

Premières données sur l'architecture comparée des systèmes racinaires et caulinaires¹

CLAIRE ATGER ET CLAUDE EDELIN

*Laboratoire de botanique, Université de Montpellier II, Centre national de la recherche scientifique,
Unité de recherche associée n° 327, 163, rue A. Broussonet, 34000 Montpellier, France*

Reçu le 5 juillet 1993

ATGER, C., et EDELIN, C. 1994. Premières données sur l'architecture comparée des systèmes racinaires et caulinaires. *Can. J. Bot.* **72** : 963–975.

Depuis 1970, l'analyse architecturale des végétaux a fourni de nombreux renseignements sur l'organisation structurale et fonctionnelle de la couronne des arbres, leurs stratégies de développement et de réitération. Nous avons étendue cette méthode aux appareils racinaires des arbres. Dans la présente étude, nous décrivons l'architecture de trois espèces arborescentes et nous comparons les modalités de construction de leurs parties racinaires et caulinaires.

Mots clés : architecture, arbre, système racinaire, couronne, plante entière.

ATGER, C., and EDELIN, C. 1994. Premières données sur l'architecture comparée des systèmes racinaires et caulinaires. *Can. J. Bot.* **72**: 963–975.

Since 1970, the architectural analysis of woody plants has given much information about structural and functional organization of tree crowns, their development, and reiteration patterns. In this study, we have extended this method to tree root systems. We describe the whole architecture of three species and we compare their root system and crown architectural patterns.

Key words: architecture, tree, root system, crown, whole plant.

Introduction

Initiée vers 1970, l'analyse architecturale des végétaux (Hallé et Oldeman 1970) a permis d'approcher le déterminisme de la forme des arbres et d'identifier quelques lois régissant le développement de leurs parties aériennes :

Le modèle architectural (Hallé et Oldeman 1970) traduit la stratégie de développement de la partie caulinaires de l'arbre (fig. 1). Sa reconnaissance est basée sur une analyse morphologique de ses principaux axes (tronc et branches). Cette analyse permet d'en identifier les modalités de croissance, ramification et différenciation (fig. 2) et de déterminer le modèle auquel se conforme l'espèce. En étudiant un grand nombre d'arbres tropicaux, Hallé et Oldeman (1970) ont montré que les modalités de croissance, ramification et différenciation du tronc et des branches peuvent s'associer selon 23 combinaisons. Ces 23 combinaisons déterminent autant de formes fondamentales ou modèles architecturaux. La notion de modèle architectural a été par la suite étendue aux arbres des régions tempérées, conifères (Edelin 1977) et angiospermes (Caraglio et Edelin 1990) ainsi qu'aux coraux (Dauget 1986).

En analysant l'évolution de l'arbre, Oldeman (1974) a montré que la réitération peut venir modifier sa forme fondamentale. La réitération est un processus de répétition qui conduit soit à la formation d'axes nouveaux (réitérats retardés) (fig. 4a), soit à la différenciation d'axes déjà en place (réitérats immédiats) (fig. 3 et 4b). Ces réitérats reproduisent en partie (réitérat partiel) (fig. 3) ou en totalité (réitérat total) (fig. 4) l'architecture de l'arbre (Edelin 1990; Barthelemy 1988; Barthelemy et al. 1991).

Dans sa forme actuelle, l'analyse architecturale permet d'identifier l'ensemble des paramètres déterminant la forme de l'arbre. Elle s'applique à la totalité de l'ontogenèse de l'espèce et prend en compte une série d'individus allant de la plantule à l'arbre sénescant. Elle identifie l'ensemble des propriétés déterminant la forme et le fonctionnement des différents axes de chacun des individus étudiés. Elle offre une image séquen-

tielle du développement de l'arbre en précisant, d'une part, les propriétés spécifiques de son architecture et, d'autre part, les processus d'édification généraux à l'ensemble des arbres (Edelin 1977, 1986, 1990, 1991).

Jusqu'à présent les recherches sur l'architecture végétale ont concerné presque exclusivement l'appareil caulinaires. Le système racinaire, difficile d'accès, a fait l'objet de très peu d'analyses. Celles-ci portent habituellement sur la forme générale du système racinaire et sa diversité en fonction du milieu, sans tenir compte de l'ontogenèse ni de la structure fine (Bannan 1940; Köstler et al. 1968; Kolesnikov 1971; Jenik 1978; Bell 1991). À notre connaissance, seuls Veillon (1976) et Kahn (1983) ont décrit cette structure et sa dynamique de croissance en utilisant l'analyse architecturale. Ils ont montré que les systèmes racinaires sont capables de réitération; en revanche, aucun modèle architectural n'a pu être décelé.

Toutefois, les analyses ont pris en compte des descripteurs morphologiques très larges et les informations fournies sont nécessairement générales. Étant donné le rôle essentiel du système racinaire dans une plante, nous avons repris de telles études afin d'élargir la gamme des espèces connues et surtout d'affiner la précision des observations. Par ailleurs, pour chaque espèce, nous avons mené en parallèle l'étude de l'architecture et du développement de leur appareil aérien et caulinaires afin de parvenir à une connaissance complète de l'ontogenèse de l'arbre.

Ce sont les premiers résultats de ces recherches que nous présentons dans cet article, à partir de la description de trois essences tropicales et tempérées choisies pour leur diversité architecturale.

Matériel et méthode

Matériel végétal

Les trois espèces sélectionnées ont des positions systématiques et des origines géographiques différentes ainsi qu'une fréquence élevée sur les sites d'étude. Elles couvrent trois milieux écologiques différents. Il s'agit de l'*Anaxagorea dolichocarpa* Sprague et Sandw. (Annonaceae), un petit arbre du sous-bois périodiquement inondé de la forêt

1. Contribution n° 94-049 de l'Institut des sciences de l'évolution (Unité de recherche associée n° 327 CNRS).

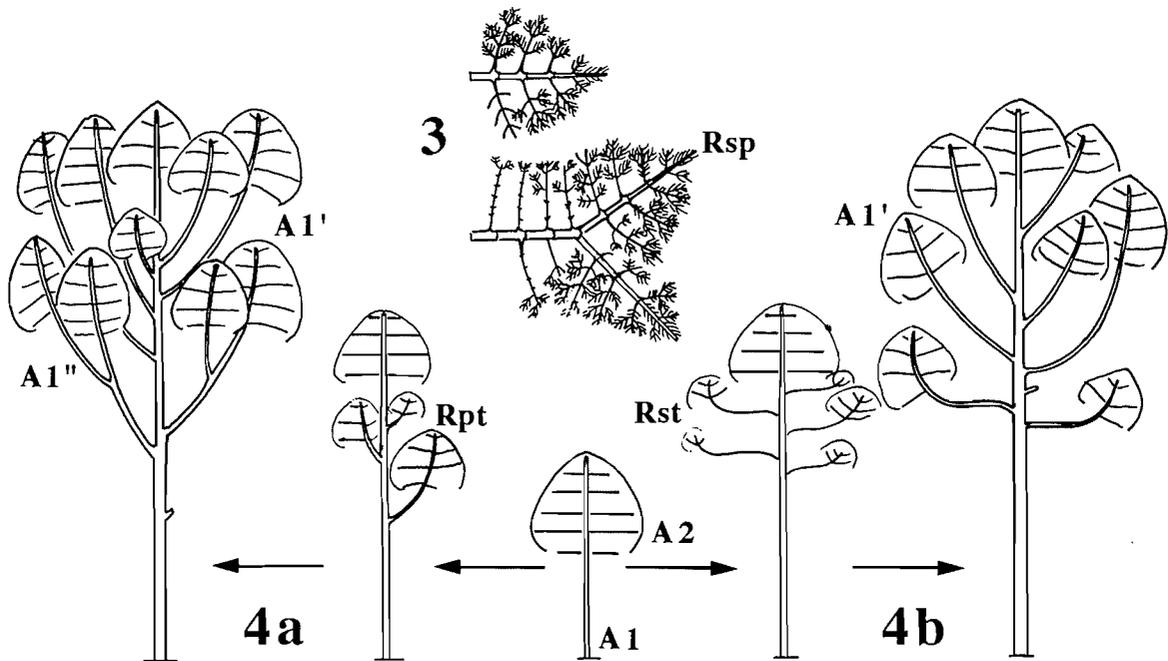
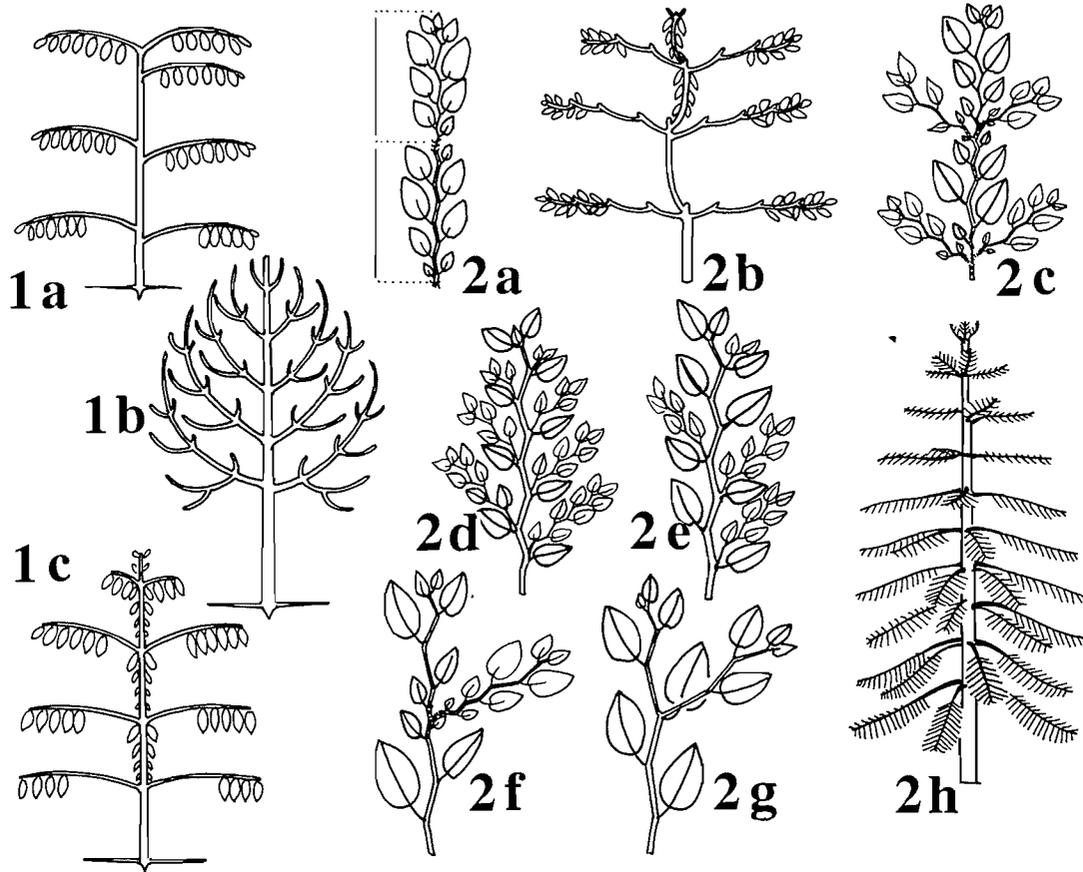


FIG. 1. Modèles architecturaux de Troll (1a), de Rauh (1b), de Massart (1c). (D'après Hallé et al. 1978.) FIG. 2. Les outils d'analyse architecturale caulinare : croissance rythmique (2a); ramification sympodiale (2b), monopodiale rythmique (2c), monopodiale continue (2d), monopodiale diffuse (2e), proleptique (2f) et sylleptique (2g); orthotropie du tronc et plagiotropie de ses branches (d'après Edelin 1977) (2h). FIG. 3. Réitération partielle par dédifférenciation. Rsp, réitération sylleptique partielle. FIG. 4. Réitération totale proleptique (Rpt) (4a), sylleptique (Rst) (4b). A1, tronc; A1' et A1'', réitérats totaux. (D'après Barthelemy 1988.)

tropicale guyanaise, du *Cecropia obtusa* Tréc. (Cecropiaceae), un arbre pionnier dont la germination est inféodée aux trouées de lumière en forêt et au bord des pistes de la Guyane française et du *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae), une espèce formant la ripisylve sur les

berges périodiquement inondées des cours d'eau, notamment dans la région de Montpellier au sud de la France.

En fonction de l'étude du développement de l'appareil caulinare, nous avons sélectionné une série d'individus d'âge croissant retraçant

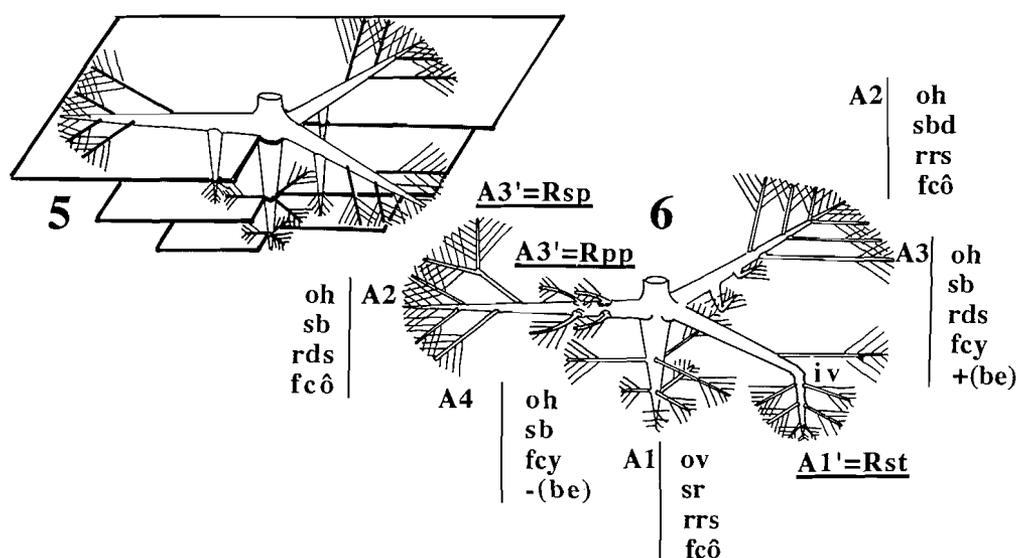


FIG. 5. Méthode d'excavation. FIG. 6. Les outils d'analyse architecturale racinaire : *ov*, orientation verticale; *oh*, orientation horizontale; *sr*, symétrie radiale; *sb*, symétrie bilatérale; *sbd*, symétrie bilatérale et dorsiventralité; *rrs*, ramification rythmique sylleptique; *rds*, ramification diffuse sylleptique; *fcô*, forme conique; *fcy*, forme cylindrique; *+(be)*, bois et écorce; *-(be)*, absence de bois et d'écorce; *Rst*, réitération sylleptique totale; *Rsp*, réitération sylleptique partielle; *Rpp*, réitération proleptique partielle; *iv*, inversion géotropique.

l'ontogenèse de l'espèce, de la germination jusqu'au début de la formation des branches maîtresses lorsqu'il y avait lieu. Ces individus ont été choisis dans différents sites où leur régénération est spontanée et où ils ne sont soumis à aucun traitement particulier. Nous avons évité les zones accidentées, situées à proximité d'obstacles (maison, route, etc.), et les individus tortueux risquant de chuter au cours de l'étude. Nous avons également choisi ces individus en fonction de leur proximité par rapport à l'eau dans les cas où l'excavation pouvait être effectuée à l'aide d'engins hydrauliques (pompe à eau pour l'*A. dolichocarpa*, nettoyeur à haute pression pour le *P. hybrida*).

Matériel et méthode d'excavation

Pour mettre à jour le système racinaire de chaque individu avant d'en analyser la structure, nous avons utilisé trois types d'outils : (i) des outils fins pour dégager les racines les plus fines et les systèmes racinaires des plus jeunes individus (brosse à chiendent, brosse à dent, fourchette, cuillère); (ii) des outils plus grossiers pour dégager les racines moyennes ou les systèmes racinaires des jeunes arbres (grattoir, transplantoir, cuillère à asperge); (iii) des outils plus volumineux pour excaver les plus grosses racines et les individus adultes (pelle, bêche à dents, piochon, pompe à eau, nettoyeur haute pression).

L'extension et la localisation des racines dans le sol étant a priori inconnues, la méthode d'excavation se rapproche de celle des archéologues (fig. 5). Le système racinaire est dégagé par plans horizontaux successifs, du collet vers la périphérie. Chaque racine horizontale est mise à jour de son origine jusqu'à son apex. Cette opération est répétée pour ses racines latérales et d'ordre en ordre jusqu'aux axes fins les plus périphériques. Chaque racine horizontale (ou ensemble ramifié) ainsi dégagée est identifiée par sa position dans le système, numérotée, prélevée et immédiatement analysée, l'analyse étant conduite sur du matériel frais quelle que soit la durée de l'excavation. Les racines verticales traversant plusieurs horizons ne sont disponibles qu'au terme du déracinage. Lorsque l'excavation d'une série d'individus de la même espèce montre l'équivalence de toutes les racines portées par un axe (ou une portion donnée de l'axe), seule une d'entre elles est prélevée et analysée par la suite. La vérification des données peut être faite sans excavation complète du système racinaire (prélèvement d'une seule racine de surface, aménagement d'une tranchée centrale permettant l'observation du pivot seul).

Méthode d'analyse architecturale

Chaque axe de la plante est identifié par son ordre d'apparition et sa localisation dans le système ramifié auquel il se rattache : l'axe issu

de la graine (tronc, radicule) est appelé A1, ses formations latérales (branches ou racines d'exploration) sont appelées A2, leurs formations latérales (rameaux ou racines plus grêles) sont appelées A3, etc. Les réitérats sont définis par la structure qu'ils reproduisent et la génération qu'ils représentent (fig. 4) : un réitérat répétant l'architecture du tronc est appelé A1' et peut donner naissance à des générations successives de réitérats, A1'', A1''', etc.; un réitérat reproduisant une branche, A2, est selon sa génération appelé A2', A2'', A2''', etc.

Chaque axe fait l'objet d'une analyse détaillée au cours de laquelle un petit nombre de paramètres morphologiques concernant son orientation de croissance, la disposition de ses ébauches et de ses formations latérales ou des cicatrices laissées par ces dernières sont prises en compte. Dans l'appareil caulinaire (fig. 2), les différentes combinaisons possibles de ces paramètres (Barthelemy et al. 1991) reflètent la diversité des modalités de croissance (définie ou indéfinie, continue ou rythmique), de ramification (monopodiale ou sympodiale, continue, diffuse ou rythmique, sylleptique ou proleptique) et de différenciation (orthotrope ou plagiotrope) des tiges du système. L'extension de l'étude à une série d'individus d'âge et de développement croissants permet d'en vérifier la validité tout au long de l'ontogenèse. Parallèlement, l'identification de marqueurs macroanatomiques accompagnant ces figures morphologiques permet de poursuivre l'analyse lorsque les formations latérales ou les cicatrices qu'elles laissent disparaissent au cours de l'épaississement secondaire des axes. Des coupes longitudinales dans la moelle fournissent des renseignements sur l'activité du méristème, la croissance et la ramification de l'axe.

Dans l'appareil racinaire, en raison de l'absence de tels paramètres directement utilisables (feuille, cicatrice foliaire et, le plus souvent, moelle), nous avons recherché d'autres caractères ou associations (fig. 6) de caractères traduisant : (i) l'allongement des racines (orientation verticale, horizontale, oblique; longueur; trajectoire rectiligne, sinuose en ligne brisée; longueur, volume et forme du méristème); (ii) leur épaississement (diamètre; absence ou présence de formations secondaires observables à l'oeil nu; forme cylindrique ou conique; tension ou rigidité de l'axe); (iii) leur ramification (absence ou présence de formations latérales sur la racine; distribution régulière ou irrégulière de ces dernières le long de la racine; disposition dans l'espace; angle formé à la jonction racine - formation latérale; symétrie de l'ensemble racines - formations latérales; absence ou présence de nécroses, cicatrices, rides ou chicots d'axes).

Les combinaisons de ces caractères nous ont permis de déduire, à la suite d'observations répétées à différents stades successifs de l'ontogenèse, le fonctionnement des racines.

Croissance

Bien qu'elle ait été observée en rhizotrons (Wilcox 1968), la croissance rythmique des racines reposant sur l'alternance régulière de périodes de repos et de périodes d'allongement ne laisse aucune trace morphologique sur la racine. Nous n'avons donc pu prendre en compte ce paramètre dans notre étude.

Nous considérons qu'une racine a une croissance définie lorsqu'à partir d'un stade donné de son ontogenèse, elle ne montre aucun accroissement ultérieur en longueur, degré de ramification et diamètre chez les individus plus développés. Elle a atteint sa structure et son développement maximal. Si elle poursuit son allongement sans modifier qualitativement sa structure, elle a atteint son développement maximal et a une croissance indéfinie. Si l'ensemble de ces paramètres (allongement, ramification) évolue, la racine, en voie de développement et de différenciation, n'a pas révélé sa structure définitive. Des observations supplémentaires sont nécessaires.

Ramification

La ramification sympodiale confère souvent aux racines un aspect en ligne brisée. Cette morphologie est le résultat de la succession régulière d'axes à croissance définie (articles ou modules) dérivant les uns des autres par ramification latérale, se plaçant dans le prolongement les uns des autres pour participer chacun à la construction d'une seule et unique racine. Au niveau de ces angles, la macro-anatomie révèle l'arrêt d'activité et la nécrose de l'apex de chaque module. Sa partie terminale forme un chicot et sa partie subterminale porte le relais, l'ensemble étant éventuellement englobé dans les formations secondaires. Lorsque ce type de ramification apparaît de façon aléatoire sur la racine quelle que soit sa structure, la mort du méristème est le fruit d'un agent externe éventuellement traumatique. La ramification est alors monopodiale et la construction de l'organe peut être considérée comme le résultat de l'activité d'un seul méristème, en l'absence de traumatisme.

La ramification rythmique primaire au niveau des arrêts de croissance des racines de pins (Wilcox 1968) a déjà pu être observée grâce au minirhizotron. Cependant, la ramification des racines est le plus souvent fondamentalement diffuse. Les sites de ramification sont généralement irrégulièrement distribués sur la racine et, par la suite, les formations latérales initiées entrent en croissance ou demeurent dormantes de façon également aléatoire (Riopel 1966; Mallory et al. 1970; Atger 1992). Néanmoins, lorsqu'une partie des formations latérales s'élaguait et que celles qui étaient épargnées se retrouvaient régulièrement groupées aux extrémités ou au milieu des modules, nous avons considéré que la ramification était secondairement rythmique.

L'accroissement régulier de la complexité structurale des formations latérales, avec leur distance à l'apex de l'axe porteur, l'angle ouvert que ces deux types d'axes forment entre eux, la similitude des diamètres, du degré de ramification et de la texture ainsi que la couleur de l'écorce de chaque formation latérale avec la portion d'axe qui la porte montrent que les formations latérales commencent à s'allonger dès leur initiation à l'extrémité de l'axe porteur et que la ramification est immédiate (sylleptique).

Un décalage important entre la complexité structurale et la morphologie de l'axe porteur et de ses formations latérales ainsi qu'un angle de ramification fermé traduisent soit une différenciation importante de l'axe porté par rapport à l'axe porteur soit un décalage chronologique de leur développement et une ramification proleptique. Dans ce dernier cas, une coupe macroanatomique au niveau de la zone d'insertion des formations latérales sur l'axe porteur démontre un décalage chronologique entre l'allongement et l'épaississement des formations latérales et de la portion d'axe qui les portent, cette dernière ayant formé du bois avant le début de l'épaississement des formations latérales.

Différenciation

L'axe est orthotrope lorsque son orientation de croissance demeure verticale et, en particulier, est rétablie à la suite d'une déviation. Lorsque l'orientation de croissance horizontale est oblique est rétablie à la suite d'une déviation, l'axe est alors plagiotrope. Il est souvent impossible de tester, au cours d'une analyse architecturale, la réponse

des axes végétaux à la gravité. Néanmoins, un syndrome de caractères morphologiques accompagne ces deux comportements morphogénétiques (Edelin 1977), permettant de déduire l'état de différenciation des axes au terme de leur ontogenèse. Outre le maintien d'une direction de croissance verticale, l'état orthotrope est souvent associé à une symétrie radiale, une disposition des formations latérales dans toutes les directions du plan. L'état plagiotrope est, lui, souvent associé à une dorsiventralité des axes éventuellement renforcée d'une symétrie bilatérale, une disposition des formations latérales dans le plan horizontal. Le passage de l'état orthotrope à l'état plagiotrope traduit la différenciation progressive du système ramifié, le passage inverse révèle sa dédifférenciation et la réitération par métamorphose (Edelin 1990).

Cette terminologie et ces concepts ont été mis au point sur la partie caulinare des arbres. Ils ne sont donc peut-être pas directement applicables à l'étude de la partie racinaire, en particulier parce que l'initiation des tiges et des racines est différente. Cependant, les convergences de modalités de développement des appareils aériens et souterrains (croissance apicale, ramification latérale et différenciation des axes) nous ont paru suffisantes pour justifier l'utilisation de cette méthode d'analyse. Celle-ci a d'ailleurs déjà été testée avec succès chez d'autres groupes taxonomiques parfois très éloignés des végétaux tels que les coraux (Dauget 1986). C'est pourquoi, dans le texte qui suit, nous faisons appel à des termes tels que syllepsie-prolepsie ou sympode-monopode, dont l'usage peut paraître discutable pour des racines. Mais c'est justement en utilisant ces concepts que nous pourrions les tester, les préciser et éventuellement les améliorer dans le contexte des appareils souterrains.

Traduction graphique des données

L'illustration graphique constitue une part essentielle de l'analyse architecturale et de la restitution des résultats. Les résultats obtenus sur chaque individu sont compilés sous la forme de plusieurs dessins et schémas. Les axes verticaux sont représentés de profil avec l'insertion de leurs formations latérales horizontales. Les axes horizontaux sont représentés en projection plane, un cercle figurant la localisation et le diamètre de leurs formations latérales verticales. Des dessins de détails des cicatrices, rides, zones de relais ou coupes macroanatomiques complètent les vues d'ensemble de chaque axe ou système ramifié. Ces dessins sont synthétisés sous la forme de schémas récapitulant la position et les propriétés morphologiques et morphogénétiques des différents types d'axes rencontrés dans chaque système ramifié. Un schéma général comprenant une vue de profil du système et une projection plane de ses racines horizontales récapitule l'organisation de chaque individu. Une fois convertis à la même échelle, ces schémas illustrent le développement et la succession des formes de la plante au cours de son ontogenèse et permettent de déduire les lois de son développement.

Résultats

L'étude architecturale détaillée de l'*A. dolichocarpa* illustrera les principes d'organisation et de développement des appareils caulinare et racinaire. Un résumé de l'organisation et du développement du *C. obtusa* et du *P. hybrida* permettra de comparer les architectures de ces trois espèces et de mettre en évidence leurs points communs et particularités.

Architecture de l'*Anaxagorea dolichocarpa* (fig. 7)

Développement caulinare

Le développement de l'appareil caulinare de cette espèce a été étudié par Barthelemy (1988). Son architecture est conforme au modèle de Troll.

La plantule est formée d'un axe unique (A1), plagiotrope, à phyllotaxie distique, qui se redresse progressivement dans sa région sous-apicale à mesure qu'il s'allonge. Cet axe a une croissance rythmique (fig. 7a₁).

Le jeune plant est ramifié. Au niveau des limites de ses unités de croissance successives, l'axe A1 a une ramification

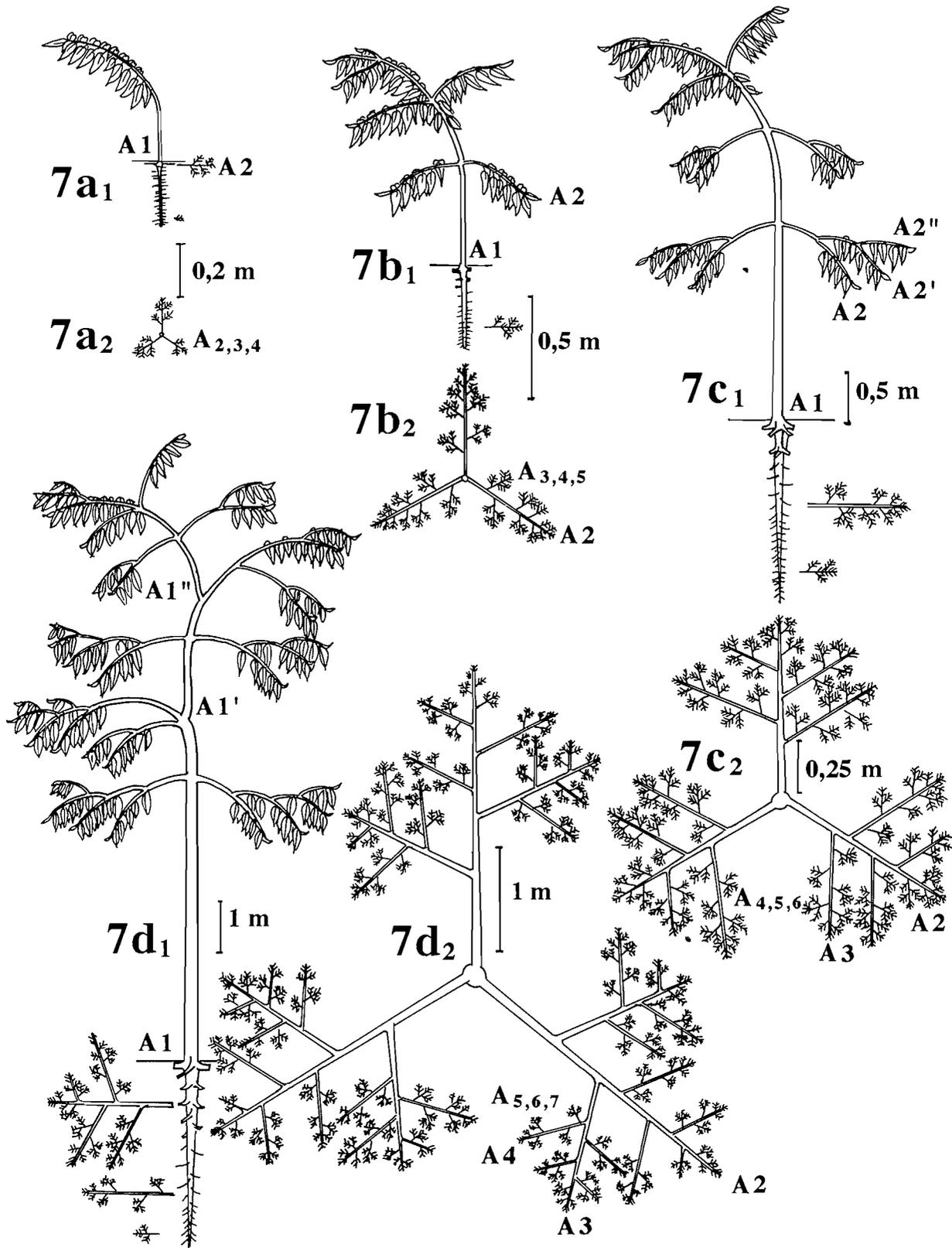


FIG. 7. Architecture de l'*Anaxagorea dolichocarpa*. Profils de la plantule (7a₁), du jeune plant (7b₁), du jeune arbre (7c₁) et de l'arbre adulte (7d₁) et projections planes respectives de leurs principales racines horizontales (7a₂-7d₂).

immédiate. Il émet des rameaux latéraux (A2), monopodiaux plagiotropes distiques. La croissance de ces rameaux est rythmique définie. Ceux-ci s'élaguent parallèlement au redressement du tronc (fig. 7b₁).

Le jeune arbre présente trois catégories d'axes différents. Le tronc monopodial plagiotrope, à redressement secondaire, porte des étages de branches. Ces branches plagiotropes distiques, sans redressement, ont une croissance et une ramifica-

TABLEAU 1. Caractères morphologiques, modalités de croissance, ramification, différenciation et agencement des différentes catégories racinaires de l'*Anaxagorea dolichocarpa*

	A ₁	A ₂	A ₃	A ₄	A ₅	A ₆	A ₇
Texture	Li	Li	Li	Li	NLi	NLi	NLi
Différenciation	Or	Pl	Pl	Pl	Pl	Pl	Pl
Forme	CoPi	Co	CyCor	CyGr	Cy	Cy	Cy
Diamètre (cm)	15	2	1	0,5	0,2	0,2	0,2
Croissance	Ind	Ind	Ind	Déf	Déf	Déf	Déf
L (m)	≤2	≥3	≤1	≤0,5	≤0,1	≤0,05	≤0,005
Ramification	DSyM	DSyM	DSyM	DSyM	DSyM	DSyM	
Symétrie	Ra	Bi	Bi	Bi	Bi	Bi	
Durée	Pé	Pé	Élt	Émt	Éct	Éct	Éct

NOTA : Bi, bilatérale; Co, conique; Cor, en corde; Cy, cylindrique; D, diffuse; Déf, définie; Éct, s'élague à court terme; Élt, s'élague à long terme; Émt, s'élague à moyen terme; Gr, grêle; Ind, indéfinie; L, longueur finale; Li, ligneuse; M, monopodiale; NLi, non ligneuse; Or, orthotrope; Pé, pérenne; Pl, pivotante; Pl, plagiotrope; Ra, radiale; Sy, sylleptique.

tion rythmiques. Les rameaux latéraux, A₃, sont situés à la limite des unités de croissance des A₂ et ont un développement immédiat. Leur croissance est définie à court terme. Ils portent les appareils reproducteurs. Ces trois catégories d'organes et leur disposition relative définissent l'architecture caulinaire fondamentale de cette espèce (fig. 7c₁).

Chez l'arbre adulte, le tronc perd son aptitude à se redresser secondairement. Une des branches située dans la portion la plus courbée du tronc se redresse, se différencie et se substitue à l'axe primaire, générant ainsi un réitérat total sylleptique, A₁'. La cime de l'arbre adulte se construit par empilement de réitérats totaux de moins en moins redressés selon leur ordre d'apparition chez l'individu (fig. 7d₁).

Architecture de l'appareil racinaire

Stade 1 — La racine primaire de la plantule a une forme pivotante, conique (fig. 7a₁). Elle porte des racines latérales horizontales, A₂, distantes de quelques millimètres les unes des autres. Ces A₂ dépourvus de formations secondaires s'étendent sur ~15 cm de longueur (fig. 7a₂). Leur ramification donne naissance à deux rangées de radicelles courtes, A₃, portant latéralement de petits apex, A₄, de quelques millimètres de longueur. L'ensemble des axes A₂, A₃ et A₄ forme des systèmes ramifiés non ligneux totalement plagiotropes, s'étalant en éventail dans la litière.

Stade 2 — Alors que la portion terminale du pivot du jeune plant multiplie ces ensembles ramifiés non ligneux (A₂, A₃ et A₄), une partie d'entre eux a disparu de la région du collet (fig. 7b₁). Dans la portion la plus ancienne et la plus superficielle du pivot, un petit nombre des A₂ se sont maintenus. Ils sont cylindriques, ligneux, grêles et distants de 5 à 10 mm les uns des autres (fig. 7b₂). Ils couvrent un rayon de ~50 cm à partir de l'axe initiateur. De part et d'autre de ces A₂, deux rangées d'ensembles ramifiés non ligneux (A₃, A₄ et A₅), comparables à ceux présents à l'extrémité du pivot, s'étendent à l'horizontale dans la litière.

Stade 3 — Le système racinaire du jeune arbre a une forme pyramidale (fig. 7c₁). De sa région médiane à sa portion terminale, le pivot a une structure conforme à celle du jeune plant. À proximité du collet, ses racines latérales, A₂, sont

alors distantes de 1 à 2 cm les unes des autres. Elles s'étendent en surface sur ~1 m de long (fig. 7c₂). Leur ramification est très dense juste en-dessous de l'apex; elle donne naissance à deux rangées d'ensembles ramifiés non ligneux (A₃, A₄ et A₅). Elle est plus éparsée à ~20 cm de leur apex. Dans cette zone, les A₃ les plus anciens s'étendent à l'horizontale sur ~50 cm. Ils sont cylindriques, ligneux, grêles et portent deux rangées denses d'ensembles horizontaux non ligneux ramifiés en éventail dans la litière (A₄, A₅ et A₆).

Stade 4 — Chez l'arbre adulte, la région basale du pivot ne porte plus que trois à quatre des racines latérales, A₂, mises en place chez la plantule (fig. 7d₁). Celles-ci sont regroupées en un pseudoverticille et s'étendent sur ~2 m de rayon (fig. 7d₂). Légèrement coniques, elles sont dépourvues de formations latérales sur leurs premiers 20 cm. Au-delà de cette zone, elles portent deux rangées de racines A₃ de plus en plus densément réparties vers l'apex. Dans la région médiane des A₂, les A₃ les plus anciens s'étendent sur ~1 m de longueur. Ils portent des axes ligneux grêles, A₄, de ~50 cm de longueur. Ces A₄ portent deux génératrices d'ensembles ramifiés non ligneux, A₅, A₆ et A₇, s'étalant en éventail dans la litière. La portion terminale des A₃ et des A₂ porte également de tels ensembles ramifiés non ligneux. En dessous du pseudoverticille d'A₂, le pivot a une structure comparable à celle du jeune arbre.

Développement racinaire

La racine primaire, orthotrope, a une croissance monopodiale indéfinie et une ramification diffuse. Elle initie, dès les premières étapes de sa croissance, un grand nombre d'ensembles ramifiés non ligneux horizontaux (A₂, A₃ et A₄). La majorité d'entre eux s'élague progressivement au cours de la différenciation du système. Seuls, trois à quatre de ces A₂, initiés précocement dans la région basale du pivot de la plantule, constitueront ultérieurement les racines charpentières pérennes horizontales de l'arbre adulte. Au cours de leur allongement et de leur épaississement, ces A₂ se transforment. Ils produisent, en position de plus en plus périphérique, différents types de formations latérales plagiotropes à ramification monopodiale diffuse. Le degré de croissance et de ramification que ces A₃

FIG. 8. Architecture du *Cecropia obtusa*. Profils de la plantule à la germination (8a₁), de la plantule à 6 mois (8b₁) de l'individu de 1 an (8c₁), du jeune plant (8d₁), du jeune arbre (8e₁) et de l'arbre adulte (8f₁) et projections planes respectives de leurs principales racines horizontales (8a₂–8f₂); détail d'un ensemble ramifié, A₃, A₄ et chevelus (8f₃). La floraison est représentée par des points noirs. Les racines à développement tardif sont représentées en noir. Des cercles figurent la localisation des racines latérales orthotropes. Les flèches soulignent la localisation des fourches et de la réitération partielle.

peuvent atteindre augmente régulièrement avec leur ordre d'apparition sur l'A2 en croissance. Les premiers forment des ensembles ramifiés non ligneux (A3, A4 et A5) s'élaguant à très court terme. Les suivants ne disparaissent que plus tardivement, après s'être légèrement épaissis et avoir développé des ensembles latéraux ramifiés (A4, A5 et A6), non ligneux, caducs à très court terme. Seuls les suivants, initiés plus tardivement en position périphérique, poursuivent leur croissance en longueur et en diamètre. Ils s'étendent sur 1 m de longueur. Leur forme rappelle celle d'une corde. Leurs formations latérales, A4, devenant ligneuses, grêles, donnent naissance à deux rangées d'ensembles ramifiés non ligneux (A5, A6 et A7) caducs à très court terme.

Le tableau 1 récapitule les propriétés morphologiques et morphogénétiques ainsi que l'agencement des différentes catégories de racines de cette espèce.

Seul un petit nombre des formations latérales initiées par l'axe primaire ont la possibilité de se développer au cours de l'ontogénèse du système. Cette transformation les conduit à exprimer successivement les propriétés morphologiques, morphogénétiques et fonctionnelles des différentes catégories racinaires auxquelles elles donneront naissance : ces A2 forment initialement des ensembles ramifiés non ligneux sur le pivot de la plantule (stade 1). Ils deviennent par la suite ligneux et grêles (stade 2). Une partie de ces axes ligneux et grêles poursuivra sa croissance et prendra alors une forme en corde (stade 3). Trois à quatre de ces mêmes axes révéleront, au terme de la différenciation du système, la structure et les propriétés morphogénétiques et fonctionnelles des racines coniques pérennes formant avec le pivot la charpente du système racinaire (stade 4). Cette séquence de transformation des A2 les conduit à exprimer une série de morphologies racinaires nouvelles, et l'apparition de chacune d'entre elles marque une étape du développement.

Les premières formations latérales, A2, ramifiées et non ligneuses constituent les organes absorbants, ou chevelu de la plantule. Ils sont directement mis en place par l'axe primaire. Au cours de la première étape du développement, ce même type d'organes se différencie en position latérale (A3) sur les A2 devenus ligneux et grêles chez le jeune plant. À l'étape suivante, les racines ligneuses et grêles (A2) se transforment en racines plus longues en forme de corde. Elles développent latéralement des racines ligneuses et grêles (A3). Le chevelu (A4, A5 et A6) apparaît alors sur ces racines grêles. À chaque étape du développement, un nouveau type d'organe se différencie entre l'axe primaire et le système latéral déjà en place. Corrélativement un nouvel ordre de ramification apparaît et repousse le chevelu à la périphérie du système.

Architecture du Cecropia obtusa (fig. 8)

Développement caulinaire

L'architecture de l'appareil caulinaire de cette espèce a été étudiée par D. Barthelemy et C. Edelin (données non publiées) puis Lauri (1988). Son architecture se conforme au modèle de Rauh.

La plantule est formée d'un axe unique (A1) orthotrope à croissance rythmique et à phyllotaxie spiralee. Ses feuilles, entières et légèrement lancéolées, sont petites et séparées par des entrenœuds très courts (fig. 8a₁).

Chez le jeune plant, la taille du limbe des feuilles augmente régulièrement alors que celui-ci se découpe progressivement jusqu'à devenir profondément lobé. Parallèlement, le diamètre primaire de l'axe et la longueur de ses entrenœuds s'accroissent (fig. 8b₁, 8c₁ et 8d₁).

Lorsqu'il atteint ~ 10 m de hauteur, le tronc du jeune arbre met en place des étages de branches ramifiées (fig. 8e₁). Il est alors constitué de trois catégories d'axes : Le tronc orthotrope a une ramification monopodiale rythmique immédiate. Ses branches, A2, sont orthotropes, à phyllotaxie spiralee. Elles ont une croissance et une ramification monopodiale rythmiques. Elles développent des rameaux, A3, orthotropes à croissance rythmique et à phyllotaxie spiralee. Ces rameaux ont des entrenœuds très courts et portent latéralement les organes reproducteurs.

Chez l'arbre adulte, la floraison s'installe progressivement sur ces trois catégories d'axes alors que la taille de leurs feuilles et de leurs entrenœuds diminuent jusqu'à la mort de l'arbre (fig. 8f₁).

Développement racinaire

La racine primaire, orthotrope, a une ramification monopodiale diffuse immédiate (fig. 8a₁). Sa croissance est définie; elle cesse de s'allonger lorsqu'elle atteint 60 cm de longueur (fig. 8c₁). Elle a alors initié deux types de formations latérales ramifiées non ligneuses : dans la région du collet, un premier groupe contient les ébauches des racines formant la charpente horizontale du système latéral (fig. 8c₂). De la région médiane jusqu'à la portion terminale du pivot, un deuxième groupe de racines orthotrope reproduit, avec un léger décalage chronologique, l'architecture de l'axe primaire.

Les racines horizontales A2 (fig. 8c₂) ont une croissance indéfinie et une ramification monopodiale diffuse. Elles donnent naissance à trois rangées de formations latérales. La première rangée est constituée d'axes pivotants insérés à la face inférieure et sur le premier mètre de ces A2. Le développement de ces racines verticales est comparable à celui des réitérats totaux naissant sur l'axe primaire. L'ensemble génère, dans la région centrale du système racinaire, une couronne de pivots. Les deux autres rangées sont disposées de part et d'autre des A2. Ce sont des racines horizontales à ramification diffuse immédiate. Les premières formées constituent des ensembles ramifiés non ligneux (A3, A4 et A5) qui s'élaguent à très court terme (fig. 8b₂). Les suivantes, initiées en position plus périphérique, sont plus longues et s'élaguent plus tardivement. Elles deviennent ligneuses, grêles et portent latéralement un chevelu racinaire, (A4, A5 et A6) caduc à court terme (fig. 8c₂). Les A3 les plus périphériques et les plus tardifs sont les plus volumineux du système (fig. 8d₂). Ils prennent une forme en corde et se disposent souvent de façon subopposée sur l'axe porteur. Leurs formations latérales (A4) sont ligneuses et grêles. Elles ont une ramification diffuse et donnent naissance à un chevelu racinaire (A5, A6 et A7) caduc à court terme. Le tableau 2 récapitule les caractéristiques morphologiques, les modalités de croissance, de différenciation et d'agencement des différentes classes racinaires du *C. obtusa*.

Parmi les derniers A3 initiés, les plus périphériques et les plus développés, un petit nombre poursuivent leur allongement (fig. 8e₂). Leur degré de ramification augmente et leur forme devient conique. Leur architecture devient progressivement conforme à celle de l'axe porteur. Ils répètent l'intégralité de la séquence de différenciation, réitérant ainsi la structure des A2. Ils forment une fourche avec l'axe porteur. Une fois apparu, ce processus se répète à la périphérie du système (fig. 8f₂) et donne naissance à un nombre croissant de fourches.

Chez cette espèce, la réitération totale s'exprime précocement, alors que le système ramifié est encore en voie de différenciation (fig. 8c₁ et 8d₁). Les premiers A3 mis en place par le verticille de racines charpentières horizontales ainsi que les

TABLEAU 2. Caractères morphologiques, modalités de croissance, ramification, différenciation et agencement des différentes catégories racinaires du *Cecropia obtusa*

	A ₁	A ₂	A ₃	A ₄	A ₅	A ₆	A ₇
Texture	Li	Li	Li	Li	NLi	NLi	NLi
Différenciation	Or	Pl	Pl	Pl	Pl	Pl	Pl
Forme	CoPi	Co	CyCor	CyGr	Cy	Cy	Cy
Diamètre (cm)	20	10	3	1	0,2	0,2	0,2
Croissance	Déf	Ind	Ind	Déf	Déf	Déf	Déf
L (m)	≤0,6	≥10	±3	≤1	≤0,2	≤0,05	≤0,005
Ramification	DSyM	DSyM	DSyM	DSyM	DSyM	DSyM	
Symétrie	Ra	Ra-Bi	Bi	Bi	Bi	Bi	
Durée	Pé	Pé	Élt	Émt	Éct	Éct*	Éct
Formation de fourches	+	+	+	+	-	-	-

NOTA : Bi, bilatérale; Co, conique; Cor, en corde; Cy, cylindrique; D, diffuse; Déf, définie; Éct, s'élague à court terme; Élt, s'élague à long terme; Émt, s'élague à moyen terme; Gr, grêle; Ind, indéfinie; L, longueur finale; Li, ligneuse; M, monopodiale; NLi, non ligneuse; Or, orthotrope; Pé, pérenne; Pi, pivotante; Pl, plagiotrope; Ra, radiale; Sy, sylleptique; +, présence du caractère; -, absence du caractère.

A₂ initiés en profondeur par le pivot reproduisent, avec un certain retard, la séquence de développement de l'axe primaire. Lorsque les racines charpentières horizontales forment leurs premières fourches, les premiers noeuds de la tige donnent naissance à un système racinaire adventif (fig. 8e₁). Cette production racinaire tardive s'étend par la suite jusqu'à ~1,5 m au-dessus du collet (fig. 8f₁). Les racines adventives les plus proches du sol donnent naissance à des axes plagiotropes A_{2'} formant de nombreuses fourches très rapprochées A_{2''} et A_{2'''}. Les racines adventives suivantes forment un cône de racines échasses constituant une deuxième couronne de pivots surnuméraires, A_{1'}, autour du tronc.

Architecture du *Platanus hybrida* (fig. 9)

Développement caulinaire

L'appareil caulinaire du *Platanus hybrida* a été étudié par Caraglio et Edelin (1990). La différenciation de l'appareil caulinaire de cette espèce est extrêmement rapide. Dès la sixième année suivant la germination (fig. 9d), l'arbre a mis en place cinq catégories d'axes. Il est constitué d'un tronc orthotrope (fig. 9d₁) portant des étages de branches ramifiées plagiotropes conformément au modèle de Massart. Il en constitue une variante sympodiale, car l'ensemble de ces axes sont constitués d'une succession linéaire de modules. Chaque module est long d'une unité de croissance et a une ramification acrotone.

Les modules orthotropes du tronc ont une phyllotaxie distique à leur base, spiralée dans leur région distale. Les modules des branches (fig. 9d₃), longs d'une quinzaine d'entre-noeuds, sont distiques à leur base spirodistique à spiralée à leur extrémité distale. Ils développent des rameaux plagiotropes, A₃, à croissance définie, s'élaguant à moyen terme. Ces rameaux sont constitués de modules d'une dizaine de noeuds. Ils portent des ensembles ramifiés de taille réduite, florifères, A₄ et A₅, s'élaguant à court terme. La réitération partielle apparaît alors sur les branches les plus basses (fig. 9e₁). Au niveau du troisième module de ces A₂, la ramification sympodiale ne donne plus naissance à un seul relais, mais à deux relais équivalents générant une fourche. Ce processus gagne les branches supérieures et finit par toucher l'axe primaire lui-même. Le tronc se résout alors en deux réitérats totaux formant les premières branches maîtresses de l'arbre (fig. 9e₁). Chacune de ces branches maîtresses, A_{1'}, donne à son tour naissance à plusieurs générations de réitérats totaux (A_{1''}, A_{1'''}, etc.). La couronne se construit par empilement de réitérats totaux formant des séries successives de fourches (fig. 9f₁). Les

branches maîtresses les plus basses et les plus anciennes finissent par s'affaisser. Des réitérats totaux proleptiques naissent alors à leur face supérieure. La couronne se couvre progressivement d'une multitude de petits rejets, A_{1'}, à développement retardé marquant la fin de la vie de l'arbre.

Développement racinaire

Le système racinaire de cette espèce est entièrement sympodiale. Chaque racine est constituée d'une succession linéaire de modules. Chaque module a une ramification immédiate diffuse devenant secondairement rythmique : après un élagage naturel précoce, seules les formations latérales localisées à l'extrémité distale des modules poursuivent leur développement et leur différenciation.

L'axe primaire pivotant a une croissance indéfinie. Les formations latérales initiées à l'extrémité de ses premiers modules sont horizontales; les suivantes, initiées plus en profondeur, sont verticales (fig. 9a₁ et 9b₁).

Les premières racines A₂, horizontales, ont une croissance indéfinie. L'extrémité de leurs modules donne naissance à trois rangées de formations latérales, A₃ (fig. 9c₂). Les premiers A₃, verticaux, ne naissent que sur le premier mètre des A₂. Ils sont insérés à la face inférieure de ces axes, à l'extrémité de chacun de leurs premiers modules. Les A₃ suivants sont horizontaux. Les uns forment le relais à l'extrémité de chacun des modules des A₂ en prolongeant leur croissance. Les autres A₃, également horizontaux, forment deux rangées de racines latérales disposées perpendiculairement de part et d'autre de l'axe porteur sur toute sa longueur.

La complexité structurale des A₃ horizontaux augmente avec leur ordre d'apparition sur l'A₂. Les premiers initiés par les premiers modules dans la région basale de l'axe porteur ont une croissance définie. Ils constituent des ensembles ramifiés non ligneux (A₃, A₄ et A₅) s'élaguant à très court terme (fig. 9b₂). Les suivants, naissant plus tardivement, deviennent ligneux et grêles (fig. 9c₂). Chacun de leur module développe, à son extrémité, des chevelus non ligneux (A₄, A₅ et A₆). Les plus ultimes deviennent plus longs, plus volumineux, et ont une forme cylindrique (fig. 9d₂). Ils émettent, à l'extrémité de chacun de leurs modules, deux rangées de racines ligneuses grêles (A₄) qui portent un chevelu (A₅, A₆ et A₇) caduc à court terme.

Le tableau 3 récapitule les caractères morphologiques et morphogénétiques spécifiques de ces différentes catégories d'organes et leur agencement dans le système ramifié.

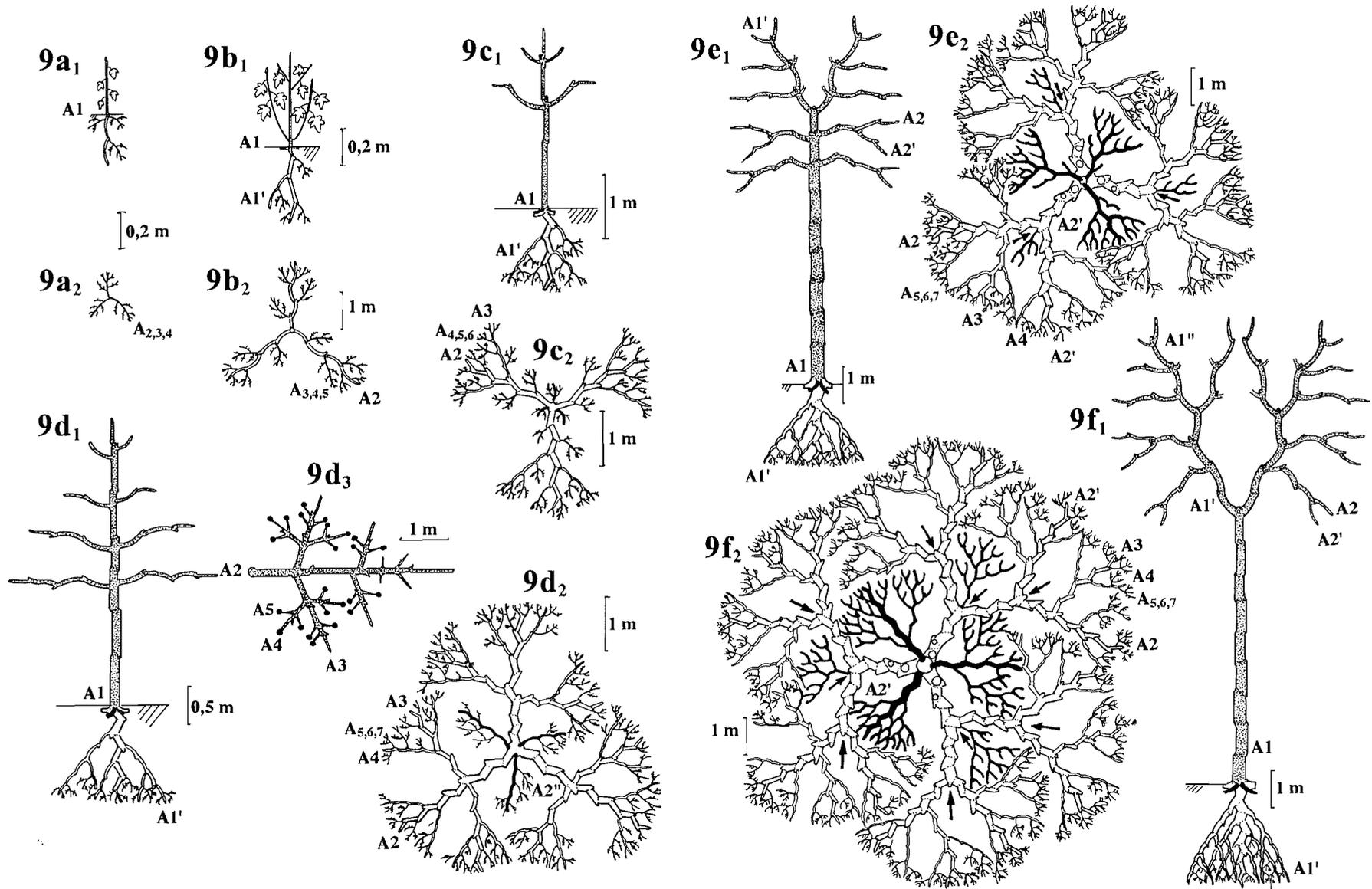


FIG. 9. Architecture du *Platanus hybrida*. Profils de la plantule à la germination (9a₁), de l'individu de 2 ans (9b₁), de l'individu de 4 ans (9c₁), du jeune plant de 7 ans (9d₁), du jeune arbre (9e₁) et de l'arbre adulte (9f₁) et projections planes respectives de leurs principales racines horizontales (9a₂–9f₂); projection plane d'une branche (9d₃). La floraison est représentée par des points noirs. Les racines à développement tardifs sont représentées en noir. Des cercles figurent la localisation des racines latérales orthotropes. Les flèches soulignent la localisation des fourches et de la réitération partielle.

TABLEAU 3. Caractères morphologiques, modalités de croissance, ramification, différenciation et agencement des différentes catégories racinaires du *Platanus hybrida*

	A ₁	A ₂	A ₃	A ₄	A ₅	A ₆	A ₇
Texture	Li	Li	Li	Li	NLi	NLi	NLi
Différenciation	Or	Pl	Pl	Pl	Pl	Pl	Pl
Forme	CoPi	Co	CyCor	CyGr	Cy	Cy	Cy
Diamètre (cm)	20	10	3	1	0,2	0,2	0,2
Croissance	Ind	Ind	Ind	Déf	Déf	Déf	Déf
L (m)	≥2	≥7	±3	≤1	≤0,2	≤0,05	≤0,005
Ramification	D-RySySm	D-RySyPrSm	D-RySyPrSm	D-RySyPrSm	DSySm	DSyM	
Symétrie	Ra	Ra-Bi	Bi	Bi	Bi	Bi	
Durée	Pé	Pé	Élt	Émt	Éct	Éct	Éct
Formation de fourches	+	+	+	+	-	-	-

NOTA : Bi, bilatérale; Co, conique; Cor, en corde; Cy, cylindrique; D, diffuse; Déf, définie; Éct, s'élague à court terme; Élt, s'élague à long terme; Émt, s'élague à moyen terme; Gr, grêle; Ind, indéfinie; L, longueur finale; Li, ligneuse; M, monopodiale; NLi, non ligneuse; Or, orthotrope; Pé, pérenne; Pl, plagiotrope; Pr proleptique; Ra, radiale; Ry, rythmique; Sm, sympodiale; Sy, sylleptique; +, présence du caractère; -, absence du caractère.

Lorsque ces différentes catégories d'organes sont différenciées dans le système, un petit nombre d'A₃ horizontaux, parmi les plus périphériques, poursuivent leur développement (fig. 9e₂). Leur degré de ramification augmente progressivement, leur forme devient conique et ils acquièrent progressivement une architecture semblable à celle des axes A₂ dont ils dérivent. La racine charpentière, A₂, se résout ainsi à sa périphérie en une fourche constituée de deux relais équivalents. Le processus continue de sorte qu'à terme, les grandes racines horizontales de l'arbre sont de vastes systèmes divariqués dont chaque élément est un réitérat partiel.

La réitération totale intervient précocement alors que le système ramifié est en voie de différenciation. La racine primaire, ses formations latérales orthotropes et celles situées à la base des racines horizontales se résolvent en un ensemble de fourches (fig. 9c₁, 9d₁ et 9e₁). Chacune de ces racines donne naissance à une série d'axes ligneux, grêles, verticaux de faible diamètre, portant un abondant chevelu. Dès leur initiation, les racines orthotropes localisées sur le pivot et sur ses formations latérales horizontales reproduisent la séquence de différenciation qu'exprime alors la racine primaire.

Par la suite, alors que la réitération partielle affecte les racines horizontales A₂, un système racinaire adventif naît de la région du collet (fig. 9e₂). Les premières racines adventives reproduisent l'architecture des racines horizontales, A₂. Cette réitération proleptique ne s'étend pas plus haut sur le tronc, mais couvre progressivement, en surface, les racines horizontales du pivot (fig. 9e₂ et 9f₂). Chaque réitérat proleptique ainsi formé reproduit l'architecture de la portion de système ramifié qui lui donne naissance. Plusieurs générations de réitérats dérivent les unes des autres par ramification.

Au centre du système, des pivots surnuméraires A₁' de plus en plus volumineux et ramifiés naissent de la région basale des A₂'. Ces pivots surnuméraires s'anastomosent aux racines qu'ils rencontrent sur leur passage. L'ensemble des réitérats A₁' et A₂' forment un deuxième système racinaire se superposant au premier et recolonisant sa région centrale. Chez l'arbre ayant développé ses branches maîtresses, le système racinaire forme, dans les premiers mètres autour de la racine primaire, un véritable socle à l'intérieur duquel chaque axe s'anastomose à ses voisins. La périphérie de cette structure régénère sans cesse une couronne de racines caduques et de chevelus.

Discussion

L'analyse architecturale que nous venons de présenter apporte des informations nouvelles sur la structure et l'ontogenèse des systèmes racinaires et sur le développement comparé des appareils aérien et souterrain.

Architecture racinaire

Quatre points ressortent de ce travail :

(i) L'existence de catégories d'organes racinaires

Chez les trois espèces étudiées, le système racinaire est constitué de différentes sortes de racines, dont les caractéristiques morphologiques et fonctionnelles sont résumées aux tableaux 1, 2 et 3. Dans chaque cas, nous avons rencontré sept catégories de racines seulement, et s'il est vraisemblable que ce chiffre peut varier selon les espèces, il est dès à présent intéressant de constater qu'il est étonnamment faible en regard du nombre effectif de racines qui constituent l'appareil souterrain d'un arbre, surtout lorsque celui-ci atteint l'état adulte. Dans le système racinaire parvenu à maturité, chaque catégorie de racine possède une place particulière que l'on peut définir par son ordre de ramification. Ainsi, chez l'*A. dolichocarpa*, toutes les racines ligneuses à croissance définie sont des axes d'ordre 4. De la même façon, toutes les racines d'ordre 3 chez le *P. hybrida* sont des axes sympodiaux à croissance indéfinie.

Le système racinaire apparaît alors comme un ensemble homogène de racines différenciées et hiérarchisées. Il constitue une unité morphologique et fonctionnelle dont l'organisation est similaire à celle que nous avons déjà décrite pour l'appareil caulinaire (Edelin 1977). On constate que cette unité architecturale est variable d'une espèce à l'autre, puisque chaque catégorie racinaire varie selon les taxons. Cependant, on retrouve, d'une espèce à l'autre, une organisation générale identique. L'axe primaire, pivotant, ligneux, a une symétrie radiale. Il favorise l'ancrage de la plante au sol, édifie le système ramifié et en commande la différenciation plagiotrope. Ses racines latérales, A₂, plagiotropes, ont une croissance indéfinie et une ramification diffuse. Elles explorent le sol en surface et initient un système latéral caduc. Elles constituent, avec le pivot, les axes pérennes charpentiers du système. Leurs formations latérales horizontales, A₃, sont caduques à long terme. Elles colonisent le sol en surface, parallèlement à l'extension du système d'exploration. Les axes ligneux et grêles, A₄, qu'elles génèrent sont caducs à moyen terme et n'interviennent donc pas

directement dans l'expression de l'architecture du système. Ils multiplient l'effectif des racines non ligneuses les plus périphériques et ainsi exploitent activement le sol en surface. Ces derniers ensembles ramifiés non ligneux, A5, A6 et A7, caducs à court terme, se limitent à une surface absorbante. Ils assurent l'assimilation à la périphérie du système.

(ii) Le développement par intercalation

Les différentes classes de racines sont progressivement différenciées au cours de l'ontogénèse. Les organes absorbants sont les premiers mis en place par le pivot de la plantule. Lorsque celui-ci grandit, il émet de nouvelles catégories racinaires, et les organes assimilateurs se trouvent sans cesse « repoussés » à la périphérie du système, à la faveur de l'apparition de chaque nouvelle classe racinaire. Par exemple, les organes absorbants présents sur le pivot de la plantule d'*A. dolichocarpa* se retrouvent en position latérale sur les racines ligneuses grêles dès qu'elles apparaissent chez le jeune plant. Une telle dérive continue à l'apparition de chaque nouveau type racinaire, jusqu'à ce que l'arbre ait mis en place la totalité de ses classes de racine. Ce processus d'intercalation, que l'on observe également dans l'ontogénèse de l'appareil caulinaire (Edelin 1990), permet à la fois l'accroissement du système ramifié et le maintien des relations hiérarchiques entre les organes déjà différenciés. Par ce processus, la plante conserve toujours, à sa périphérie, une interface assimilatrice avec le milieu.

(iii) Le modèle architectural et le type d'enracinement

Il est possible de reconnaître, chez ces trois espèces, un modèle architectural au sens d'Hallé et Oldeman (1970). L'émission continue ou diffuse de racines plagiotropes à partir d'un pivot orthotrope chez l'*A. dolichocarpa* évoque un modèle de Roux. D'une manière plus condensée, on retrouve la même architecture chez le *C. obtusa* et le *P. hybrida*. Cependant, l'expression de ce modèle est profondément dépendante de l'anisotropie du milieu. Elle privilégie le développement des racines superficielles et impose au système racinaire une architecture générale qui ne reflète plus le modèle sous-jacent. On peut considérer alors que celui-ci est une composante mineure de l'architecture racinaire.

(iv) L'aptitude à la réitération

À l'exception de l'*A. dolichocarpa*, dont le système racinaire reste conforme à son architecture jusqu'à sa mort, les espèces étudiées ont une aptitude à la réitération. On observe plusieurs modalités de réitération. La réitération sylleptique s'intègre dans la séquence de différenciation de l'ensemble du système racinaire. Elle se manifeste par l'apparition de fourches aussi bien sur le pivot (réitération totale) que sur les racines charpentières plagiotropes (réitération partielle). Dans ce dernier cas, la réitération apparaît comme un moyen d'accroître considérablement la surface globale occupée par le système racinaire. La réitération proleptique permet l'apparition d'axes surnuméraires : totale, elle conduit à la formation de pivots émis soit à la face inférieure des racines plagiotropes (*C. obtusa*, *P. hybrida*), soit de façon adventive à la base du tronc (*C. obtusa*); partielle, elle apparaît sur l'ensemble des racines pérennes (*P. hybrida*) ou de façon adventive au niveau du collet (*C. obtusa*, *P. hybrida*). La réitération proleptique partielle permet la formation d'une deuxième couronne racinaire qui réexplore l'espace sol autour de l'arbre ainsi que le signalait Kahn (1983).

La réitération racinaire s'exprime précocement au cours de l'ontogénèse. La réitération totale sylleptique affecte le pivot

et la base des racines charpentières avant même que la séquence de différenciation du système racinaire soit achevée. Quoique les aptitudes générales à la réitération soient similaires, les modalités de leur expression sont spécifiques. La nature des classes racinaires concernées ainsi que le nombre et la localisation des réitérats varient selon l'espèce. Chacune possède sa propre stratégie de réitération. Celle-ci semble indépendante du milieu (Atger 1991, 1992).

Comparaison des appareils racinaire et caulinaire

D'un point de vue statique, il existe une analogie structurale et fonctionnelle entre les composants racinaires et caulinaires. L'ensemble pivot, racines plagiotropes charpentières, constitue comme le tronc et ses branches maîtresses, un système d'axes pérennes édificateurs et explorateurs. Les racines ligneuses cylindriques, caduques à long terme, sont équivalentes aux branches. Comme celles-ci, elles colonisent le milieu et produisent des organes d'exploitation caducs à moyen terme (racines ligneuses grêles ou rameaux). Ces derniers portent les feuilles ou les chevelus racinaires qui sont les organes assimilateurs situés à la périphérie du système.

D'un point de vue dynamique, l'édification des appareils racinaires et caulinaires chez les trois espèces concernées présente de nombreuses convergences. Le développement par intercalation et la réitération, par exemple, sont des processus ontogéniques qui s'expriment dans ces deux appareils. Cependant, à l'échelle de l'espèce, ces phénomènes ne sont pas nécessairement identiques et synchrones dans les deux sous-unités de la plante. La couronne de l'*A. dolichocarpa* se construit par empilement de réitérats totaux, alors que son appareil racinaire constitue une entité ne présentant aucun phénomène de répétition ou de réitération. Le *C. obtusa* montre la situation inverse avec une couronne non réitérée et la superposition de plusieurs systèmes racinaires. Lorsqu'il existe des similitudes importantes dans les processus d'édification des appareils caulinaires et racinaires comme chez le *P. hybrida* (ramification sympodiale, réitération partielle et totale, sylleptique et proleptique), il peut exister des décalages chronologiques dans leur expression. La réitération de l'appareil racinaire s'exprime bien avant celle de l'appareil caulinaire. Elle est d'abord totale puis partielle, alors que c'est l'inverse dans la couronne.

Malgré ces différences, il est intéressant de constater que pour chaque stade de développement de l'appareil caulinaire, il est possible de déterminer une étape ontogénique précise correspondante dans le système racinaire.

Cette analyse architecturale révèle une grande analogie structurale et ontogénique des appareils racinaires et caulinaires. L'existence de catégories d'organes, leur différenciation progressive et l'aptitude à la réitération sont des points de convergence qui soulignent l'identité des règles d'édification de ces deux systèmes. En revanche, le déroulement de l'ontogénèse, la physionomie globale et le mode d'occupation de l'espace diffèrent profondément d'un appareil à l'autre. Ce dernier point reflète vraisemblablement les conditions de sélections différentes qui dominent dans le milieu aérien et dans le sol. Ces résultats sont encore trop ponctuels pour être généralisables. Cependant, la méthode d'analyse que nous avons mise au point permet maintenant d'envisager un élargissement de la gamme des espèces connues.

Atger, C. 1991. L'architecture racinaire est-elle influencée par le milieu? Dans *L'arbre : biologie et développement*. Éditeur : C. Edelin. Nat. Monspel. n° hors-sér. : 71-84.

- Atger, C. 1992. Essai sur l'architecture racinaire des arbres. Thèse de doctorat, Université de Montpellier II, Montpellier.
- Bannan, P.W. 1940. The root systems of northern Ontario conifers growing in sand. *Am. J. Bot.* **27** : 108–114.
- Barthelemy, D. 1988. Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales : le concept de floraison automatique. Thèse de doctorat, Université de Montpellier II, Montpellier.
- Barthelemy, D., Edelin, C., et Hallé, F. 1991. Canopy architecture. *Dans Physiology of trees*. Éditeur A.S. Raghavendra. John Wiley & Sons, Inc., New York, Chichester.
- Bell, A. 1991. Plant form. An illustrated guide to flowering plant morphology. Oxford University Press, New York.
- Caraglio, Y., et Edelin, C. 1990. Architecture et dynamique de croissance du platane, *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae). *Bull. Soc. Bot. Fr. Lett. Bot.* **4/5** : 279–291.
- Dauget, J.M. 1986. Application des méthodes architecturales aux coraux, quelques traits communs aux formes vivantes fixées. Thèse de doctorat, Université de Montpellier II, Montpellier.
- Edelin, C. 1977. Image de l'architecture des Conifères. Thèse de 3^e cycle, Université de Montpellier II, Montpellier.
- Edelin, C. 1986. Stratégies de réitération et édification de la cime chez les conifères. *Dans L'arbre Compte rendu, Colloque international, Montpellier, 9 au 14 septembre 1985*. *Nat. Monspel.* n° hors-sér. : 139–158.
- Edelin, C. 1990. The monopodial architecture: the case of some tree species from tropical Asia. Forest Research Institute, Kuala Lumpur, Research Pamphlet N° 105.
- Edelin, C. 1991. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux. *Dans L'arbre : biologie et développement*. Éditeur : C. Edelin. *Nat. Monspel.* n° hors-sér. : 127–155.
- Hallé, F., et Oldeman, R.A.A. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson, Paris.
- Hallé, F., Oldeman, R.A.A., et Tomlinson, P.B. 1978. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer, Berlin.
- Jenik, J. 1978. Roots and root systems in tropical trees: morphologic and ecological aspects. *Dans Tropical trees as living systems*. Éditeurs : P.B. Tomlinson et W. Zimmerman. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 323–349.
- Kahn, F. 1983. Architecture comparée des forêts tropicales humides et dynamique de la rhizosphère. Thèse de doctorat d'État, Université de Montpellier II, Montpellier.
- Kolesnikov, V. 1971. The root system of fruit plants. Mir Publishers, Moskova.
- Köstler, J.N., Brückner, E., et Bibelriether, H. 1968. Die Wurzeln der Waldbäume. Untersuchungen zur Morphologie der Waldbäume in Mitteleuropa. Verlag Paul Parey, Hamburg et Berlin.
- 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.
- Mallory, T.E., Chiang, S.H., Cuuter, E.G., et Gifford, E.M., Jr. 1970. Sequence and pattern of lateral root formation in five selected species. *Am. J. Bot.* **57** : 800–809.
- Oldeman, R.A.A. 1974. L'architecture de la forêt guyanaise. *Mém. ORSTOM*, **73**.
- Riopel, J.L. 1966. Regulation of lateral root positions. *Bot. Gaz. (Chicago)*, **130** : 80–83.
- Veillon, J.M. 1976. Architecture végétative de quelques arbres de l'archipel néo-calédonien. Thèse d'Université, Université de Montpellier II, Montpellier.
- Wilcox, H.E. 1968. Morphological studies of the root system of red pine, *Pinus resinosa* Ait. I. Growth characteristics and pattern of branching. *Am. J. Bot.* **55** : 247–254.