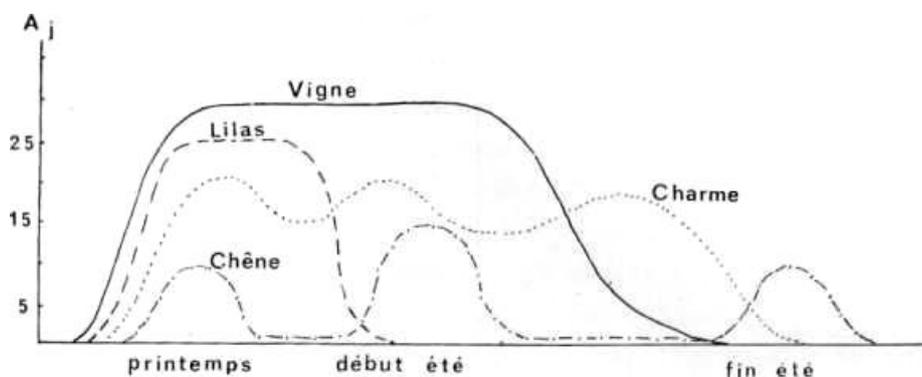


## CHAPITRE VI. ASPECTS DE LA MORPHOGENESE DES VEGETAUX LIGNEUX

### VI. 1. La croissance rythmique

Chez quelques plantes ligneuses, Champagnat (1954) a montré que les pousses ne présentaient qu'un seul maximum de vitesse de croissance (cas de vigne *Vitis vinifera* L. et le Lilas *Syringa vulgaris* L.), alors que d'autres plantes ligneuses présentent plusieurs maximums au cours du même cycle de végétation, les phases interposées étant soit de simples ralentissements de croissance : cas du Charme (*Carpinus betulus* L.) étudié par Randier (1960), soit de véritables arrêts d'activité : cas du Chêne (*Quercus*, plusieurs espèces) étudié par Lavarenne-Allary (1965).



**Figure 1.** Représentation très schématique des variations d'allongement journalier ( $A_j$ , en mm) chez le Chêne (d'après Lavarenne-Allary, 1965), le Charme (d'après Randier, 1960), le Lilas (d'après Champagnat, 1954), ainsi que chez la Vigne, en fonction de l'époque de l'année (T).

Les courbes sigmoïdes ne traduisent la cinétique de la croissance qu'en première approximation. Mesurée avec plus de précision, la vitesse de croissance présente des *oscillations* plus ou moins régulières autour de la valeur moyenne indiquée par la courbe générale. Ces **rythmes de croissance**, ainsi mis en évidence, ne sont qu'un cas particulier des rythmes qui animent la vie des végétaux. L'ensemble de la morphogénèse est également soumis à des *rythmes morphogénétiques*. Enfin les *mouvements* des organes et organites sont bien souvent rythmiques.

Les rythmes biologiques sont de divers types.

1° Le rythme peut n'être que la conséquence de la variation périodique de composantes de l'environnement qui influent sur la croissance (ou plus généralement sur le phénomène biologique considéré) : lumière, température, humidité, etc. On parle alors d'un rythme exogène.

2° Le rythme peut résulter du fonctionnement propre du système et se manifeste même en conditions constantes. On le dit alors endogène. Il peut avoir plusieurs causes :

- Le phénomène considéré comporte un enchaînement de réactions d'équilibre (= pouvant s'effectuer dans un sens ou dans l'autre et évoluant librement) se déroulant à des vitesses différentes ; d'où des engorgements temporaires à certains points de la chaîne.

- L'activité de certains systèmes enzymatiques varie rythmiquement (l'origine du rythme se situe alors au niveau de l'expression génique). On est alors en présence d'une horloge biologique.

C'est ainsi que les deux phases, nocturne et diurne, qui caractérisent le mécanisme photosynthétique des plantes CAM correspondent à des changements périodiques de l'activité des enzymes responsables.

3° Comme la plupart des processus biologiques sont sensibles aux signaux externes, ce qui les prédispose à présenter des rythmes exogènes, mais qu'ils remplissent aussi les conditions pour être animés de rythmes endogènes, on peut prévoir que leurs rythmes sont à la fois l'un et l'autre : ils possèdent un rythme propre, mais ce rythme est entraîné par le rythme extérieur. Cet entraînement évite l'amortissement du rythme au cours du temps.

Mais ceci suppose qu'il n'y ait pas un trop grand déphasage ni une trop grande différence dans les périodes entre le rythme propre et le rythme extérieur. Si un rythme annuel endogène doit être entraîné par le rythme des saisons, il faut évidemment qu'il y ait une coïncidence approximative entre les moments où le végétal est de par sa nature en période d'activité et ceux où l'environnement est le plus propice à cette activité.

Cette considération explique l'importance qui s'attache aux **rythmes circadiens** (*circa diem* : environ un jour),

c'est-à-dire à des *rythmes endogènes* dont la période propre est suffisamment proche de celle du rythme extérieur (24 heures) pour qu'ils puissent être entraînés par lui. Pratiquement de tels rythmes ont des périodes propres se situant entre 23 et 26 h, que l'entraînement par le rythme externe règle sur 24 h. Le *synchronisateur* le plus fréquent, pour cet ajustement, est l'alternance lumière-obscurité (photopériode).

Les rythmes de période plus longue, donc de plus basse fréquence, sont dits *infradiens* ; ceux de période plus courte (haute fréquence) sont dits *supradiens*.

### a) Rythmes annuels

Les *rythmes annuels* (rythmes circadiens, de fréquence annuelle ou pluriannuelle), découlant du retour régulier des saisons, jouent un rôle considérable dans le développement des plantes. A nous en tenir ici à la croissance proprement dite, nous pouvons retenir les grandes lignes suivantes, valables pour la plupart des plantes de nos régions.

- Les *plantes annuelles* présentent une forte poussée de croissance jusqu'à leur floraison; parfois même celle-ci est précédée d'une montaison. Ensuite la croissance diminue et le plus souvent s'arrête pendant que s'opère la fructification; toutefois dans certains cas (hampe florale du Pissenlit) cette dernière est associée à une reprise de la croissance, qui présente donc deux pics, l'un avant la floraison, l'autre lors de la maturation des fruits. Chez les espèces qui fleurissent en été, le maximum de croissance correspond au printemps, où généralement les conditions de température, de lumière et d'humidité sont particulièrement favorables. Chez celles qui ne fleurissent qu'en automne, on observe habituellement un ralentissement pendant les mois les plus chauds et les plus secs de l'été, avant la reprise automnale qui précède la floraison.

- Les *plantes bisannuelles* ont un comportement assez homogène : accélération de la croissance au premier printemps avec formation de l'appareil végétatif, ralentissement en été, reprise à l'automne avec constitution de réserves dans les organes souterrains, arrêt pendant l'hiver et reprise au printemps suivant avec souvent montaison.

- Les *plantes vivaces* présentent des rythmes avec une particularité intéressante chez beaucoup d'espèces ligneuses, arbres ou arbustes. On y observe successivement :

- Une première phase très active en avril-mai, consécutive au débournement des bourgeons ;
- Un ralentissement en mai, allant parfois jusqu'à l'arrêt complet de croissance (Chêne), qui permet à la plante de parfaire l'édification de ses structures et d'accumuler les matériaux nécessaires à une reprise de la croissance en juin, où se forment les «pousses de la Saint-Jean» (24 juin) qui sont les plus vigoureuses;
- Après le ralentissement estival, on observe à nouveau une abondante montée de sève, la *sève d'août*, qui permet une légère reprise de la croissance et surtout de l'activité photosynthétique, alors que la saison est encore belle. Cette reprise permet la constitution des réserves dans le bois - *aoûtement* -, lesquelles seront utilisées au printemps suivant après le repos hivernal.

Les dates énoncées sont approximatives et dépendent assez largement des conditions extérieures (printemps maussade, été précoce, etc.), mais il est remarquable que très souvent le rythme décrit, avec ses trois pics d'activité (mars-avril, juin, août), apparaît comme *endogène* et simplement *entraîné* et *synchronisé* par le rythme externe : de jeunes chênes, maintenus en serres dans des conditions constantes continuent à le présenter pendant plusieurs années.

Cette périodicité se retrouve dans l'anatomie. Chez les arbres, le bois possède au printemps des vaisseaux très larges, compatibles avec une conduction de sève abondante, et en été des vaisseaux beaucoup plus étroits, avec, dans les rayons médullaires, une accumulation de grains d'amidon. Une discontinuité très nette entre les deux types de bois marque le long repos de l'hiver.

La nécessité d'une certaine correspondance entre les rythmes externes et internes intervient dans la distribution géographique des végétaux spontanés et doit être prise en compte par les agronomes qui souhaitent importer des cultures dans des régions très différentes de leur lieu d'origine. De même les transplantations se pratiquent avec le minimum de risques dans les périodes de repos, alors que les greffes se font de préférence aux moments d'une intense circulation des sèves pour faciliter la régénération des tissus et leur soudure, c'est-à-dire au printemps et en août (greffe par écusson des bourgeons dormants).

### b) Rythmes de périodes plus courtes

De tels rythmes sont moins apparents que les rythmes annuels et exigent des mesures précises.

D'une manière générale, les plantes chlorophylliennes présentent un *rythme journalier exogène* avec un maximum de croissance le jour et minimum la nuit. Cela résulte simplement de ce que les conditions ambiantes sont plus favorables le jour que la nuit, en particulier à cause du rôle de la lumière sur les synthèses et les mouvements d'eau (les phases nocturnes sont trop brèves pour que les phénomènes d'étiollement aient le temps de se manifester).

Plus surprenante est l'existence de *rythmes endogènes* que l'on peut mettre en évidence en conditions constantes. Le premier exemple en fut fourni par Bail et Dyke (1954) sur le coléoptile d'Avoine : après une germination en lumière rouge, la plantule est mise à l'obscurité ; sa croissance suit alors un rythme circadien, de période voisine de 24 h, qui peut se prolonger plusieurs jours

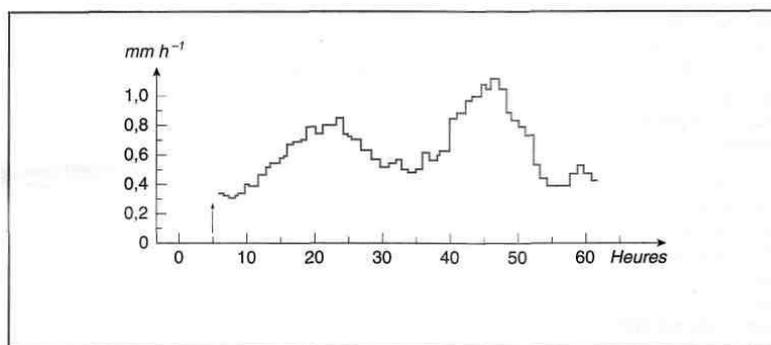


Figure 1. Vitesse de croissance d'un coléoptile d'Avoine à l'obscurité. Avant la 5<sup>e</sup> heure le coléoptile était placé en lumière rouge (d'après BAIL et DYKE, 1954)

### c) Rythmes morphogénétiques

Dans une tige en croissance les entrenœuds apparaissent à une cadence plus ou moins régulière. C'est ainsi que, dans le cas de *Periploca graeca* évoqué plus haut, l'intervalle entre deux dégagements successifs des ébauches hors du bourgeon terminal, ou *plastochrone*, est d'abord de 3 à 6 jours, puis au stade volubile de 2 jours (comme la période du rythme de croissance). Un tel rythme qui préside à la formation de nouvelles unités morphologiques est dit **morphogénétique**.

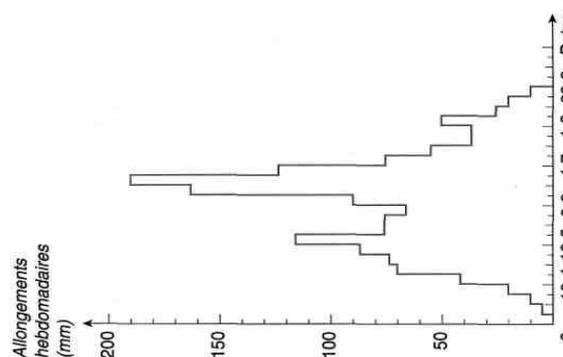
Les entrenœuds peuvent être égaux, mais parfois aussi leur taux de croissance varie et, bien qu'ils apparaissent à intervalles de temps réguliers, ils sont, suivant leur rang, plus ou moins longs (ex. Fève).

Beaucoup d'arbustes tropicaux présentent une croissance rythmique relativement indépendante des facteurs externes (dans les gammes de valeurs non limitantes). C'est ainsi que chez l'Hévéa le méristème végétatif présente des phases d'activité de 22 jours environ, pendant lesquelles il développe un article formé de plusieurs entrenœuds, alternant avec des phases de repos de même durée.

On dispose pour l'instant de peu de données sur l'origine de ces rythmes morphogénétiques endogènes, où interviennent sans doute non seulement des processus oscillants au sein des tissus en développement, mais aussi des fluctuations périodiques dans l'arrivée des substances de corrélations émises par les tissus voisins (entrenœuds ou feuilles adjacentes).

Un autre rythme morphogénétique, à rapprocher des précédents, est celui des *mouvements révolutifs* (plantes volubiles et vrilles) que nous étudierons plus loin

Figure 2. Croissance d'une pousse d'Aubépine. Rejet d'un arbre abattu l'année précédente (d'après LAVARENNE in CHAMPAGNAT, 1969).



### VI-2. Différents types de ramification :

La ramification chez les Angiospermes provient pour l'essentiel du développement des bourgeons axillaires ; elle est donc généralement latérale et sous la dépendance de corrélations morphogénétiques complexes entre le bourgeon apical et les bourgeons axillaires. Ces corrélations se traduisent par des inhibitions ou des stimulations de croissance variables d'une espèce à l'autre et, pour un même individu, avec son âge et sous le contrôle des facteurs environnementaux.

Le processus de ramification est particulièrement important pour les plantes ligneuses ; le mode de développement des rameaux conditionne *les ports caractéristiques des arbres et arbustes* (ports arborescent et buissonnant). Sans entrer dans le détail et la diversité des modes de ramification, on évoquera ici deux ensembles de phénomènes qui jouent un rôle majeur dans ces domaines : le premier ensemble concerne les notions de monopode et de sympode, le second se rapporte aux problèmes d'hétéromorphie du développement des rameaux.

#### a) *Monopodes et sympodes*

Dans le cas des monopodes, le bourgeon terminal assure, d'une année sur l'autre, la croissance en longueur de l'axe principal ; les bourgeons axillaires généralement inhibés la première année (dominance apicale) sont à l'origine, la deuxième année, de rameaux latéraux qui se comportent comme la tige principale du point de vue de la croissance en longueur. Le Hêtre (Fig. 1), l'Érable (Fig. 4) sont des exemples d'arbres à croissance **monopodiale**.

Dans le cas d'un sympode, le bourgeon terminal meurt à la fin de la première année de végétation ; il est remplacé l'année suivante par le (ou les) bourgeon (s) axillaire (s) placé (s) en position la plus haute.

Contrairement au monopode, la croissance sympodiale passe donc nécessairement par la réalisation d'une ramification latérale ; le ou les rameaux issus du développement du ou des bourgeons axillaires-relais présentent une direction orthotrope (géotropisme négatif) qui assure la croissance en hauteur de l'individu.

#### b) *Hétéromorphie du développement des rameaux*

Pendant plusieurs années après la germination, le jeune pied d'Érable sycomore (*Acer pseudoplatanus*) s'accroît de façon monopodiale sans se ramifier. Les bourgeons axillaires de petite taille restent inhibés par la présence et l'activité du bourgeon terminal. Ce n'est qu'au bout de 8 à 10 ans que la tige principale du Sycomore se ramifie. Les bourgeons axillaires donnent alors, sur la dernière unité de végétation, des rameaux de longueurs différentes (anisocladie) qui s'accroissent de façon plus ou moins horizontale (**plagiotropie**). Les rameaux situés les plus hauts sont aussi les plus longs ce qui caractérise le phénomène d'acrotonie (Fig. 3). Associé à ce phénomène, si l'on considère les rameaux plagiotropes, on constate que les pousses d'ordre 3 de la face inférieure (abaxiale) sont globalement plus allongées que celles de la face supérieure (adaxiale) ; c'est le phénomène d'hypotonie (Fig. 4). Chez l'Érable sycomore *comme chez la plupart des arbres, acrotonie et hypotonie se conjuguent pour réaliser le port arborescent*.

Pour ce qui concerne les arbustes, par exemple l'Églantier (*Rosa canina*) ou l'Épine-vinette (*Berberis vulgaris*), le mode d'édification est différent. La première année, la tige s'allonge peu et tend à se recourber vers le sol. La seconde année, le bourgeon terminal avorte, il y a ramification sympodiale avec développement prépondérant des bourgeons axillaires situés à la base de la tige (basitonie) ; la troisième année, le processus se poursuit et est associé à une vigueur plus grande des pousses situées à la face supérieure (adaxiale) des rameaux (épitonie). *La combinaison de la basitonie et de l'épitonie conduit au port buissonnant*, caractérisé par la réalisation d'un ensemble touffu, plus ou moins enchevêtré (Fig. 5).

Certaines espèces combinent les deux modèles d'hétéromorphie. Le Noisetier (*Corylus avellana*) par exemple, présente d'abord, dans son jeune âge, les caractères arbustifs (basitonie-épitonie) puis après quelques années, les sommets manifestent une acrotonie de plus en plus accentuée ce qui le conduit à prendre progressivement le port d'un arbre.

### VI-3. Modèles architecturaux et développement des arbres

L'activité végétative indéfinie du bourgeon terminal engendre un axe unique ou monopode à partir duquel des bourgeons axillaires forment chaque année des rameaux latéraux qui se comportent eux-mêmes comme des axes à croissance indéfinie. Au contraire, l'axe principal peut se construire selon une série linéaire d'unités, chaque nouvelle unité, située en position distale, provenant d'un bourgeon axillaire appartenant à l'unité précédente. Ainsi se construit *un sympode formé par une succession d'unités sympodiales encore appelées « modules » ou « articles »*. L'identification de ces unités de construction est le préalable nécessaire à l'étude du développement architectural des arbres. Les principaux travaux effectués dans ce domaine

concernent surtout les arbres *tropicaux* dont l'éventail des modes de construction s'est révélé particulièrement large.

Les observations faites sur la séquence des événements qui interviennent au cours de la vie des individus de différentes espèces arborescentes ont permis à Halle et Oldeman (1970) de définir 24 modèles architecturaux différents. Quatre catégories, de complexité architecturale croissante, ont été distinguées : (1) les arbres non ramifiés, (2) les arbres ramifiés avec (2a) des axes végétatifs tous équivalents et tous orthotropes, (2b) des axes végétatifs différenciés, (2c) des axes végétatifs à structure mixte. L'étude des méristèmes (structure, fonctionnement; durée de vie) a permis de reconnaître au sein des 4 catégories indiquées, un certain nombre d'architectures qualitativement distinctes. On se limitera ici à l'illustration de quelques modèles empruntés à l'ouvrage de Halle et Oldeman (1970) auquel nous renvoyons le lecteur pour une information plus complète. Les quatre exemples choisis sont les suivants :

- *Elaeis guineensis* (Palmier à huile, Fig. 6); arbre non ramifié, modèle de Corner. La famille des Palmiers (Monocotylédones) est, parmi les Angiospermes actuelles, la plus riche en arbres monocaules. Le tronc de 30 à 40 centimètres de diamètre ne présente que des structures primaires (pachycaulie). Cette abondance de structures primaires jointe à un petit nombre de grandes feuilles (les feuilles de certains *Raphia* atteignent 20 mètres de long), caractérise les arbres non ramifiés.

- *Hevea brasiliensis* («arbre à caoutchouc», F. des Euphorbiacées, Dicotylédones, Fig. 7) ; axes différenciés, modèle de Rauh. C'est un très grand arbre (50 mètres de hauteur) des forêts denses humides d'Amazonie et des Guyanes, cultivé dans de nombreuses régions tropicales pour son latex à l'origine du caoutchouc naturel. Le fonctionnement du méristème caulinaire d'Hévéa est réglé par un rythme endogène : période de 40 jours avec 30 jours d'activité mitotique et 10 jours d'inactivité, d'où la succession linéaire de courtes unités de morphogenèse (modules ou articles groupés en sympodes). Sur chaque axe aérien, alternent des zones de feuilles assimilatrices avec des zones écailleuses (anciens bourgeons apicaux). Les ramifications résultent du développement de bourgeons axillaires associés à certaines feuilles assimilatrices, occupant une place précise au sein de l'unité de morphogenèse. Le rythme apical commande la localisation topographique des ramifications. Il y a synchronisation du fonctionnement des méristèmes apicaux et axillaires. Le Sycomore et le Frêne appartiennent à ce modèle.

- *Theobroma cacao* (Cacaoyer, F. des Sterculiacées, Dicotylédones, Fig. 8); axes différenciés, modèle de Nozeran. Le Cacaoyer est un petit arbre (10 mètres de hauteur) de sous-bois de forêt dense et humide, cultivé dans de nombreuses régions tropicales humides. L'axe est d'abord orthotrope à phyllotaxie spiralee et à croissance rythmique. Lorsque cet axe atteint 1 mètre à 1,5 mètre de hauteur, son méristème apical disparaît de façon irréversible. Cette période coïncide avec l'émission de 3-6 branches latérales plagiotropes aux aisselles des 3-6 dernières feuilles édifiées. Après une phase de croissance plagiotrope, l'allongement du tronc reprend par le développement d'un nouvel axe orthotrope (formations d'articles en étages successifs). La différenciation plagiotrope se conserve par bouturage.

- *Dicranolepis persei* (F. des Thyméléacées, Dicotylédones, Fig. 9); axe végétatif à structure mixte, modèle de Manganot. C'est un arbrisseau de 2 mètres de hauteur, disséminé dans les forêts d'Afrique occidentale, à fleurs blanches très odorantes. L'axe, d'abord orthotrope à croissance rapide, porte des feuilles écailleuses, petites, non assimilatrices. Lorsque les réserves séminales sont épuisées, l'axe primaire prend brusquement une orientation horizontale avec formation de feuilles larges en disposition distique. Chez l'adulte, la tige principale est un sympode dont chaque article croît d'abord verticalement puis s'infléchit par une courbe à grand rayon en une branche horizontale longue d'environ 1 mètre. Un bourgeon axillaire situé au sommet de la partie dressée de l'article assure le relais de l'allongement.

**Fig. 1** : deux unités de végétation successives produites par le Hêtre; la croissance de l'axe est assurée d'une année sur l'autre, par le même bourgeon (monopode).

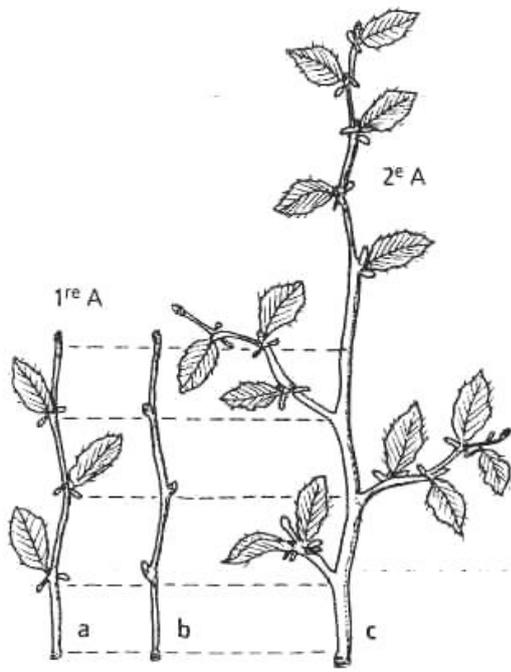
**Fig. 2** : chez le Tilleul, les deux unités de végétation successives sont formées par des bourgeons différents; le bourgeon terminal avorte et est relayé l'année suivante par le bourgeon axillaire situé le plus haut (croissance sympodiale).

**Fig. 3** : illustration de l'acrotonie chez l'Érable : pour une unité de végétation, les rameaux les plus développés proviennent des bourgeons axillaires situés le plus près de l'apex.

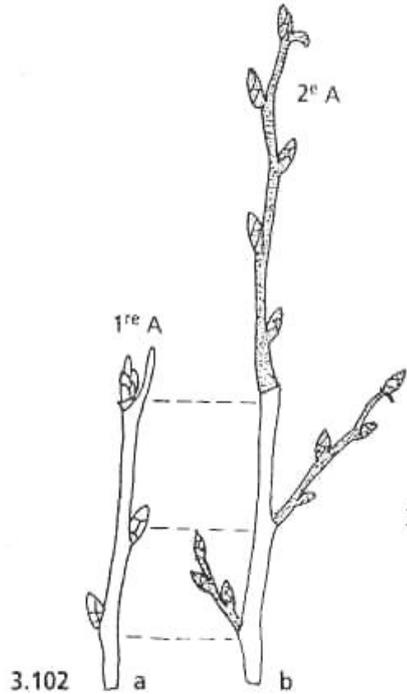
**Fig. 4** : illustration de l'hypotonie chez l'Érable : sur les rameaux plagiotropes, les bourgeons les plus vigoureux sont situés à la face inférieure du rameau.

**Fig. 5** : dans le cas de l'Églantier, basitonie et épitonie se conjuguent pour réaliser le port arbustif ; (d'après Camefort, 1977).

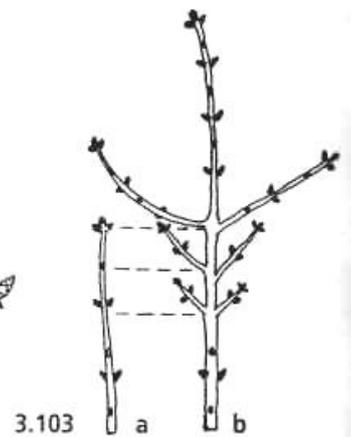
**Fig. 6 à 9** : quatre modèles architecturaux : *Elaeis guineensis* (6), *Hevea brasiliensis* (7), *Theobroma cacao* (8) et *Dicranolepis persei* (9); (d'après Halle et Oldeman, 1970).



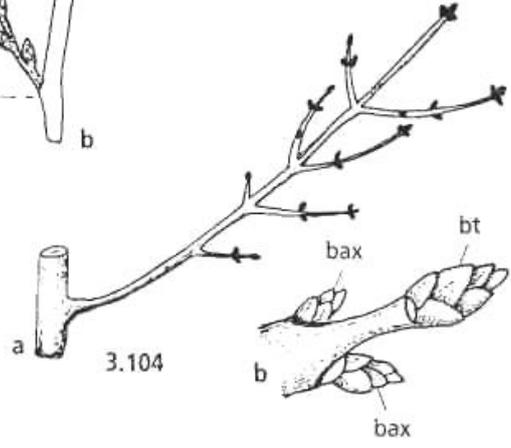
3.101



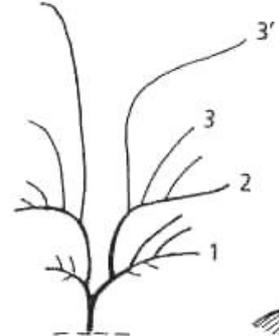
3.102



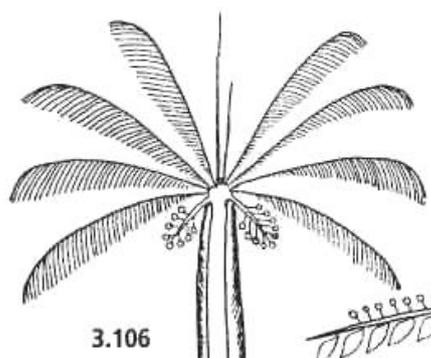
3.103



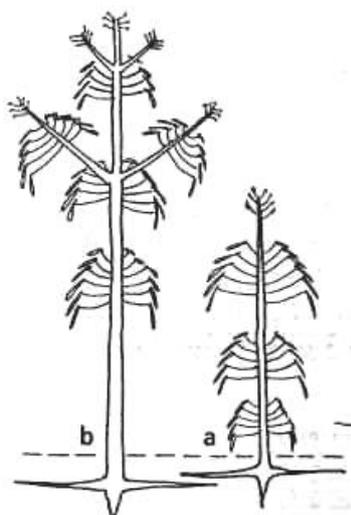
3.104



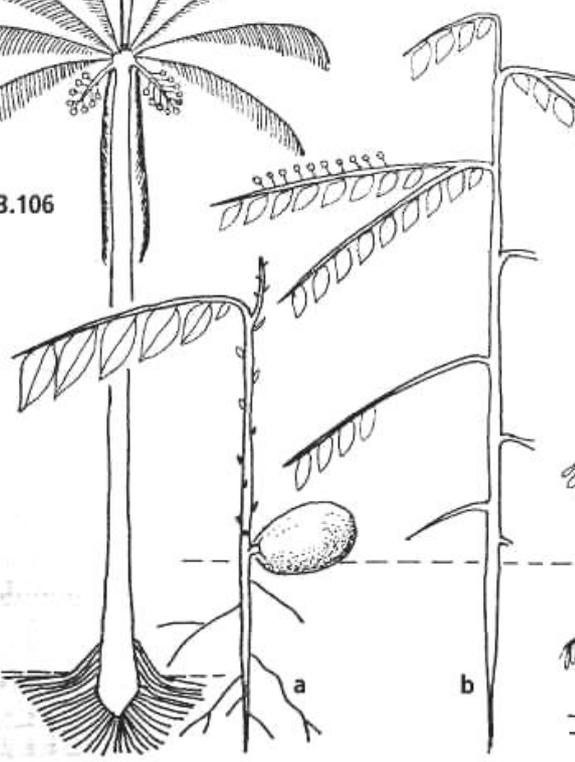
3.105



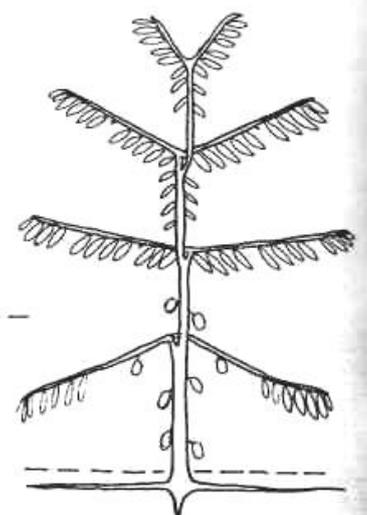
3.106



3.107



3.109



3.108