

CHAPITRE 3.

LE CONCEPT D'ARCHITECTURE DES VEGETAUX

1. Modes de croissance et de ramification

Les tiges se ramifient selon deux modes principaux

- Dans le cas des monopodes, le bourgeon terminal assure, d'une année à 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 et l'Érable sont des exemples d'arbres à croissance monopodiale (Figure 15).
- 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 (Figure 15 et 16).

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.

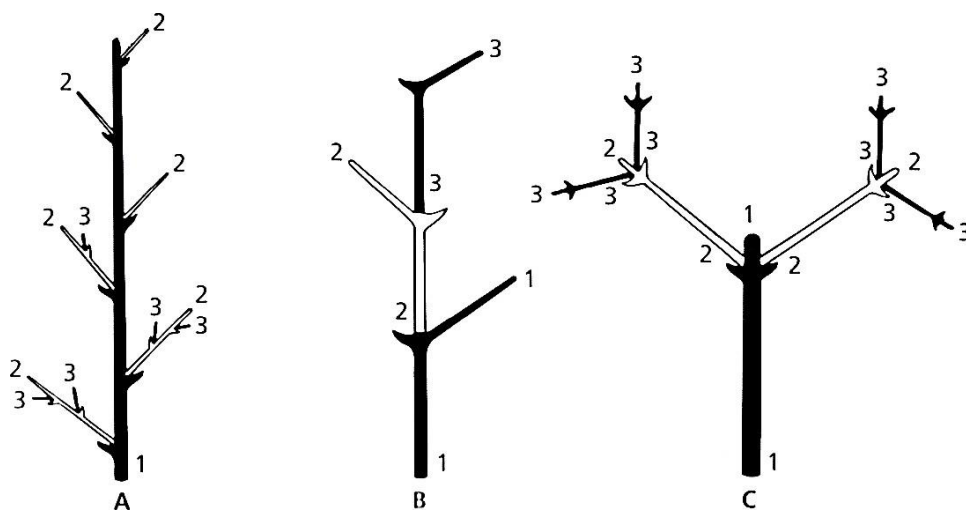


Figure 15. Ramification latérale.

A. monopodiale; **B.** sympodiale monochasiale; **C.** sympodiale dichasiale. Les chiffres indiquent l'ordre d'apparition des axes

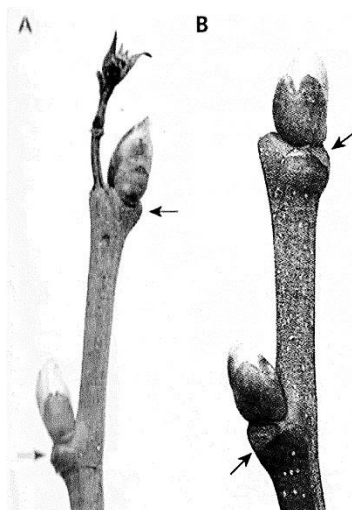


Figure 16. Ramification sympodiale mono- chasiale.

A, à l'automne, la partie distale d'un rameau de l'année, son bourgeon terminal et un bourgeon latéral dégénèrent ;

B, un bourgeon latéral s'est redressé et est maintenant en position terminale. Il est flanqué de deux cicatrices : à gauche, celle résultant de la chute du sommet desséché du rameau et, à droite, celle de la feuille tombée à l'aisselle de laquelle ce bourgeon se trouvait à l'origine en position latérale (les flèches indiquent les cicatrices foliaires).

2. Concepts et modèles en architecture des plantes

L'architecture d'un arbre : Exemple de la croissance du platane (*Platanus* sp., Platanacées).

Dans les premières années, le platane développe un tronc (axe primaire A1) à croissance verticale ou orthotrope. Très rapidement, des branches (axes secondaires A2) à croissance horizontale ou plagiotrope divergent du tronc, de manière alterne. Elles se ramifient elles-mêmes en axes A3, A4, A5 (Figure 17). Comme chez l'érable, le méristème apical de chaque axe meurt après un à trois ans. La croissance monopodiale cesse, mais l'allongement de chaque axe reste possible à partir du méristème d'un bourgeon axillaire sub-apical. La croissance devient sympodiale. À ce stade, le platane présente une certaine stabilité architecturale (Figure 27A et 28A). Il n'y a pas de différenciation d'axes d'ordre supérieur, et les axes les plus courts, A4 et A5, se spécialisent dans la reproduction. Il se met donc en place de façon très précise un ensemble d'axes possédant des caractères propres de croissance, de longueur et de fonction. Cet ensemble constitue l'unité architecturale, motif de base de la construction de l'arbre.

L'arbre plus âgé comporte un tronc (A1) dont les axes A2 basaux se sont élagués naturellement. À son sommet, il porte deux ou trois branches maîtresses, de type A1, qui divergent, formant une fourche (Figure 28B,C). Chaque nouvel axe forme des axes d'ordre supérieur A2 à A5. L'arbre se construit donc à partir de répétitions de l'unité architecturale, ou réitérations.

Enfin, l'arbre vieillit et le poids des années lui pèse, au sens propre, malgré la rigidité de son matériau : sa propre charge, après de multiples réitérations, entraîne une ouverture de la cime, ou affaissement de cime (Figure 28D). Des pousses, encore appelées rejets, de plus en plus petites, de type A3 et A4, se différencient sur les axes A2 et exploitent le volume du houppier. Ces rejets augmentent l'abondance des fleurs puis des fruits

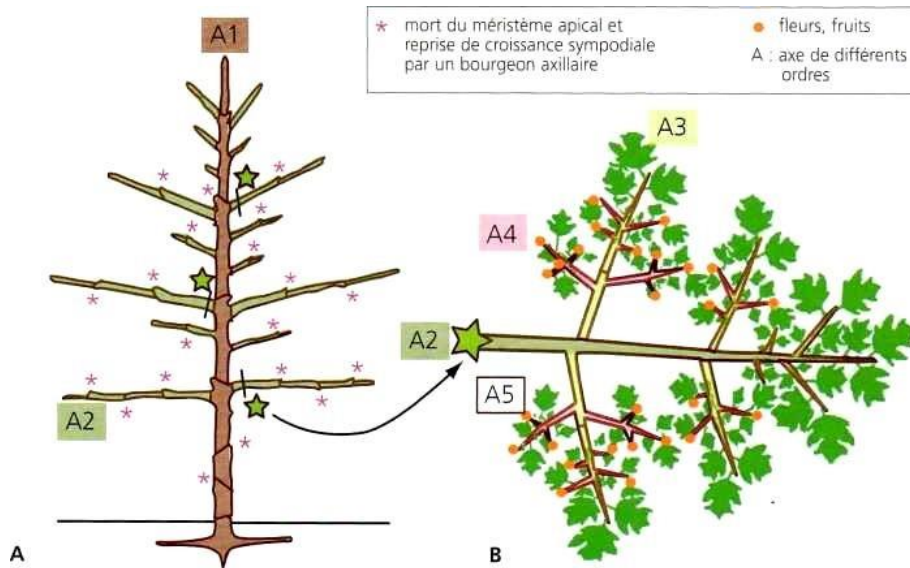


Figure 17. Hiérarchie des axes de l'unité architecturale du platane (*Platanus sp.* Platanacées)

A. La croissance orthotrope de l'axe A1 construit le tronc ; des ramifications A2 se mettent en place selon une croissance sympodiale. B. Détail des axes plagiotropes A2 à A5 (d'après Caraglio, 1997).

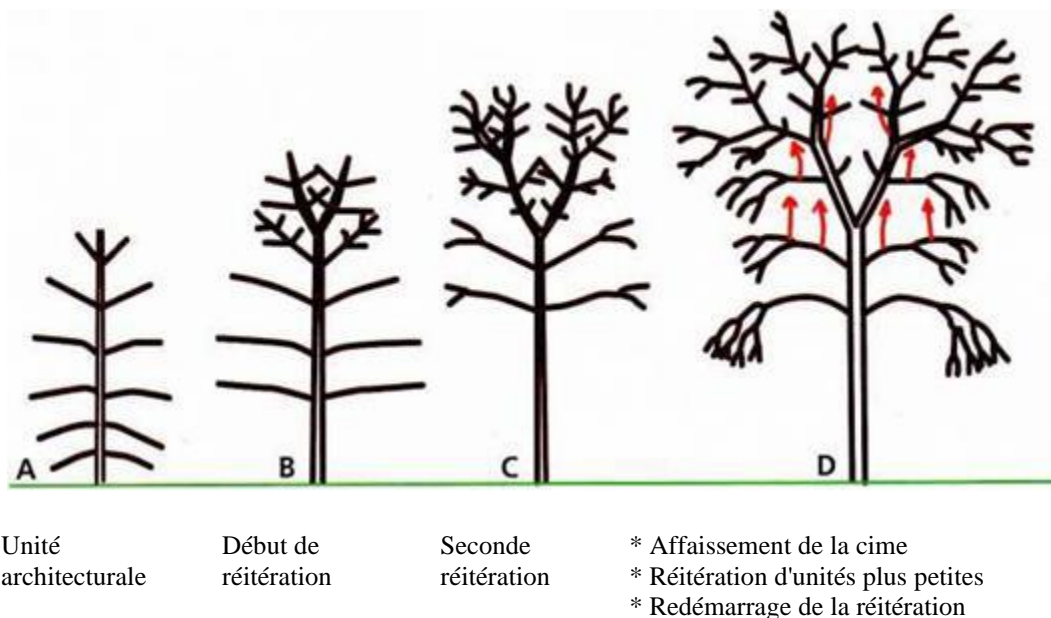
La construction d'un arbre dépend de quatre propriétés de l'unité architecturale (Figure 29) :

- a) La croissance des axes est rythmique ou continue. Chez la majorité des espèces, dont les arbres des milieux tempérés, la croissance est rythmique. L'unité de croissance représente la portion d'axe qui s'est développé pendant une période ininterrompue de croissance (Figure 29). Elle correspond généralement à la pousse annuelle. Chez certaines espèces (pin), plusieurs unités de croissance peuvent se succéder au cours de l'année : la croissance est polycyclique. Dans de rares cas, comme celui d'arbres de la mangrove (*Rhizophora mangle*), la croissance est continue.
- b) La ramification des axes est définie ou non, c'est-à-dire sympodiale ou monopodiale.
- c) La spécialisation des axes. En général, les axes orthotropes forment le squelette porteur de l'arbre et explorent l'espace vertical ; certaines branches horizontales explorent le volume autour des axes verticaux, ce sont souvent des

axes aux entre-nœuds longs et aux feuilles éparses. D'autres branches, beaucoup plus courtes, ont un rôle trophique (les entrenœuds courts génèrent un feuillage fourni) ou reproducteurs. Ces spécialisations se traduisent par la variation de la durée, de la vitesse et de l'orientation de la croissance.

- d) La mise en place des organes reproducteurs s'effectue, soit à l'extrémité des tiges, stoppant tout allongement à partir du méristème apical, soit latéralement autorisant une croissance monopodiale.

Les trois premières propriétés caractérisent aussi les racines qui occupent, dans le sol, un volume au moins aussi grand que celui de l'appareil aérien.



sur les unités déjà en place

Figure 18. Les étapes de la construction d'un platane

- L'unité architecturale diffère selon les espèces, mais le nombre d'axes n'excède jamais six (Figures 17 et 19). Ce caractère est génétiquement déterminé. Les arbres sont donc des organismes modulaires comportant plusieurs niveaux d'organisation dont les principaux sont : le phytomère, l'axe, l'unité architecturale, et enfin l'organisme entier (Figure 29). Ces niveaux d'organisation dérivent progressivement les uns des autres à partir de la répétition de trois mécanismes : la croissance, la ramification et la réitération.

- La répétition des unités architecturales confère son port définitif à chaque espèce d'arbre

Oldeman (1972) a défini la répétition comme le mécanisme de répétition d'une unité architecturale, dont la première est issue d'une graine (Figure 18). Outre cette répétition naturelle, existe une répétition traumatique qui permet la construction d'unités architecturales à partir d'un tronc couché, par exemple. En un sens, grâce à la répétition, un arbre est potentiellement immortel, puisque, même à terre, il peut se reconstruire.

- Les modèles architecturaux

« Un végétal est un polypier couvert de ses polypes ; ce n'est pas un être simple mais un être collectif, une association d'individus tous parents, tous étroitement unis, s'entraînant les uns les autres et travaillant à la prospérité de l'ensemble ». Cette citation n'est pas due à un éminent botaniste du XX^e siècle, mais au naturaliste Jean-Henri Fabre, dans la seconde moitié du XIX^e siècle, plus connu pour ses travaux entomologiques. Darwin avait également formulé cette conception de la plante. Pourquoi ne nous est-elle pas familière

? Tout simplement parce qu'elle fut presque ignorée jusqu'aux travaux d'Oldeman et Hallé, dans les années soixante-dix/quatre-vingt, sur la modélisation de l'architecture des arbres de la forêt guyanaise. Hallé discute d'ailleurs cette idée d'arbre-colonie, qui pose la question de l'individu végétal, pour laquelle nous vous renvoyons au chapitre 8. Bien que l'on puisse imaginer une infinité de variations à partir des processus présentés ci-dessus, seulement vingt-trois modèles d'architecture ont été mis en évidence dans des conditions écologiques stables. Chaque modèle porte le nom d'un botaniste. Ces modèles ne sont pas liés à la phylogénie : des arbres apparentés peuvent se développer selon des modèles différents et à l'inverse, des arbres non apparentés peuvent posséder le même modèle. Il s'agit de convergences (Figure 30).

- Les travaux actuels portent sur la modélisation en 3D de l'architecture de l'arbre pour simuler son développement et dégager les rôles des facteurs endogènes et exogènes. D'autres travaux portent sur la biomécanique de l'arbre pour mieux comprendre la relation entre l'architecture et les contraintes fonctionnelles (flux de sève, support de son propre poids, etc.).

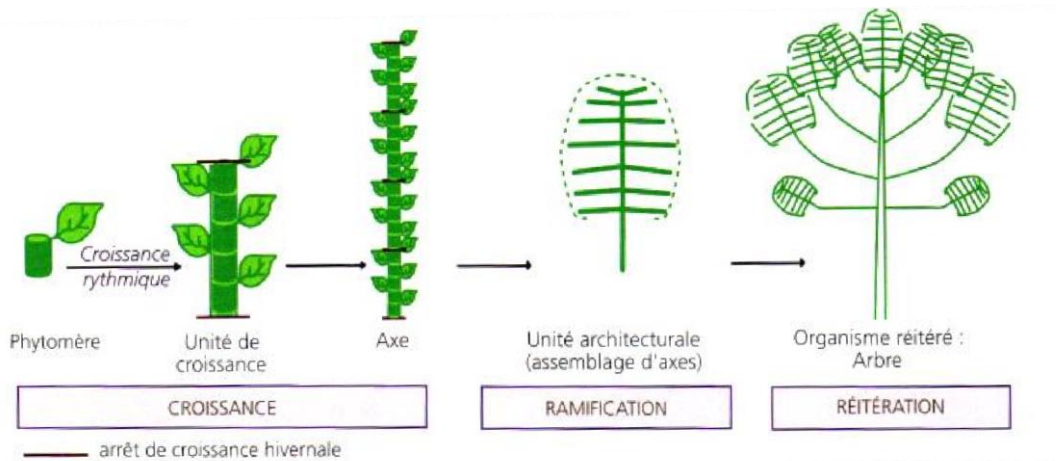


Figure 19. Les niveaux d'organisation des arbres et les processus de leur construction

Le méristème caulinaire élabore les phytomères dont la succession forme la tige feuillée (axe), à l'origine de l'unité architecturale (d'après Barthélémy et Caraglio, 2007, Ann. Bot., p. 1-33, simplifié).

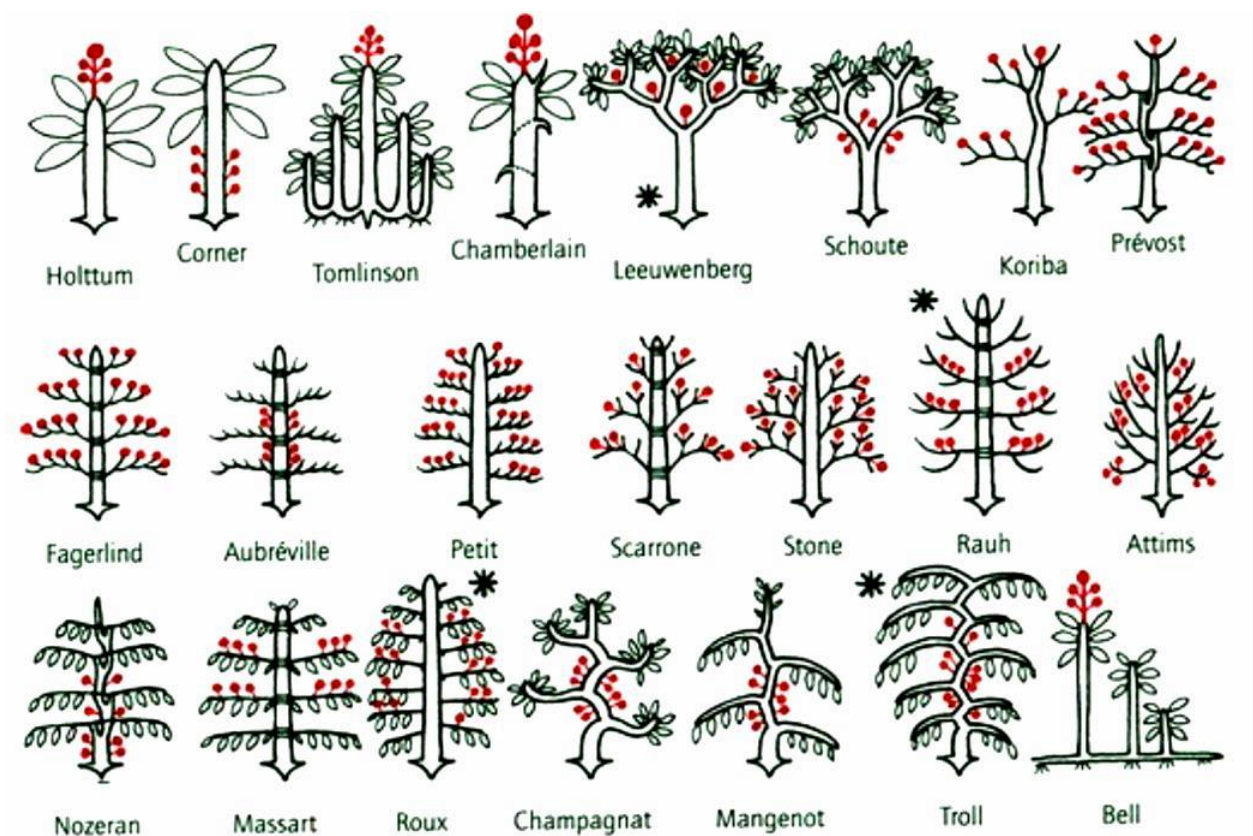


Figure 20. Les 22 modèles architecturaux définis par Francis Hallé. En rouge, la sexualité. Les astérisques désignent les modèles les plus courants.