

Université de Montréal

Rapports entre le mode de développement architectural des
arbres et le statut successional des espèces
dans le Québec méridional

par

Jeanne Millet

Département de Sciences biologiques

Faculté des Arts et des Sciences

Thèse présentée à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de
Philosophiæ Doctor (Ph.D.)
en Sciences biologiques

Juillet 1997

© Jeanne Millet, 1997



QK
3
U54
1998
V.003

Université de Montréal

Rapports entre le mode de développement architectural des
villes et le statut socioéconomique des espaces
dans la Québec méridional

par

Jeanne Miller

Département de Sciences biologiques

Faculté des Arts et des Sciences

Thèse présentée à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de
Philosophie Doctor (Ph.D.)
en Sciences biologiques

Juillet 1997

© Jeanne Miller, 1997



Page d'identification du jury

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Cette thèse intitulée:

Rapports entre le mode de développement architectural des
arbres et le statut successional des espèces
dans le Québec méridional

présentée par:

Jeanne Millet

a été évaluée par un jury composé des personnes suivantes:

..... Dr. Jean-Pierre Simon, président-
rapporteur

..... Dr. André Bouchard, co-directeur de
recherche

..... Dr. Claude Édelin, co-directeur de
recherche

..... Dr. André Fortin, membre du jury

..... Dr. Roelof A.A. Oldeman, examinateur
externe

Thèse acceptée le:..... 17 décembre 1997

Sommaire

La présente thèse est le résultat de la rencontre de deux disciplines de recherche qui abordent la dynamique de la végétation à des échelles d'intégration différentes : l'étude des successions végétales et l'architecture des arbres. Le phénomène de succession végétale relève de la dynamique de la végétation à l'échelle de la communauté. Son étude implique l'analyse des espèces impliquées et leurs rapports. Les grandes théories de la succession sont ici révisées, de même que les méthodes descriptives de la structure et du développement des arbres et les corrélations établies entre les caractères des espèces arborescentes et leur statut successional. Tout dépendant des travaux, les caractéristiques des arbres ont été jusqu'ici abordées selon une approche statique, dimensionnelle ou partielle. Dans le cadre d'études sur les successions, l'auteur propose de compléter le portrait des espèces végétales en abordant le caractère organisationnel de leur structure et la dynamique de leur développement. L'auteur propose la méthode d'analyse architecturale, telle que développée depuis les travaux de Hallé et Oldeman dans les années '60 et '70, qui permet d'étudier le mode de développement caractéristique des espèces selon une approche globale et dynamique de l'arbre. Il est suggéré que la dynamique de la communauté, en l'occurrence le phénomène de succession, puisse découler dans une certaine mesure de la dynamique du développement des plantes. Cette réflexion s'insère dans un mouvement de pensée récent, le «process structuralism».

Le but de la présente thèse est de démontrer le lien fonctionnel entre les caractéristiques architecturales des espèces et leur statut successional. L'analyse de neuf espèces d'arbres de la forêt feuillue du sud-ouest du Québec révèle qu'une telle relation existe principalement à l'échelle de l'alternance des plans d'organisation (hiérarchique et polyarchique) lors de l'établissement du tronc et du potentiel de réitération dans la cime. Les espèces de début de succession (*Betula populifolia* Marsh. et *Populus tremuloides* Michx.) présentent une

architecture hiérarchisée tout au long de leur ontogenèse. La hiérarchie du système ramifié favorise une montée rapide du tronc. Le potentiel de réitération totale dans la cime est très limité. À l'opposé, les espèces de fin de succession (*Acer saccharum* Marsh., *Fagus grandifolia* Ehrh. et *Tsuga canadensis* (L.) Carr.) présentent une architecture à plusieurs niveaux d'organisation. L'alternance des phases de développement hiérarchiques et polyarchiques confère à l'arbre une plus grande plasticité de la forme, au détriment de la vitesse d'allongement du tronc. La réitération dans la cime est abondante. Elle favorise son étalement latéral et une prolongation de la durée de vie de l'arbre. Les espèces de mi-succession (*Ulmus americana* L., *Fraxinus americana* L., *Tilia americana* L. et *Carya cordiformis* (Wang.) K. Koch) se situent entre ces deux extrêmes. Elles présentent à la fois une grande hiérarchie dans la structure du jeune arbre et un potentiel de réitération dans la cime.

D'autre part, deux stratégies de croissance ont été distinguées chez les espèces de fin de succession. L'une est reliée à la plagiotropie et au potentiel d'autodifférenciation des axes. Elle favorise la croissance à l'ombre chez *Fagus grandifolia* et *Tsuga canadensis*. L'autre est reliée à l'orthotropie et au mode de différenciation du tronc. Elle permet à *Acer saccharum* (semblable sur ce point à *Carya cordiformis*, espèce de mi-succession) de profiter efficacement de la lumière des trouées.

Mots-clés: succession végétale, architecture des arbres, dynamique de la végétation, stratégie, adaptation, plan d'organisation, plagiotropie, module, réitération, sympode, forêt tempérée.

Summary

This thesis results from the reconciliation of two scales of analysis of vegetation dynamics: plant succession and tree architecture studies. Plant succession is a phenomenon ascribed to vegetation dynamics at the scale of the plant community. The study of plant succession implies the analysis of the species involved and their relationships. We have revised the principal theories of succession, the methods of describing structure and development of tree and relationship established between tree species' attributes and their successional status. Depending on the research done, the characteristics of trees have been studied according to either static, dimensional or partial approaches. During studies of succession, we propose that the profile of plant species be completed by including the organizational attributes of their structure as well as their development dynamics. We suggest an approach to the architecture, as developed since the pioneering work of Hallé and Oldeman in the 60's and 70's, that allows the study of the development pattern, characteristic to each species, in a global and dynamic perspective of the tree. We hypothesize that community dynamics, in succession, may to a certain degree arise from the dynamic nature of plant development. This line of reasoning is in accordance with the current school of thought on process structuralism.

The purpose of this thesis is to show the existence of a functional link between the architecture characteristics of species and their successional status. The analysis of nine tree species from the deciduous temperate forest of south-western Québec reveals that such a relationship exists, mainly on the scale of the alternation of organization plans (hierarchic and polyarchic) during the growth of the trunk and for the reiteration potential within the crown. Early successional species (*Betula populifolia* Marsh. and *Populus tremuloides* Michx.) have a hierarchic architecture throughout their ontogenesis. The hierarchy of the branched system promotes a rapid growth of the trunk. The potential for total reiteration in the crown is

very limited. Conversely, late successional species (*Acer saccharum* Marsh., *Fagus grandifolia* Ehrh. and *Tsuga canadensis* (L.) Carr.) have an architecture with several levels of organization. The alternation of hierarchic and polyarchic phases of development confer a greater shape plasticity upon the tree, to the detriment of the speed of growth of the trunk. However, reiteration within the crown is common and abundant. This process increases the lateral spread of the crown, as well as it prolongs the life span of the tree itself. Mid-successional species (*Ulmus americana* L., *Fraxinus americana* L., *Tilia americana* L. and *Carya cordiformis* (Wang.) K. Koch) have architectural developments in between these two extremes. They combine a great hierarchy in the structure of the young tree with a potential for reiteration in the crown.

Moreover, two growth strategies were identified among the late successional species. One is based on the plagiotropy and on the autodifferentiation potential of the axes. It facilitates growth in the shade in *Fagus grandifolia* and *Tsuga canadensis*. The other is based on the orthotropy and on the mode of differentiation of the trunk. It allows *Acer saccharum* (as well as *Carya cordiformis*, mid-successional species) to benefit from light increases under canopy gaps.

Key-words: plant succession, tree architecture, vegetation dynamics, strategy, adaptation, organization plan, plagiotropy, module, reiteration, sympodium, temperate forest.

Glossaire

Acrotonie

Rapport du degré d'élongation des axes latéraux dans un système ramifié hiérarchisé selon lequel les axes latéraux distaux, le long d'un axe porteur, sont les plus développés.

Axe

Structure caulinaire linéaire, de son origine à son extrémité, provenant du fonctionnement d'un ou d'une série de méristèmes.

Hiérarchie

Plan d'organisation d'un système ramifié dont les axes sont liés par des corrélations morphogénétiques qui conduisent à la différenciation de ces axes selon un ordre hiérarchique.

Hypotonie

Rapport du degré d'élongation des axes latéraux dans un système ramifié hiérarchisé selon lequel les axes latéraux de la face ventrale de l'axe porteur sont les plus développés.

Module

Structure élémentaire d'un sympode mise en place par un seul méristème dont la croissance est définie à court ou moyen terme. Le module peut être ramifié ou non.

Monopode

Axe construit à partir d'un méristème unique à fonctionnement indéfini. Le monopode peut être ramifié ou non.

Orthotropie

État de différenciation d'un axe qui se traduit par un syndrome de caractères: direction de croissance verticale, symétrie radiale, phyllotaxie spiralée ou opposée décussée. L'orthotropie est considérée comme un état de différenciation moins poussé que la plagiotropie.

Plagiotropie

État de différenciation d'un axe qui se traduit par un syndrome de caractères: direction de croissance horizontale, symétrie bilatérale, phyllotaxie distique ou orientation secondaire dorsiventrals des feuilles. La plagiotropie est considérée comme un état de différenciation plus poussé que l'orthotropie.

Polyarchie

Plan d'organisation d'un système ramifié dont les axes sont équivalents, autonomes et disposés sans ordre apparent.

Réitérat

Axe ou système ramifié provenant du processus de réitération.

Réitération

Processus de ramification conduisant à la duplication partielle ou totale de l'unité architecturale.

Sympode

Système ramifié construit à partir d'une succession de méristèmes à fonctionnement défini. Le sympode est formé d'une succession de modules.

Sympode divariqué

Sympode constitué par la succession de modules formant des fourches.

Sympode complexe

Système ramifié constitué par la succession de sympodes monochasiaux et de sympodes polychasiaux.

Sympode linéaire ou monochasial

Sympode constitué par la succession linéaire de modules portant un seul relais à leur extrémité.

Sympode mixte

Sympode constitué par la succession de modules ramifiés monochasiaux.

Sympode polychasial

Sympode constitué par la succession de modules portant plusieurs relais à leur extrémité.

Unité architecturale

Structure hiérarchisée, à une ou plusieurs catégories d'axes différenciés, dont les limites sont marquées par une discontinuité de la hiérarchie dans le développement de la plante. Des unités architecturales dites «élémentaires» peuvent se succéder dans la structure de l'arbre et former une unité architecturale de niveau d'organisation supérieur. On parlera d'UA1, UA2, UA3, etc. pour désigner les unités architecturales des différents niveaux, l'une étant la structure élémentaire de la suivante. L'«unité architecturale de l'espèce» est l'unité de plus haut niveau reconnue chez une espèce donnée et constituée du plus grand nombre de catégories d'axes.

Table des matières

Sommaire	iii
Summary	iv.a
Glossaire	iv.c
Liste des tableaux	viii
Liste des figures.....	ix
Remerciements	xvii
Dédicace	xxi
<i>Introduction générale</i>	1
Chapitre I: <i>Successions végétales et architecture des arbres: essai de rapprochement de deux échelles d'analyse de la dynamique de la végétation</i>	4
I.1. Introduction - Une approche dynamique de la végétation.....	5
I.2. Modèles et mécanismes de la succession	9
I.3. D'une analyse partielle vers une analyse globale	14
I.4. Diversité des caractéristiques de l'arbre.....	16
I.5. Vers une vision globale de l'arbre - Corrélations et stratégies	21
I.6. Limites de l'approche statique de l'arbre	24
I.7. Proposition d'une méthode d'approche globale et dynamique de l'arbre..	26
I.8. Rapprochements entre l'architecture des arbres et l'écologie des espèces.....	32
I.9. Conclusion - Apports de l'approche architecturale des arbres dans l'étude des successions	35
I.10. Remerciements	40
I.11. Références.....	41
Chapitre II: <i>Mode de développement plagiotrope et statut successional de quatre espèces d'arbres en milieu tempéré</i>	49

II.1. Introduction.....	50
II.2. Choix des espèces.....	53
II.3. Méthode d'analyse architecturale.....	55
II.4. Résultats	58
II.4.1. Architecture et mode de développement de l'orme d'Amérique, <i>Ulmus americana</i> L.....	58
II.4.2. Architecture et mode de développement du tilleul d'Amérique, <i>Tilia americana</i> L.	63
II.4.3. Architecture et mode de développement du hêtre à grandes feuilles, <i>Fagus grandifolia</i> Ehrh.	68
II.4.4. Architecture et mode de développement de la pruche du Canada, <i>Tsuga canadensis</i> (L.) Carr.....	74
II.5. Discussion	81
II.5.1. Passage de l'orthotropie à la plagiotropie chez la plantule.....	82
II.5.2. Intégration du module dans le tronc	84
II.5.3. Transfert de la dominance apicale et mécanismes de différenciation en cause.....	86
II.6. Conclusion.....	88
II.7. Remerciements	89
II.8. Références	90
 Chapitre III: <i>Rapports entre le mode de développement architectural des arbres et le statut successional des espèces en forêt feuillue tempérée</i>	 93
III.1. Introduction.....	94
III.2. Le choix des espèces.....	98
III.3. Méthode d'analyse architecturale.....	100
III.4. Résultats	103
III.4.1. Architecture et mode de développement du bouleau à feuilles de peuplier, <i>Betula populifolia</i> Marsh.	103
III.4.2. Architecture et mode de développement du peuplier faux-tremble, <i>Populus tremuloides</i> Michx.	108

III.4.3. Architecture et mode de développement du frêne d'Amérique, <i>Fraxinus americana</i> L.	113
III.4.4. Architecture et mode de développement du caryer cordiforme, <i>Carya cordiformis</i> (Wang.) K. Koch	118
III.5. Discussion	125
III.6. Conclusion.....	134
III.7. Remerciements	135
III.8. Références	136
<i>Conclusion générale</i>	141
Bibliographie.....	145
Annexe	xxii

Liste des tableaux

Tableau I.	Catégorisation des caractères descriptifs de la structure de l'arbre et de son développement.....	17
Tableau II.	Caractéristiques des espèces d'arbres selon leur statut successional.....	22
Tableau III.	Caractéristiques du mode de développement de quelques espèces à croissance modulaire.....	83
Tableau IV.	Caractéristiques du mode de développement de neuf espèces d'arbres poussant sur sols mésiques dans le sud-ouest du Québec	126
Tableau V.	Alternance des phases de développement hiérarchique et polyarchique et réitération totale chez les espèces en fonction de leur statut successional.....	129

Liste des figures

Figure 1.	Représentation graphique de quelques modèles architecturaux.....	28
Figure 2.	Exemple de schéma architectural.....	30
Figure 3.	Lieu d'étude, MRC du Haut-Saint-Laurent et région de Montréal.....	54 et 99
Figure 4.	<i>Ulmus americana</i> L.	59
Figure 5.	Description de l'unité architecturale d' <i>Ulmus americana</i> L.	60
Figure 6.	<i>Tilia americana</i> L.	64
Figure 7.	Description de l'unité architecturale de <i>Tilia americana</i> L.	65
Figure 8.	<i>Fagus grandifolia</i> Ehrh.	69
Figure 9.	Description de l'unité architecturale de <i>Fagus grandifolia</i> Ehrh.	70
Figure 10.	<i>Tsuga canadensis</i> (L.) Carr.	75
Figure 11.	Description de l'unité architecturale de <i>Tsuga canadensis</i> (L.) Carr.	76
Figure 12.	<i>Betula populifolia</i> Marsh.	104
Figure 13.	Description de l'unité architecturale de <i>Betula populifolia</i> Marsh.	105
Figure 14.	<i>Populus tremuloides</i> Michx.	109
Figure 15.	Description de l'unité architecturale de <i>Populus tremuloides</i> Michx.	110
Figure 16.	<i>Fraxinus americana</i> L.	114

Figure 17.	Description de l'unité architecturale de <i>Fraxinus americana</i> L.....	115
Figure 18.	<i>Carya cordiformis</i> (Wang.) K. Koch.....	119
Figure 19.	Description de l'unité architecturale de <i>Carya cordiformis</i> (Wang.) K. Koch.....	120
Figure A1.	<i>Betula populifolia</i> , individu 1. Semis âgé de trois ans. Milieu ouvert, Chemin Neuf, Cazaville. 11 juillet 1994.....	xxiii
Figure A2.	<i>Betula populifolia</i> , individu 6. Jeune plant âgé de trois ans. Milieu ouvert, Chemin Neuf, Cazaville. 12 juillet 1994.....	xxiv
Figure A3.	<i>Betula populifolia</i> , individu 6. Détail d'un rameau court (A2) d'un an (voir position sur le jeune plant à la figure A2). 12 juillet 1994.	xxv
Figure A4.	<i>Betula populifolia</i> , individu 9. Jeune arbre d'environ 4m de haut. Friche, Route 132, Dundee. 12 juillet 1994.....	xxvi
Figure A5.	<i>Betula populifolia</i> , individu 10. Arbre adulte d'environ 12m de haut. Bétulaie, Chemin Neuf, Cazaville. 15 juillet 1994.....	xxvii
Figure A6.	<i>Populus tremuloides</i> , individu 1. Drageon de l'année. Milieu ouvert, Chemin Neuf, Cazaville. 14 juillet 1993.....	xxviii
Figure A7.	<i>Populus tremuloides</i> , individu 2. Jeune plant âgé de 5 ans. Milieu ouvert, Chemin Neuf, Cazaville. 14 juillet 1993.....	xxix
Figure A8.	<i>Populus tremuloides</i> , individu 2. Détail d'un rameau court (A2) de 3 ans (voir position sur le jeune plant à la figure A7). 14 juillet 1993.	xxx
Figure A9.	<i>Populus tremuloides</i> , individu 5. Jeune plant à la structure sympodiale divariquée, âgé de 5 ans. Boisé-de-la-Réparation. 24 juin 1993.....	xxxi
Figure A10.	<i>Populus tremuloides</i> , individu 3. Jeune arbre d'environ 8m de haut. Bétulaie ouverte, Chemin Neuf, Cazaville. 14 juillet 1993.....	xxxii
Figure A11.	<i>Populus tremuloides</i> , individu 3. Détail d'une branche (A2') vue du dessous (voir position sur le jeune arbre à la figure A10). 15 juillet 1993.....	xxxiii

- Figure A12. *Populus tremuloides*, individu 3. Détail d'une branche (A2") vue du dessous (voir position sur le jeune arbre à la figure A10). 15 juillet 1993..... xxxiv
- Figure A13. *Populus tremuloides*, individu 3. Détail d'une tête déjetée devenue branche, vue du dessous (voir position sur le jeune arbre à la figure A10). 16 juillet 1993..... xxxv
- Figure A14. *Populus tremuloides*, individu 4. Arbre adulte d'environ 20m de haut. Chemin Cooper, Saint-Anicet. 20 juillet 1993. xxxvi
- Figure A15. *Ulmus americana*, individu 1. Jeune plant orthotrope âgé de 9 ans. Chemin des Prairies, Saint-Anicet. 25 mai 1994.....xxxvii
- Figure A16. *Ulmus americana*, individu 2. Jeune plant d'environ 2m de haut, âgé d'une quinzaine d'années. Sous les trembles, Chemin de la 3ième Concession, Godmanchester. 6 juin 1994..... xxxviii
- Figure A17. *Ulmus americana*, individu 2. Détail d'un rameau latéral (A2) âgé de 5 ans, vu du dessus (voir position sur le jeune plant à la figure A17). 8 juin 1994. xxxix
- Figure A18. *Ulmus americana*, individu 12. Croquis d'un jeune arbre de 5 à 6m de haut avec des branches (A2) à symétrie axile. Bord de route, Chemin Cooper, Saint-Anicet. 8 juin 1994. xl
- Figure A19. *Ulmus americana*, individu 6. Jeune arbre d'environ 10m de haut. Boisé, Chemin des Prairies, Saint-Anicet, 15 juin 1994..... xli
- Figure A20. *Ulmus americana*, individu 6. Détail d'une branche (A2') vue du dessous (voir position sur le jeune arbre à la figure A20). 15 juin 1994..... xlii
- Figure A21. *Ulmus americana*, individu 6. Détail d'une branche (A2") vue du dessous (voir position sur le jeune arbre à la figure A20). 16 juin 1994..... xliii
- Figure A22. *Ulmus americana*, individu 16. Arbre adulte d'environ 15m de haut. Milieu ouvert, Pointe Fraser, Dundee. 11 août 1994. xliv
- Figure A23. *Fraxinus americana*, individu 14. Semis âgé de trois ans. Arboretum Morgan. 11 juin 1996..... xlv

- Figure A24. *Fraxinus americana*, individu 1. Semis âgé d'environ 12 ans. Boisé-de-Saraguay. 14 septembre 1993. xlvii
- Figure A25. *Fraxinus americana*, individu 3. Jeune plant d'environ 2m de haut, âgé d'au moins 10 ans. Chemin Curran, Godmanchester. 27 juin 1995. xlviii
- Figure A26. *Fraxinus americana*, individu 3. Détail d'un rameau latéral (A2) vu du dessus (voir position sur le jeune plant à la figure A26). 28 juin 1995. xlviii
- Figure A27. *Fraxinus americana*, individu 3. Détail de l'apex (voir position sur le jeune plant à la figure A26). 28 juin 1995. xlix
- Figure A28. *Fraxinus americana*, individu 15. Croquis d'un jeune plant à structure sympodiale divariquée. Boisé Papineau. 30 août 1993. l
- Figure A29. *Fraxinus americana*, individu 10. Jeune arbre d'environ 10m de haut. Bord de route, Chemin Curran, Saint-Anicet. 18 juillet 1995. li
- Figure A30. *Fraxinus americana*, individus 11, 12 et 13. Croquis d'arbres adultes. Ind. 11 et 12 (env. 20m de haut): Chemin Curran, Godmanchester, 18 juillet 1995. Ind. 13 (env. 30m de haut): Arboretum Morgan, 17 juin 1996. lii
- Figure A31. *Tilia americana*, individu 14. Semis orthotrope. Bord de route, Chemin Curran, Saint-Anicet. 23 mai 1994. liii
- Figure A32. *Tilia americana*, individu 1. Jeune plant d'au moins huit ans. Bordure de sentier, Chemin Curran, Saint-Anicet. 4 août 1993. liv
- Figure A33. *Tilia americana*, individu 1. Détail d'un rameau latéral (A2) d'un an (voir position sur le jeune plant à la figure A33). 4 août 1993. lv
- Figure A34. *Tilia americana*, individu 16. Détail d'un apex. Cap Saint-Jacques. 26 mai 1993. lvi
- Figure A35. *Tilia americana*, individu 17. Croquis d'un jeune plant à structure sympodiale divariquée. Cap Saint-Jacques. 26 mai 1993. lvii
- Figure A36. *Tilia americana*, individu 2. Jeune plant d'environ 2m de haut. Bordure de sentier, chemin Curran, Saint-Anicet. 4 août 1993. lviii

- Figure A37. *Tilia americana*, individu 2. Détail d'un rameau latéral (A2) vu du dessous (voir position sur le jeune plant à la figure A37). 5 août 1993..... lix
- Figure A38. *Tilia americana*, individu 15. Jeune arbre de 12m de haut. Bord de route, Chemin Curran, Godmanchester. 24 mai 1994. lx
- Figure A39. *Tilia americana*, individu 13. Arbre adulte d'environ 20m de haut. Chemin Curran, Godmanchester, 8 août 1994. lxi
- Figure A40. *Carya cordiformis*, individu 5. Semis âgé de 6 ans. Chemin Curran, Saint-Anicet. 16 août 1994..... lxii
- Figure A41. *Carya cordiformis*, individu 6. Jeune plant d'au moins 16 ans. Chemin Curran, Saint-Anicet. 16 août 1994. lxiii
- Figure A42. *Carya cordiformis*, individu 7. Très jeune arbre d'environ 5m de haut, développé en différé à partir d'un rejet. Chemin Curran, Saint-Anicet. 17 août 1994. lxiv
- Figure A43. *Carya cordiformis*, individu 7. Détail d'une branche (A2) vue du dessous (voir position sur le très jeune arbre à la figure A43). 17 août 1994. lxv
- Figure A44. *Carya cordiformis*, individu 7. Détail d'un rameau court (A3) âgé de 5 ans (voir position sur la branche A2 à la figure A44). 17 août 1994. lxvi
- Figure A45. *Carya cordiformis*, individu 18. Jeune arbre d'environ 12m de haut. Chemin Curran, Saint-Anicet. 13 juin 1995..... lxvii
- Figure A46. *Carya cordiformis*, individu 18. Détail d'une branche (A2) d'environ 16 ans, vue du dessous (voir position sur le jeune arbre à la figure A46) . 7 juillet 1995..... lxviii
- Figure A47. *Carya cordiformis*, individu 22. Arbre adulte d'environ 20m de haut. Bordure d'une jeune prucheraie, Chemin Curran, Godmanchester. 19 juin 1995. lxix
- Figure A48. *Carya cordiformis*, individu 23. Croquis de la cime réitérée d'un arbre adulte d'environ 30m de haut. Chemin Curran, Godmanchester. 12 juillet 1995..... lxx

- Figure A49. *Fagus grandifolia*, individu 9. Plantule orthotrope de l'année. Hêtraie, forêt Cook, Pennsylvanie, USA. 7 juin 1997..... lxxi
- Figure A50. *Fagus grandifolia*, individu 1. Semis âgé de 2 ans et à l'extrémité oblique. Chemin Curran, Saint-Anicet. 29 août 1994..... lxxii
- Figure A51. *Fagus grandifolia*, individu 7. Jeune plant âgé de 4 ans et à l'extrémité plagiotrope. Hêtraie, Arboretum Morgan. 6 juin 1996. lxxiii
- Figure A52. *Fagus grandifolia*, individu 2. Jeune plant âgé d'au moins 11 ans et haut de 30cm. Hêtraie, 560ième Avenue, Saint-Hippolyte. 2 août 1995..... lxxiv
- Figure A53. *Fagus grandifolia*, individu 8. Jeune plant à la structure monopodiale (un seul module) et formé de trois catégories d'axes. Hêtraie, Arboretum Morgan. 6 juin 1996..... lxxv
- Figure A54. *Fagus grandifolia*, individu 3. Jeune plant âgé d'au moins 20 ans et haut de 1,40m dont la structure résulte de l'empilement de plusieurs modules. Jeune hêtraie, 560ième Avenue, Saint-Hippolyte. 3 août 1995..... lxxvi
- Figure A55. *Fagus grandifolia*, individu 3. Détail d'un rameau latéral (A2) vu du dessous (voir position sur le jeune plant à la figure A55). 16 août 1995. lxxvii
- Figure A56. *Fagus grandifolia*, individu 4. Jeune plant âgé d'une quinzaine d'années et haut de 4m dont la structure est principalement monopodiale (sauf à la base). Érablière à hêtres, Saint-Hippolyte. 17 août 1995..... lxxviii
- Figure A57. *Fagus grandifolia*, individu 4. Détail d'un rameau latéral (A2) âgé de 8 ans et vu du dessous (voir position sur le jeune plant à la figure A57). 23 août 1995. lxxix
- Figure A58. *Fagus grandifolia*, individus 10 à 15. Croquis de jeunes plants entre 1,75 et 6m de haut; vue des empilements de modules. Érablière à hêtres, Saint-Hippolyte. 16 août 1995..... lxxx
- Figure A59. *Fagus grandifolia*, individu 16. Gros plan d'un apex. Saint-Hippolyte. 2 août 1995..... lxxxi
- Figure A60. *Fagus grandifolia*, individu 6. Jeune arbre de 13m de haut. Hêtraie, boisé Papineau, Laval. 2 mai 1996..... lxxxii

- Figure A61. *Fagus grandifolia*, individu 6. Détail d'une branche (A2) âgée de 21 ans (voir position sur le jeune arbre à la figure A61). 5 mai 1996..... lxxxiii
- Figure A62. *Fagus grandifolia*, individu 5. Arbre adulte d'environ 20m de haut. Hêtraie, boisé Papineau, Laval. 22 avril 1996..... lxxxiv
- Figure A63. *Tsuga canadensis*, individu 4. Semis plagiotrope âgé de 2 ans et haut de 3,5cm. Prucheraie, Montée Murchisson, Dundee. 28 juin 1994..... lxxxv
- Figure A64. *Tsuga canadensis*, individu 5. Jeune plant âgé d'au moins 7 ans. Prucheraie, Montée Murchisson, Dundee. 28 juin 1994..... lxxxvi
- Figure A65. *Tsuga canadensis*, individu 6. Jeune plant âgé d'au moins 8 ans. Prucheraie, Montée Murchisson, Dundee. 28 juin 1994..... lxxxvii
- Figure A66. *Tsuga canadensis*, individu 6. Jeune plant vu du dessus. 28 juin 1994. lxxxviii
- Figure A67. *Tsuga canadensis*, individu 7. Jeune plant de 1,40m de haut. Montée Cooper, Saint-Anicet. 29 juin 1994..... lxxxix
- Figure A68. *Tsuga canadensis*, individu 7. Détail de la tête du jeune plant vue du dessus (voir position de la section agrandie à la figure A68). 29 juin 1994..... xc
- Figure A69. *Tsuga canadensis*, individu 7. Détail d'un rameau latéral (A2) âgé de 15 ans et qui origine d'une tête de module (voir position sur le jeune plant à la figure A68). Mise en évidence des axes A3 à développement différé de plus d'un an. 29 juin 1994..... xci
- Figure A70. *Tsuga canadensis*, individu 8. Jeune arbre d'environ 8m de haut. Forêt mélangée, Chemin Curran, Saint-Anicet. 5 juillet 1994. xcii
- Figure A71. *Tsuga canadensis*, individu 8. Détail d'une branche (A2) d'environ 45 ans et qui origine d'une tête de module (voir position sur l'arbre à la figure A71). Vue du dessous. 5 juillet 1994..... xciii
- Figure A72. *Tsuga canadensis*, individu 8. Détail d'un axe A3 âgé de 10 ans et vu du dessous (voir position sur la branche A2 à la figure A72). 5 juillet 1994. xciv

Figure A73. *Tsuga canadensis*, individu 8. Détail d'un empilement de petits modules (A3) sur une branche (A2) à développement différé de plus d'un an (voir position sur l'arbre à la figure A71). 5 juillet 1994. xcv

Remerciements

J'aimerais faire mes remerciements sincères à tous ceux et celles qui m'ont accompagnée, soutenue, encouragée, enseigné et corrigée tout au long de la réalisation de ma thèse. Merci d'abord à Francis Hallé et à Roelof A.A. Oldeman d'avoir pensé, élaboré et divulgué leur nouvelle approche de l'architecture des arbres. Par leurs écrits et leurs illustrations magnifiques, ils ont ouvert mon regard sur la diversité des formes. Ils m'ont permis de percevoir, au-delà du fouilli apparent des branches d'une cime, les règles simples de leur organisation. Merci d'avoir cru en l'approche qualitative à une époque où on ne jure que par le quantitatif, de même que d'avoir redonné vie et force à la méthode d'observation par le dessin. «L'oeil ne voit que ce que l'on connaît déjà. Le dessin porte le regard sur de nouveaux phénomènes, d'abord troublants à entrevoir parce que venant remettre en question notre intégration et conception des choses. Mais si le regard persiste et que la conscience intègre, alors jailli l'exaltation d'avoir perçu et compris un aspect nouveau de la vie» (formulation libre d'une idée reçue et expérimentée).

Grand merci à Claude Édelin de m'avoir reçue en formation en Guyane française avant même que je sois engagée dans un projet de doctorat. Merci de m'avoir guidée et encouragée dans mes apprentissages. Merci de m'avoir rappelé que la recherche est un état,....un état de disponibilité à ce qui est nouveau. Merci de m'avoir aidée à apprécier la proximité du néant lorsqu'on est devant l'inconnu de notre conscience, de m'avoir offert des outils d'exploration et d'avoir partagé avec moi la joie de la découverte au travers d'échanges enflammés. En devenant mon co-directeur de recherche, il a permis que nos échanges se poursuivent. Il m'a ouvert les portes du laboratoire de botanique de l'Université de Montpellier II. J'ai ainsi pu confronter régulièrement mes idées avec celles de toute une équipe de recherche en

architecture des arbres. Je les remercie d'ailleurs pour leur accueil à Montpellier lors de mes quelques visites.

À Montréal, c'est à André Bouchard que je dois tout. Il m'a accueillie au laboratoire d'écologie végétale de l'IRBV et il m'a rendu accessible une forêt où de nombreux travaux en écologie ont été menés. Je le remercie tout particulièrement d'avoir cru en mon cheminement pour le moins original et de m'avoir aidée, en tant que co-directeur principal de ma recherche, à faire le pont entre mes deux passions, l'écologie et l'architecture des arbres. J'ai infiniment apprécié sa grande disponibilité, sa confiance, son ouverture aux nouvelles idées et ses enseignements diversifiés. Son support a été pour moi des plus précieux et continue de me projeter en avant vers de nouveaux projets.

L'Institut de recherche en biologie végétale (I.R.B.V.) a été l'endroit idéal où mener mes travaux. L'Institut regroupe des chercheurs universitaires et des chercheurs de la Ville de Montréal. Situé en plein coeur du Jardin botanique de Montréal, il offre le cadre idéal pour une confrontation des connaissances fondamentales avec les problématiques liées à la gestion de l'arbre et de la forêt dans un contexte social et économique. J'ai particulièrement apprécié les bénéfices de mes échanges avec David Easterbrook, bonzaïste, Michel Labrecque, botaniste et Claude Gagné, président de la Société des Amis de la Maison et du Jardin japonais. La rencontre de leur passion a été stimulante.

Mes travaux de terrain dans le sud-ouest du Québec ont été facilités par l'accueil et la collaboration des propriétaires de lots privés. Je remercie tout particulièrement M. Billette et M. Mailhot de Godmanchester qui m'ont donné accès à leur terre et raconté l'histoire de leurs arbres. J'ai complété mes analyses et validé mes modèles dans la grande région de Montréal, aidée de l'accueil et de l'amabilité du personnel de la station de biologie des Laurentides de l'Université de Montréal, des parcs régionaux de la Communauté urbaine de Montréal, de l'Arboretum Morgan, de la station de recherche de l'Université Mc Gill au Mont

Saint-Hillaire et du Boisé Papineau de Laval, de même que de la collaboration de R. Laurin, contremaître, et de J. Beaupré, grimpeur-élagueur à la ville de Montréal.

J'ai effectué mes travaux de terrain en solitaire mais les soirs d'été et au laboratoire d'écologie végétale durant l'année, j'ai grandement apprécié les échanges et les amitiés avec mes collègues. Je ne peux m'empêcher de souligner les discussions animées sur les thèmes intégrateurs de nos diverses études, avec entre autres Sylvie de Blois et Jacques Brisson, qui ont été pour moi stimulantes et une source de grande joie.

J'aimerais remercier tous ceux qui ont cru en moi, à commencer par mon ami, amour et compagnon de vie Daniel Paquette. Nos comparaisons du mode de développement des plantes et du comportement animal ont stimulé mon éveil et ma fascination pour l'organisation et l'évolution du monde vivant. Un merci tout spécial aussi à Louise Turgeon de l'Université Laval. Son passage dans ma vie a eu un effet catalyseur qui m'a décidée à plonger avec confiance et force dans mon projet de doctorat. Mes nombreuses discussions avec mes amies précieuses Lise Millet, musicienne, Julie Couture, enseignante au primaire, et Céline Garyépy, médecin, m'ont permis de partager l'entrain que procure le dépassement de soi. Mme Bouchard, Odile et Francis Hallé m'ont offert chacun leur tour un toit et leur amitié lors de mes différents séjours à Montpellier. Intégrée dans leur vie au quotidien, bénéficiant de la chaleur de leur accueil et de leur grand cœur, j'ai reçu à leur contact énergie et enthousiasme dans des périodes de travail intense.

Le Colloque international sur l'Arbre, auquel j'ai pu assister en 1990 et 1995, a grandement stimulé mes réflexions scientifiques et m'a donné l'occasion de discuter directement avec des passionnés venant du monde entier. À chaque fois, l'expérience a été particulièrement enrichissante. Je voudrais également remercier André Bouchard pour la toute récente visite des vieilles forêts de la Pennsylvanie, accompagnée de collègues. J'y ai vu ma première plantule de hêtre ainsi que des pruches gigantesques qui faisaient de la réitération totale. La

chaleur du groupe et nos rires m'ont rechargée d'énergie pour terminer en beauté ma rédaction de thèse.

Mes travaux ont été possibles grâce à une bourse d'excellence que j'ai reçue, étalée sur trois ans, de l'Université de Montréal (FES). J'ai bénéficié d'une subvention de recherche CRSNG accordée à A. Bouchard et du soutien financier de l'UMR 5554 du CNRS accordé à C. Édelin. Le matériel pour grimper aux arbres a été acquis grâce à une bourse qui m'a été offerte par la Société Internationale d'Arboriculture-Québec (Fonds de recherche pour l'arbre-Québec inc.). Merci à Roxanne Desjardins qui a réalisé la figure 3. J'aurais aimé avoir besoin plus souvent de ses services. Merci enfin à Frédéric Coursol qui m'a enseigné l'art de se servir d'un scanner, à Sylvie de Blois pour son écoute et son aide dans les moments d'instabilité et à Martin Jean pour sa disponibilité et sa gentillesse toujours renouvelées.

*Je dédie cette thèse à mes
enfants, Laurence et Véronique
Paquette, et à tous ceux qui ont
envie de croire en eux et en leurs
rêves les plus fous. Voici le
résultat de l'un des miens.*

Introduction générale

La grande majorité des caractères structuraux et de développement qui ont été reliés au statut successional de l'arbre sont de nature statique et généralement considérés comme fixes pour l'espèce (ex: taux moyen de croissance en hauteur, hauteur maximale, durée de vie, taux de bifurcation, forme monoétagée ou multiétagée). Or, les écrits de Goethe (1790), Nozeran (1978, 1986), Hallé et Oldeman (1970, 1978) et plusieurs autres (Édelin 1984, 1991; Barthélémy 1988; Loubry 1994) mettent en évidence le caractère dynamique de la croissance de l'arbre. Avons-nous négligé l'importance de cet aspect dans l'étude des processus successionnels? L'arbre ne contribue-t-il pas différemment à la dynamique de l'écosystème selon la nature de la dynamique de son développement? Afin d'éclairer cette voie de recherche, l'analyse architecturale d'espèces arborescentes est ici abordée selon une approche dynamique du développement de l'arbre. L'objet de la présente thèse est de démontrer le lien fonctionnel entre l'architecture des arbres, ainsi envisagée, et le statut successional des espèces.

La thèse se présente sous la forme de trois chapitres qui correspondent à trois articles. Le premier est déjà accepté pour publication, dans sa version anglaise, par la revue *Acta Biotheoretica* (vol. 46(1), 1998). Les deux autres seront prochainement soumis pour publication dans des revues avec comité de lecture. Les trois chapitres forment un tout allant d'aspects théoriques à des analyses mettant en relation l'architecture et le statut successional des arbres. Le premier chapitre expose le cadre théorique de l'étude. On y fait l'historique de l'étude de la dynamique de la végétation dans le cadre de deux disciplines scientifiques, l'écologie végétale et l'architecture des arbres. Chaque discipline aborde la dynamique de la végétation à une échelle particulière, celle de la population et celle de l'individu respectivement. L'objectif du chapitre I est de montrer l'intérêt de faire le rapprochement entre les deux échelles. La réflexion qui y est présentée appuie le choix de l'approche architecturale des arbres (selon Hallé *et al.* 1978) comme outil d'exploration des liens entre le mode de développement des arbres et le statut successional des espèces.

Afin de bien comprendre le rôle de la dynamique structurelle sur la dynamique successionnelle, neuf espèces d'importance de la forêt feuillue de l'Amérique du Nord et bien représentées dans la vallée du Saint-Laurent ont été sélectionnées. Ces espèces occupent des positions différentes dans la série successionnelle. Les chapitres deux et trois rendent compte des résultats de leur analyse. Le chapitre II présente la démarche de la recherche et traite à part les résultats des analyses d'un premier groupe de quatre espèces. Celles-ci, désignées «espèces plagiotropes», ont un tronc et des branches à croissance primaire plagiotrope. Le rôle de la plagiotropie et de l'autodifférenciation des axes dans la stratégie de croissance des espèces est discuté.

Le troisième chapitre représente le coeur de la thèse. On y présente l'ensemble de la problématique ainsi que les résultats des analyses de quatre espèces orthotropes, c'est à dire dont le tronc et les branches ont une croissance primaire orthotrope. L'analyse des résultats porte sur l'ensemble des huit espèces (plagiotropes et orthotropes) étudiées dans le cadre de la thèse, de même que sur l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) étudiée par l'auteur dans le cadre d'un autre projet (Millet & Ouellet 1992). L'architecture des neuf espèces arborescentes est analysée sous l'angle d'un rapprochement avec leur écologie. Le chapitre III traite de l'alternance des plans d'organisation (hiérarchique et polyarchique), du potentiel de réitération dans la cime de l'arbre adulte et du lien entre ces caractères et le statut successional des espèces.

Chapitre I

***Successions végétales et architecture
des arbres: essai de rapprochement
de deux échelles d'analyse
de la dynamique de la végétation^(*)***

^(*) Ce chapitre est accepté pour publication dans sa version anglaise sous: Millet, J., A. Bouchard & C. Édelin. 1998. *Plant succession and tree architecture: an attempt at reconciling two scales of analysis of vegetation dynamics*. Acta Biotheoretica, 46(1).

I.1. Introduction - Une approche dynamique de la végétation

Les plantes vasculaires sont pour la plupart des organismes fixés. Leurs mouvements étant de faible amplitude et peu perceptibles, on ne s'étonne pas de la vision statique qu'on a généralement de la plante. On reconnaît bien sûr que la plante pousse, mais on a longtemps cru que son développement ne consistait qu'en l'expansion progressive d'un organisme accompli intrinsèquement. C'est Goethe, à la fin du XVIII^{ème} s., qui expose le premier le caractère dynamique du développement d'une plante (Goethe 1790). En effet, il reconnaît chez les plantes une répétition d'unités élémentaires (composées d'un segment d'axe, d'une feuille et d'un bourgeon axillaire) dont l'apparence extérieure change progressivement au cours de leur empilement successif. La feuille simple fait place plus haut sur la tige à la feuille composée, puis au sépale, au pétale, etc.. La tige peut devenir vrille ou épine. L'empilement des structures sur la plante au cours de son développement, la pérennité même de certaines facilite l'observation des composantes élémentaires qui se succèdent, le suivi de leur métamorphose au cours du temps (Goethe 1790) et leur agencement relatif dans l'espace. Le caractère dynamique du développement d'une plante est dorénavant reconnu et relève du changement de «comportement» des méristèmes édificateurs au cours du temps. L'approfondissement de cette perception du végétal se retrouve dans les écrits de Nozeran (1978, 1986) qui parle de mouvement morphogénétique chez les plantes vasculaires. Ce mouvement morphogénétique serait inhérent au développement des organismes, sous la dépendance de leur bagage génétique, bien que pouvant être influencé dans son cours par les conditions de l'environnement. L'approche architecturale des plantes développée par Hallé et Oldeman (1970; Hallé *et al.* 1978) permet d'aborder cette dynamique du développement des plantes à l'échelle de la différenciation entre des types d'axes, donc à une échelle d'intégration supérieure par rapport aux unités qui composent l'axe. Hallé et Oldeman proposent une série de modèles qualitatifs qui traduisent l'organisation même de ces systèmes dynamiques que sont les systèmes ramifiés en développement. Les concepts de

réitération (Oldeman 1974), de métamorphose architecturale (Hallé & Ng 1981; Édelin 1984), d'unité architecturale (Édelin 1977; Barthélémy *et al.* 1989) et de plan d'organisation (Édelin 1991) permettent aujourd'hui d'approfondir l'analyse et la compréhension de la dynamique du développement des arbres.

À l'échelle de la communauté végétale, on a mis plus de temps à percevoir la dynamique de la végétation. On y reconnaît également des unités élémentaires dont l'apparence extérieure prend plusieurs formes, les espèces. Cependant, leur succession dans le temps implique un remplacement des unes par les autres sur un même sol plutôt qu'un empilement comme dans le cas des unités de la plante. Les traces des espèces remplacées se perdent. L'observation directe ne révèle qu'un cliché de la dynamique. Celle-ci ne peut qu'être déduite et demeure longtemps insoupçonnée. Il faudra attendre les travaux de Cowles (1899) pour que les dimensions espace et temps soient reliées dans l'étude de la végétation à l'échelle de la communauté. Cowles est un des premiers à parler de succession végétale, faisant référence au changement des espèces dominantes sur un site au cours du temps. Il introduit l'idée que les différents types de végétation qu'on peut retrouver dans un environnement relativement homogène (sol, topographie, climat, etc.) puissent représenter les différentes phases d'une succession susceptible de mener à un type ultime unique de végétation. Par la suite, Clements (1916) établit les bases conceptuelles solides du phénomène de succession. Il envisage la forêt mature, qui semble stable au niveau de sa composition, comme un organisme en soi dont les stades successionnels préalables exprimeraient en quelque sorte l'embryogenèse. Pour lui, les espèces sont interdépendantes à l'intérieur de leur association. Les idées de Cléments s'insèrent dans une vision holistique de la communauté végétale. Sa thèse a grandement été remise en question par la suite. Gleason (1926) est à l'origine d'une approche plus réductionniste du phénomène où on ne considère plus la forêt comme un organisme en soi mais plutôt comme un regroupement d'individus dont la succession peut mener à différents patrons de végétation. La communauté végétale sera

alors le plus souvent abordée à partir de ses composantes (les espèces) dont on étudie les caractéristiques et les interrelations pour chercher à dégager un modèle du fonctionnement global de l'ensemble, en l'occurrence le phénomène de succession. Malgré les différences d'approches qui se sont confrontées, le phénomène même de succession n'a pas été remis en cause. Au contraire, il fait encore l'objet de recherches soutenues et ses mécanismes sont de plus en plus documentés. Le phénomène de succession traduit le caractère dynamique de la végétation considérée à l'échelle de la communauté ou même de l'écosystème.

Dans le présent article, nous tenterons de faire le rapprochement entre deux disciplines qui abordent la dynamique de la végétation à des échelles d'intégration différentes: l'architecture des plantes et l'étude des successions végétales. Cet exercice permettra de proposer l'approche architecturale des arbres (selon Hallé *et al.* 1978) comme outil d'exploration du rôle de la dynamique du développement des arbres dans la dynamique successioneuse à l'échelle de la communauté. Nous aborderons la dynamique des systèmes sous l'angle d'une approche internaliste (Alberch 1993) en nous demandant si la dynamique à une échelle peut découler de la nature des composantes du système et de la dynamique interne de leur développement. Nous ferons ici: 1) une révision rapide des modèles et des mécanismes de la succession afin de mettre en évidence les intérêts pour les caractéristiques structurelles des arbres dans l'étude des successions, 2) une revue des caractères descriptifs de la structure et du développement des arbres et une classification de ces caractères en fonction des différents types d'approches utilisées, ceci permettra de cibler la position de l'approche architecturale de Hallé et Oldeman (1970; Hallé *et al.* 1978) par rapport à celle des autres approches, architecturales ou non, 3) une présentation des concepts théoriques qui entourent l'approche architecturale de Hallé et Oldeman, des intérêts d'une telle approche du végétal dans le contexte d'une étude de la dynamique de la végétation et des critiques qui lui sont portées dans la littérature, et enfin 4) quelques considérations

théoriques des liens possibles entre le fonctionnement de systèmes relevant de différents niveaux d'intégration.

I.2. Modèles et mécanismes de la succession

Depuis Cowles, beaucoup de travaux ont été produits sur le thème des successions végétales. Certains ont porté exclusivement sur la description des séries observées (descriptions phytosociologiques) (Dansereau 1946), d'autres ont abordé directement la question des mécanismes de la succession (Horn 1983; Connell & Slatyer 1977), tandis que plus récemment, on a proposé des modèles mathématiques qui reproduisent le phénomène de succession dans un but de prédiction et de gestion de la forêt (Shugart & West 1980). Plusieurs approches, concepts et modèles théoriques ont été développés depuis 80 ans. Nous nous baserons sur la synthèse de Barbour *et al.* (1987) pour identifier les grandes lignes de la compréhension du phénomène de succession.

Après révision des modèles théoriques proposés depuis Clements (1916), Barbour *et al.* (1987) retiennent quatre «forces» principales pouvant être à l'origine du phénomène de succession:

1. «Transformation de l'environnement par les plantes»

Idée qui origine des vues de Clements (1916) selon lesquelles la succession viendrait du fait que des communautés d'espèces associées se succèdent les unes aux autres avec leurs espèces propres et changeraient successivement l'habitat pour le rendre accessible aux espèces suivantes. Celles-ci seraient alors mieux adaptées et plus compétitives. Cette vision de la succession est appelée «Relay floristics» (Egler 1954; McCormick 1968). Elle correspond au «facilitation model» de Connell & Slatyer (1977) dans lequel on assume que la végétation première prépare le terrain pour la végétation à venir.

2. «Chance et longévité des plantes»

Idée qui origine des vues de Egler (1954) selon lesquelles le cours de la succession dépendrait d'abord de la chance que certaines espèces plutôt que d'autres s'implantent sur le site, puis de la longévité propre à chacune. Cette

vision de la succession fait appel à la composition floristique initiale (IFC, théorie de Egler). Elle rejoint en quelque sorte le «Tolerance model» de Connell & Slatyer (1977).

3. «Interactions entre les espèces»

Les interactions d'espèces à espèces (positives ou négatives) pourraient initier certaines successions. Cette catégorie inclue le «Inhibition model» de Connell & Slatyer (1977) dans lequel on assume que les espèces pionnières inhibent la succession par l'allélopathie et sont remplacées seulement lorsqu'elles meurent ou sont endommagées.

4. «Sélection naturelle»

Les communautés climaciques pourraient avoir été soumises à la sélection naturelle, au même titre que les populations, menant ainsi à une optimisation des solutions aux problèmes de temps et d'allocation de l'énergie (Cody 1974). Le cours de la succession pourrait aussi être déterminé par des forces sélectives opérant à une échelle au-dessus de celle des populations. Ceci demeure néanmoins à être vérifié.

Les modèles de succession élaborés par la suite (MacMahon 1981; Tilman 1985) intègrent des aspects de ces différentes théories. Barbour *et al.* (1987) proposent ces quatre forces comme étant susceptibles d'agir conjointement ou successivement au cours d'une succession. De façon générale, les forces 1. et 3. font appel à l'effet que peuvent avoir les espèces sur leur environnement et conséquemment sur la végétation à venir (interactions), tandis que les forces 2. et 4. font appel aux caractéristiques propres de chaque espèce qui expliquent leur disposition dans le temps et l'espace. Ce survol rapide nous permet de constater qu'on aborde l'explication des successions selon deux aspects: a) les caractéristiques des espèces et b) les interactions entre elles.

Dans une optique de modélisation mathématique, Pickett *et al.* proposent en 1987 une considération hiérarchique des mécanismes et causes des successions. Leur tableau (tableau 1 dans Pickett *et al.* 1987) regroupe un ensemble des mécanismes et facteurs jugés responsables de la succession, dans un ordre de causalité. À la différence de Clements et Egler, Pickett *et al.* (1987) ne partent pas de la succession en elle-même pour en chercher les mécanismes actifs mais plutôt des composantes de l'écosystème dans lequel a cours la succession. Ils émettent la question «What causes succession?» pour retenir les trois premiers points: a) «sites availability», b) «differential species availability» c) «differential species performance». Dans la deuxième colonne du tableau apparaissent les processus écologiques impliqués et dans la troisième, les facteurs à considérer lors de l'élaboration d'un modèle. À notre avis, les éléments retenus comme causes principales dans la première colonne (Tableau 1, Pickett *et al.* 1987) n'expliquent pas le phénomène de succession, son fonctionnement, sa mécanique. Ils sont les éléments de base nécessaires au démarrage du phénomène. Ils en orientent le cours certe, en déterminent la nature et l'amplitude de l'expression. Mais la succession en soi, prise comme phénomène général qui touche une multitude de types de végétation, dépend vraisemblablement de la nature même des organismes végétaux, voire de la nature même du vivant. Si, lors de la recherche d'un modèle, on cherche dès le départ à considérer la grande multitude des facteurs qui influencent la dynamique, on risque de confondre la dynamique qui se joue à plusieurs échelles d'intégration et de se perdre dans la complexité des phénomènes étudiés. Dans une incompréhension inévitable, on attribuera au hasard une partie des évènements jugés déterminants mais difficiles à prévoir.

Noy-Meir & Van der Maarel (1987) ont révisé les travaux de différents auteurs (Egler, Gleason, DuRietz, Whittaker, Goodall) qui ont attribué au hasard les facteurs qui relèvent de fait de niveaux d'intégration supérieurs ou inférieurs à celui dans lequel la dynamique est étudiée (ex: tornade, feu, floraison, mortalité de l'individu). De tels facteurs s'intègrent mal au modèle de succession car la corrélation entre leur dynamique et la dynamique

successionnelle n'est pas évidente. Néanmoins, le développement des connaissances peut à tout moment nous permettre d'intégrer dans un modèle dynamique un facteur qui pendant longtemps avait été attribué au hasard. Depuis quelques décennies, par exemple, le rôle du feu dans le cycle naturel de développement de la forêt a été mis en évidence et son passage n'est plus autant attribué au hasard depuis que des cycles de feu ont été reconnus comme étant caractéristiques de certains types de forêts et de milieux (Mutch 1970). Il en va de même pour certains facteurs reliés à la dynamique du développement de l'arbre. Par exemple, Barthélémy (1988) a montré que le moment de floraison et la position de l'inflorescence sur l'arbre ne dépendaient pas du hasard mais qu'au contraire ils pouvaient répondre à des règles précises du mode de développement de l'arbre (concept de floraison automatique). L'intégration des connaissances permet de diminuer le nombre de facteurs attribués au hasard et d'approfondir notre connaissance de la dynamique à l'échelle considérée.

Néanmoins, plutôt que de chercher à intégrer tous les niveaux d'organisation dans un super modèle de la dynamique de la végétation, il apparaît essentiel, dans un premier temps, de comprendre les lois générales qui gèrent la dynamique à une échelle choisie. L'approche réductionniste des communautés depuis Gleason a provoqué un éclatement dans l'étude des mécanismes impliqués au cours de la succession et a repoussé la perspective qu'il puisse y avoir un certain nombre de lois qui régissent la succession en général quelles que soient les composantes végétales impliquées et surtout que certaines de ces lois puissent s'appliquer à plusieurs échelles d'organisation du végétal. Il serait utile de comprendre fondamentalement ce qu'est le phénomène de succession avant de vouloir considérer dans un super modèle l'ensemble de ce qui peut l'influencer. Cette compréhension devrait faciliter l'élaboration de modèles successionnels «globaux» qui s'appliqueraient dans plusieurs contextes. De tels modèles pourraient servir de base à l'élaboration de modèles plus spécifiques, selon des contextes biophysiques particuliers, en leur permettant une relative simplicité tout en rendant compte d'une grande part de la complexité de la dynamique observée.

La recherche d'une compréhension du phénomène même de la succession végétale nous ramène donc aux quatre forces citées par Barbour *et al.* (1987) et à l'importance de la reconnaissance 1) de la nature des éléments qui composent le système, en l'occurrence les espèces végétales et 2) de la nature des interactions qui les lient. Or, la nature des interactions découle directement de la nature même des organismes en cause. La reconnaissance des caractéristiques des espèces végétales s'avère donc être de toute première importance.

I.3. D'une analyse partielle vers une analyse globale

Dans le cadre des travaux sur les successions, les caractères descriptifs de la végétation ont été choisis en fonction des mécanismes étudiés. Par exemple, reconnaissant la compétition pour la lumière comme un des mécanismes les plus importants de la succession (Horn 1971), les caractères des espèces qui ont été étudiés de façon prioritaire sont: le taux de croissance en hauteur des arbres, leur hauteur maximale, la disposition et l'étalement de leur feuillage, leur longévité, etc. (Horn 1971; Yamamura *et al.* 1993). Dans ce cas particulier, on s'est intéressé prioritairement aux valeurs maximales d'étalement de la cime dans l'espace et à sa vitesse d'accroissement en volume, ce qui permettait déjà une comparaison entre les espèces à un moment donné de la succession.

Si par ailleurs on considère un autre mécanisme de la succession, comme l'implantation différentielle des espèces, l'attention est alors prioritairement portée sur l'effort de reproduction sexuée des espèces, l'efficacité du mode de dispersion des graines, l'âge à maturité sexuelle, la longévité, le potentiel de reproduction végétative, les conditions environnementales favorables à l'implantation, la germination de la graine, le développement de la jeune plantule (Pickett *et al.* 1987; Barbour *et al.* 1987). S'ajoute ici toute la dimension du cycle de vie des espèces végétales (life history). L'étude morcelée du phénomène de la succession au travers de chacun de ses mécanismes pris individuellement a mené à une étude parallèle tout autant morcelée des caractères de la végétation. Van Andel *et al.* (1993) insistent sur l'importance d'étudier toute la diversité des mécanismes impliqués au cours de la succession végétale en ne se limitant pas au seul mécanisme de compétition pour la lumière. La considération des multiples facettes de la dynamique successioneuse demande de se pencher sur l'ensemble des caractères propres aux arbres et aux caractéristiques de leur développement. En définitive, le développement d'une vision globale des mécanismes de la succession appelle au développement d'une vision globale des

caractéristiques des organismes impliqués. Considérons la grande diversité des caractères observés jusqu'ici chez les arbres et évaluons le sens de l'information qu'ils nous donnent.

I.4. Diversité des caractéristiques de l'arbre

La structure d'un arbre peut être abordée selon plusieurs approches, tout dépendant du point de vue de l'observateur. Nous avons inventorié celles qui ont été utilisées pour la description d'arbres dans le cadre d'études sur les successions végétales ou de l'architecture des arbres. Nous les avons réunis dans un même tableau (tableau I) afin de trouver les correspondances entre elles.

De façon générale, la structure d'un arbre peut être considérée soit du point de vue de son organisation soit du point de vue de ses dimensions (tableau I). L'un fait appel aux relations qui existent entre les parties constituantes de la structure de l'arbre tandis que l'autre rend compte des rapports d'importance entre la structure de l'arbre considérée comme un tout et les éléments qui constituent son environnement. Les aspects dimensionnels de la structure sont ici considérés dans un sens très large, faisant référence à toute mesure de l'expansion et de l'occupation de l'espace-temps par un organisme et ses extensions (drageons, graines, etc). Les dimensions sont exprimées en valeurs quantitatives absolues, faisant référence à des échelles de mesure conventionnelles. Ces valeurs d'importance sont classées en quatre catégories: a) les dimensions dans l'espace, b) la masse, c) le temps et d) l'efficacité de la reproduction (tableau I). Les dimensions dans l'espace sont prises soit de façon linéaire (hauteur, diamètre), soit en termes de surface (surface foliaire ou projection du recouvrement au sol), soit en termes de volume. La mesure, sous tous ses aspects, permet la comparaison fine de caractères isolés entre différentes espèces. Ces valeurs d'importance des organismes sont généralement prises en considération dans la modélisation de la succession (Shugart & West 1980). La plante est généralement considérée comme une structure qui prend de l'expansion et dont l'influence sur son environnement et les organismes qui l'entourent dépend de l'amplitude et de la durée de cette expansion.

TYPE D'APPROCHE		ORGANISATIONNELLE Forme, Architecture		DIMENSIONNELLE
		QUALITATIVE	QUANTITATIVE Valeurs relatives	QUANTITATIVE Valeurs absolues
STATIQUE	PARTIELLE	<p>A. Présence/Absence d'organes différenciés:</p> <ul style="list-style-type: none"> # <u>branche</u> # <u>axe plagiotrope ou orthotrope</u> # rameau court # stipules, préfeuilles, hétérophyllie # fleurs <p>B. Agencement relatif d'organes différenciés:</p> <ul style="list-style-type: none"> # feuille/axe: phyllotaxie - feuille/arbre: disposition du feuillage "monolayered" ou "multilayered" (Horn, 1971) - axe2/axe 1: <ul style="list-style-type: none"> # <u>position des branches: terminale ou latérale</u> # <u>monopode ou sympode</u> - "excurent" ou "decurent" (Zimmerman et Brown, 1971) - symétrie radiale et dorsi-ventrale - symétrie longitudinale et latérale # fleur/axe: <u>floraison terminale ou latérale</u> - fleur/unité architecturale: stade de maturité sexuelle <p>C. Rythmes et niveaux d'organisation</p> <ul style="list-style-type: none"> # <u>croissance rythmique ou continue</u> - croissance déterminée ou indéterminée # ramification proleptique ou sylleptique # <u>ramification rythmique, continue ou diffuse</u> - nombre de niveaux d'organisation dans la structure - réitération totale et partielle dans la cime - régénération végétative (rejet, marcotte, drageon) 	<p>A. Présence (nombre):</p> <ul style="list-style-type: none"> # nb d'entre-noeuds/u.c. # nb d'u.c./axe # nb branches/u.c. - taux de bifurcation (Oohata et Shidei 1971) <p>B. Position relative:</p> <ul style="list-style-type: none"> - angle de la branche avec le tronc - inclinaison du tronc - hauteur de la première branche - hauteur de la première fourche <p>C. Dimensions relatives dans l'espace:</p> <ul style="list-style-type: none"> # rapports de longueur # rapports de diamètre <p>D. Masses relatives:</p> <ul style="list-style-type: none"> - rapports de biomasse <p>E. Temps (âges relatifs)</p> <ul style="list-style-type: none"> # rapport de durée de vie des axes (ou des feuilles selon les axes) 	<p>A. Dimensions dans l'espace:</p> <ul style="list-style-type: none"> - hauteur, longueur - hauteur maximale - taux de croissance moyen - surface foliaire - projection au sol et densité du feuillage - diamètre, accroissement latéral annuel moyen - diamètre maximal <p>B. Masse:</p> <ul style="list-style-type: none"> - biomasse totale - taux moyen d'accumulation de biomasse <p>C. Temps (âge):</p> <ul style="list-style-type: none"> - âge maximum (longévité) - âge à maturité sexuelle <p>D. Efficacité de la reproduction sexuée:</p> <ul style="list-style-type: none"> - dispersion des graines (distance) - effort de reproduction sexuée (nombre de graines)
	GLOBALE	<p>A. Arbre considéré comme un tout: Silhouette</p> <p>B. Arbre considéré à partir de l'organisation de ses parties: Architecture de l'arbre (selon Hallé et Oldeman, 1970; Hallé et al., 1978) à un moment fixe</p>		Quantification de tous les caractères de la structure avec rapports de mesure (étape dans deReffye et al., 1986)
DYNAMIQUE	PARTIELLE	Ex: Suivi de l'envahissement de la cime par la floraison (Barthélémy, 1988)	<p>Courbe du comportement de production de biomasse (Doyon et al., 1991; Oldeman, 1974)</p> <p>Ex.2: Évolution des rapports de diamètre en cours de développement</p>	<p>Ex.1: Valeurs absolues de biomasse en fonction de l'âge ou de la hauteur (étape dans Doyon, et al., 1991)</p> <p>Ex.2: Changements du taux de croissance en fonction du temps</p>
	GLOBALE	(*) Mode de développement architectural (Hallé et Oldeman 1970, Hallé et al. 1978, Édelin 1977):	-> Étape intermédiaire ----->	(**) Modélisation du mode de développement à l'ordinateur (deReffye et al., 1986)

(*) : valable à l'échelle de l'espèce

(**) : valable seulement pour le clone étudié

caractère: caractère inclus dans la définition des modèles architecturaux (Hallé et Oldeman, 1970; Hallé et al., 1978)

: caractère considéré dans la description de l'unité architecturale (Édelin, 1977; Barthélémy et al., 1989)

Tableau I. - Catégorisation des caractères descriptifs de la structure de l'arbre et de son développement

Par ailleurs, l'organisation de la structure est liée au fonctionnement même de l'organisme. Elle se reflète dans la forme générale de l'arbre et dans l'agencement relatif de ses parties. La forme de l'arbre entier est donnée par sa silhouette. Celle-ci fait appel aux contours grossiers de l'arbre et porte généralement sur sa partie feuillée. Hightshoe (1988) reconnaît par exemple trois types de silhouettes chez les arbres de milieux ouverts: «columnar», «obovoid» et «ovoid». Néanmoins, en forêt on considère que la silhouette de l'arbre reflète surtout les limites de l'expansion de sa cime et de la survie de ses branches qui sont dues à la compétition et au manque de lumière. Dans ces conditions, elle est moins susceptible de refléter les caractères propres de l'espèce et on aura surtout recours à l'architecture pour caractériser le mode d'organisation de l'arbre.

L'architecture d'une plante repose sur la nature et l'agencement relatif de chacune de ses parties (Édelin 1984). Dans le cadre des recherches sur les successions menées en régions tempérées, elle a le plus souvent été étudiée de façon fragmentaire (approche partielle) et statique en vue de distinguer les espèces d'arbres selon leur statut successional. Certains auteurs, par exemple, l'ont abordée exclusivement sous l'angle de la disposition du feuillage (surface assimilatrice) dans la cime. Ainsi, Horn (1971) distingue les arbres monoétagés des arbres multiétagés. Les uns ont les feuilles densément regroupées en une seule couche, tandis que les autres ont les feuilles dispersées et disposées selon plusieurs couches (Horn 1971). Borchert & Slade (1981) notent, pour leur part, l'influence des rameaux courts et des rameaux longs sur la disposition du feuillage. Yamamura *et al.* (1993) s'attardent à la surface d'assimilation (projection du feuillage au sol et recouvrement des feuilles) et à l'inclinaison du tronc. D'autres auteurs décrivent l'architecture de l'arbre à partir d'un aspect particulier de la disposition relative de ses axes. Ainsi, Zimmerman & Brown (1971) distinguent deux formes: «excurrent» et «decurent». Chez la première le tronc dominant est bien différencié des branches latérales, tandis que chez la deuxième de nombreuses branches maîtresses se partagent la dominance et poussent verticalement. Oohata & Shidei (1971) appliquent aux arbres la notion de taux de bifurcation qui à l'origine fut pensée pour

l'étude des cours d'eau (Horton 1945). Le taux de bifurcation est un indice du degré de ramification. Plus un axe porte un grand nombre de branches, plus son taux de bifurcation est élevé. De leur côté, Stevens & Perkins (1992) décrivent l'architecture des arbres en termes de rapport de diamètres entre les branches et le tronc, Honda (1971) par les angles d'embranchement et la longueur des branches, Küppers (1985) par la symétrie longitudinale (basi-, méso-, acrotonie) ou latérale (épi-, hypotonie) des axes, etc. Certaines de ces méthodes rendent compte de l'architecture des arbres d'une façon qualitative (forme, symétrie, disposition du feuillage), d'autres sont quantitatives (rapports de longueurs, de diamètres, de nombre, angles) et font alors appel à des valeurs relatives contrairement aux mesures de dimension qui sont représentées par des valeurs quantitatives absolues (tableau I). Mais que l'approche soit qualitative ou quantitative, ces méthodes d'analyse architecturale ont toutes en commun d'avoir été appliquées à la structure de l'arbre d'un point de vue statique uniquement, sans tenir compte des changements possibles de ces caractères au cours du développement. Des valeurs moyennes ou des types sont assignés à chaque espèce. Par exemple, le tremble (*Populus tremuloides* Michx.) peut être considéré comme une espèce à forme multiétagée, «excurrent», à taux de bifurcation élevé et au rapport de diamètre branches tronc faible.

Au-delà de la structure, certaines caractéristiques du développement des arbres ont été explorées en fonction du statut successional des espèces. Mais tout comme pour la structure de l'arbre, les caractéristiques du développement ont été abordées de façon très sommaire et statique. L'intérêt a surtout porté sur les caractéristiques de la croissance en hauteur: taux d'allongement annuel (valeur d'importance, approche quantitative) et mode de croissance déterminé ou indéterminé (mode d'organisation, approche qualitative) (tableau I). Des valeurs moyennes et des caractères fixes ont généralement été assignés aux espèces. Outre ces méthodes d'approche statique, quelques rares études ont abordé la nature dynamique du développement des arbres dans le contexte des successions végétales. Un exemple est l'étude de Doyon *et al.* (en prép.) sur la production de biomasse des arbres et ses changements au

cours du temps; elle montre que le patron de production diffère selon le statut successional de l'espèce dans la région tempérée du sud-ouest du Québec.

L5. Vers une vision globale de l'arbre - Corrélations et stratégies

Plusieurs travaux ont permis de faire des liens entre certains caractères isolés de la structure d'un arbre. Par exemple, Stevens & Perkins (1992) établissent la corrélation entre la hauteur des arbres et la grosseur relative de leurs branches. L'exploration de la forme et du développement de l'arbre, parallèlement à l'étude de son mode de reproduction et des caractéristiques de son cycle (ou de son implantation), permet de faire des corrélations entre les différentes fonctions de l'organisme (reproduction et développement végétatif) et de reconnaître des «stratégies». MacArthur & Wilson (1967) reconnaissent par exemple les stratégies «r» et «K». Les espèces de stratégie «r» auraient une croissance rapide, une reproduction sexuée rapide et efficace et une durée de vie courte. Les espèces de stratégies «K» auraient au contraire une croissance lente, une maturité sexuelle tardive, une production annuelle de graines plus faible et une grande longévité. Grime (1977), pour sa part, parle des trois stratégies: «ruderal», «stress tolerant» et «competitive». La première rejoint les caractéristiques de la stratégie «r» mais il ne l'attribue qu'aux herbes, tandis que les arbres répondraient aux deux dernières stratégies. L'ensemble des caractères retenus pour dégager des stratégies de développement chez les arbres sont de nature statique et ne concernent généralement pas l'architecture des arbres mais font plutôt appel à des valeurs quantitatives absolues (approche dimensionnelle).

On fait un rapprochement entre les stratégies adoptées par les espèces et leur position dans la série successionale. Nous avons regroupé dans le tableau II un ensemble de caractéristiques attribuées aux espèces de début de succession et de fin de succession. Nous avons joint à cette liste l'apport de quelques études effectuées en régions tropicale et subtropicale.

En région tempérée, Canham (1988) pousse plus loin la discrimination des stratégies en reconnaissant deux stratégies différentes chez les espèces d'ombre (ou de fin de succession).

Tableau II. - Caractéristiques des espèces d'arbres selon leur statut successional

Milieu	Espèce de début de succession	Espèce de fin de succession	Auteur
TEMPÉRÉ	- à petites feuilles, nombreuses, orientées au hasard, qui se font de l'ombre - multiétagé	- à feuilles plus grandes, moins nombreuses, disposées dans un plan, à recouvrement limité - monoétagé (*)	Barbour et al., 1987 Horn, 1971
	r-selected: - croissance rapide - courte durée de vie - grande allocation de ressource à la reproduction sexuée - taux photosynthétique élevé	K-selected (climax): - croissance lente - longue durée de vie - faible allocation annuelle d'énergie dans la reproduction sexuée - Taux photosynthétique plus bas - graines plus lourdes et dispersées par les animaux	Barbour et al., 1987
	- espèce tolérante au stress - pousse rapidement - pousse moins haut - longévité moindre - grande dispersion de graines	- espèce moins tolérante au stress - pousse moins vite - pousse plus haut - longévité plus grande - moins de dispersion de graines	Drury et Nisbet, 1973
	croissance indéterminée pousse plus et plus longtemps dans la saison	croissance déterminée pousse moins sur une moins grande période dans la saison	Marks, 1975
	taux de bifurcation élevé	taux de bifurcation bas	Whitney, 1976
	forte production de biomasse à bas âge	faible production de biomasse à bas âge	Doyon et al. (en prép.)
SUB-TROPICAL	- croissance indéterminée - pousse plus et plus longtemps dans la saison - plus de rythmicité de la croissance dans la saison - syllepsie - pousse plus en hauteur que latéralement - cime plus allongée et étroite - plus grande production et plus grand taux de remplacement des feuilles	- croissance déterminée - pousse moins et moins longtemps dans la saison - moins de rythmicité de la croissance dans la saison - prolepsie - pousse latérale favorisée - taux de bifurcation variable selon que l'espèce se développe en forêt ou en milieu ouvert (plasticité) - cime plus courte et plus large - plus faible production et plus faible taux de remplacement des feuilles	Boojh et Ramakrishnan, 1982a, 1982b
TROPICAL	- graine petite, à longue durée de vie, dormance à déterminisme exogène, germination rapide - croissance en hauteur rapide - se ramifie très tôt - ne réitère pas adaptativement - biomasse surtout investie dans la partie aérienne - système racinaire peu important et superficiel - surface foliaire importante par rapport à la densité du feuillage - feuilles évitent le chevauchement (*) - feuilles constamment renouvelées - sexualité apparaît très tôt - réponses végétatives après traumatismes importants		Sanoja, 1985
	- hauteur de 10 à 20m. - grande aire de distribution - taux de croissance très rapide - espérance de vie de 10 à 20 ans - très intolérante à l'ombre - plantules peu abondantes - graines et fruits de petites dimensions - longue durée de vie des graines dans le sol - bois du tronc très léger	- hauteur de 30 à 45m. - aire de distribution réduite - Taux de croissance très faible - espérance de vie de 100 à 1000 ans - tolérante à l'ombre - plantules abondantes - graines et fruits de grandes dimensions - courte viabilité des graines - bois du tronc dur et pesant	Budowsky 1965, cité par Oldeman 1990

(*) Noter qu'en région tropicale l'évitement du chevauchement des feuilles est observé chez les espèces de début de succession tandis qu'en région tempérée on l'observe chez les espèces de fin de succession (disposition du feuillage monoétagé).

Il compare le développement de deux espèces, le hêtre (*Fagus grandifolia* Ehrh.) et l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.), et montre que la première pousse mieux à la pénombre tandis que la deuxième profite mieux de la lumière des trouées. Il émet l'hypothèse que certaines espèces d'ombre peuvent être favorisées quand il y a peu de perturbations tandis que d'autres seraient favorisées par les trouées.

La reconnaissance de stratégies représente une amorce de définition de modèles du développement des arbres à partir de caractères jugés importants par rapport au phénomène de succession. Une considération plus complète des multiples caractères du développement de l'arbre et une intégration de ces connaissances autour d'une vision globale de l'arbre permettrait d'intégrer dans la définition des stratégies la dimension dynamique organisationnelle de l'arbre. Ceci permettrait de mieux comprendre les stratégies dans leur ensemble et d'explorer plus à fond leur rôle dans la succession.

L.6. Limites de l'approche statique de l'arbre

On découvre progressivement les limites des méthodes utilisées pour rendre compte des caractéristiques de la structure et du développement des espèces d'un point de vue statique uniquement. Par exemple, les travaux de Whitney (1976), suggèrent que le taux de bifurcation soit une valeur caractéristique et constante de l'espèce; il attribue aux espèces de début de succession un haut taux de bifurcation et aux espèces tolérantes à l'ombre un taux bas (tableau II). Ces conclusions découlent toutefois d'études effectuées sur un nombre restreint d'espèces à un moment donné de leur développement. Steingraeber *et al.* (1979) ont tôt fait de remettre en question l'idée que le taux de bifurcation puisse être constant pour une espèce. Ils montrent que ses valeurs sont très variables chez l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) selon le milieu dans lequel il pousse. Cette espèce présente un taux particulièrement élevé en milieu ouvert comparativement au milieu fermé. La constance du taux de bifurcation a également été remise en question par Borchert & Slade (1981) qui montrent que le taux peut varier à l'intérieur de la cime d'un arbre et entre les arbres d'une même espèce poussant dans des milieux différents.

De la même façon, la forme «excurrent» ou «decurrent» ne semble pas être un caractère stable pour l'espèce. Zimmermann & Brown (1971) ont noté chez plusieurs espèces feuillues des régions tempérées (*Acer saccharum* Marsh., *Carya cordiformis* (Wang.) K. Koch, *Ulmus americana* L.) un changement avec l'âge de la forme «excurrent» à «decurrent». Le taux d'allongement d'un arbre peut également varier en fonction de son âge, de même que le mode de croissance (déterminé vs indéterminé). Steingraeber (1982) montre par exemple que les érables à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) ont une croissance déterminée en bas âge et qu'à partir du moment où leurs unités de croissance produisent plus de quatre entrenœuds à la fois, ils présentent une croissance indéterminée.

La simulation du développement de l'arbre sur ordinateur met aussi en évidence les limites d'une approche statique de la plante. Par exemple, Honda (1971) simule le développement d'arbres théoriques en faisant varier le rapport des longueurs du tronc et des branches et l'angle qui les sépare. Dans chaque cas, le rapport des longueurs et l'angle demeurent constants tout au long du développement de l'arbre. Par son étude, il met en évidence l'importance de ces deux caractères dans le développement de l'arbre mais surtout le fait qu'une petite différence répétée de nombreuses fois peut mener à de grandes différences dans la forme finale de l'arbre. Honda & Fisher (1979) réajustent le modèle théorique utilisé par Honda (1971) en induisant un changement d'orientation par rapport à l'horizontale dans le développement des branches. La simulation obtenue s'apparente grandement au développement de jeunes *Terminalia*. Toutefois, Borchert & Slade (1981) notent que ces modèles théoriques ne s'appliquent qu'aux jeunes arbres et ne sont plus valables à partir d'une certaine taille. Honda (1971; Honda & Fisher 1979) pose comme règle dans ses modèles théoriques que les rapports de longueurs et l'angle entre les branches et l'axe principal sont constants tout au long du développement de l'arbre. Une telle conception statique de l'architecture de l'arbre ne rend pas compte des changements des caractéristiques organisationnelles que l'arbre peut subir au cours de son développement. L'architecture, de même que toutes les caractéristiques du développement de l'arbre et de sa structure en général sont susceptibles de connaître des changements au cours de la vie de l'arbre. Pour pouvoir les caractériser de façon à ce qu'ils soient représentatifs d'une espèce, ils doivent nécessairement être considérés d'un point de vue dynamique.

L7. Proposition d'une méthode d'approche globale et dynamique de l'arbre

Dans le cadre d'études sur les successions végétales, nous avons mis en évidence le besoin d'une approche globale et dynamique des caractéristiques de l'arbre, ceci dans le but de parfaire la reconnaissance des caractéristiques propres aux espèces afin de mieux cerner leur rôle dans la dynamique successionnelle. La seule approche, à notre connaissance, qui semble répondre à ces critères est l'approche architecturale de Hallé & Oldeman (1970; Hallé *et al.* 1978) (tableau I). Inspirée des idées de Corner (1949, 1953, 1954), elle se développe depuis plus de vingt ans en régions tropicales (Hallé & Oldeman 1970; Hallé *et al.* 1978; Oldeman 1974; Édelin 1977, 1984, 1991; Barthélémy 1988) où se retrouve la plus grande diversité de formes végétales. Appliquée d'abord aux structures aériennes des arbres, elle a ensuite été mise à profit dans l'étude d'une variété de systèmes ramifiés tels les herbes (Jeannoda-Robinson 1977), les lianes (Coudurier 1992; Cremers 1983, 1984), les systèmes racinaires d'arbres (Atger 1992) et les coraux (Dauget 1986).

L'analyse architecturale repose sur l'observation de caractères morphologiques et le suivi de leur évolution dans le temps et dans l'espace au cours du développement de la plante et mène à l'intégration de leurs rapports de corrélation sous forme de modèles architecturaux. Pour Hallé et Oldeman (1970; Hallé *et al.* 1978; Hallé & Édelin 1986), le suivi du développement architectural d'une plante passe par l'étude de quatre critères architecturaux: 1. le mode de croissance (rythmique ou continu), 2. le mode de ramification de l'appareil végétatif aérien (présence ou absence; terminale ou latérale; monopodiale ou sympodiale; rythmique, continue ou diffuse; sylleptique ou proleptique), 3. la différenciation morphologique des axes en croissance (orthotropie ou plagiotropie) et 4. la position de la sexualité (terminale ou latérale). L'ensemble de ces critères rend compte du comportement des méristèmes apicaux de la plante. Le suivi du développement architectural équivaut en quelque sorte à la reconnaissance de la séquence comportementale des méristèmes. Suite à de nombreuses

observations sur le terrain, Hallé et Oldeman (1970; Hallé *et al.* 1978) notent qu'un nombre restreint de 23 modèles architecturaux se retrouve dans la nature malgré une combinaison possible de caractères (critères architecturaux) de l'ordre de plusieurs centaines. Cette constatation suggère 1. que la construction des arbres répond à des lois organisationnelles, et 2. que les forces (intrinsèques et extrinsèques) qui ont influencé le sens de l'évolution ont contraint l'ensemble des végétaux à se conformer à un nombre limité de modèles de construction, indépendamment des liens phylogénétiques entre les espèces (Hallé & Oldeman 1970). Quelques exemples de modèles apparaissent à la figure 1. Notons que la représentation graphique n'illustre ici que la phase ultime d'une mise en place progressive de la structure de la plante selon un modèle de croissance.

L'avancement des travaux de recherche dans le domaine de l'architecture des arbres, depuis la parution de la première synthèse de Hallé et Oldeman (1970), a permis de mettre en lumière des règles de construction des plantes qui dépassent aujourd'hui la seule reconnaissance du modèle. De nombreux concepts théoriques ont été élaborés et rendent compte de notre compréhension grandissante de l'architecture des plantes. Oldeman (1974) a défini la réitération comme étant la répétition d'un même modèle dans la structure d'une plante. Plusieurs modes de réitération sont reconnus (Castro e Santos 1980; Édelin 1986). La réitération peut se faire en réponse à un traumatisme, sous l'effet de changements des conditions de l'environnement ou tout simplement faire partie intégrante du développement caractéristique de la plante. On lui attribue généralement un caractère opportuniste (Hallé *et al.* 1978).

Deux espèces se conformant à un même modèle peuvent présenter des différences architecturales. Édelin propose en 1977 le diagramme architectural, aujourd'hui appelé unité architecturale (Barthélémy *et al.* 1989), comme étant l'expression spécifique d'un modèle. Il montre que certains caractères, tels la durée de vie relative des axes ou le nombre

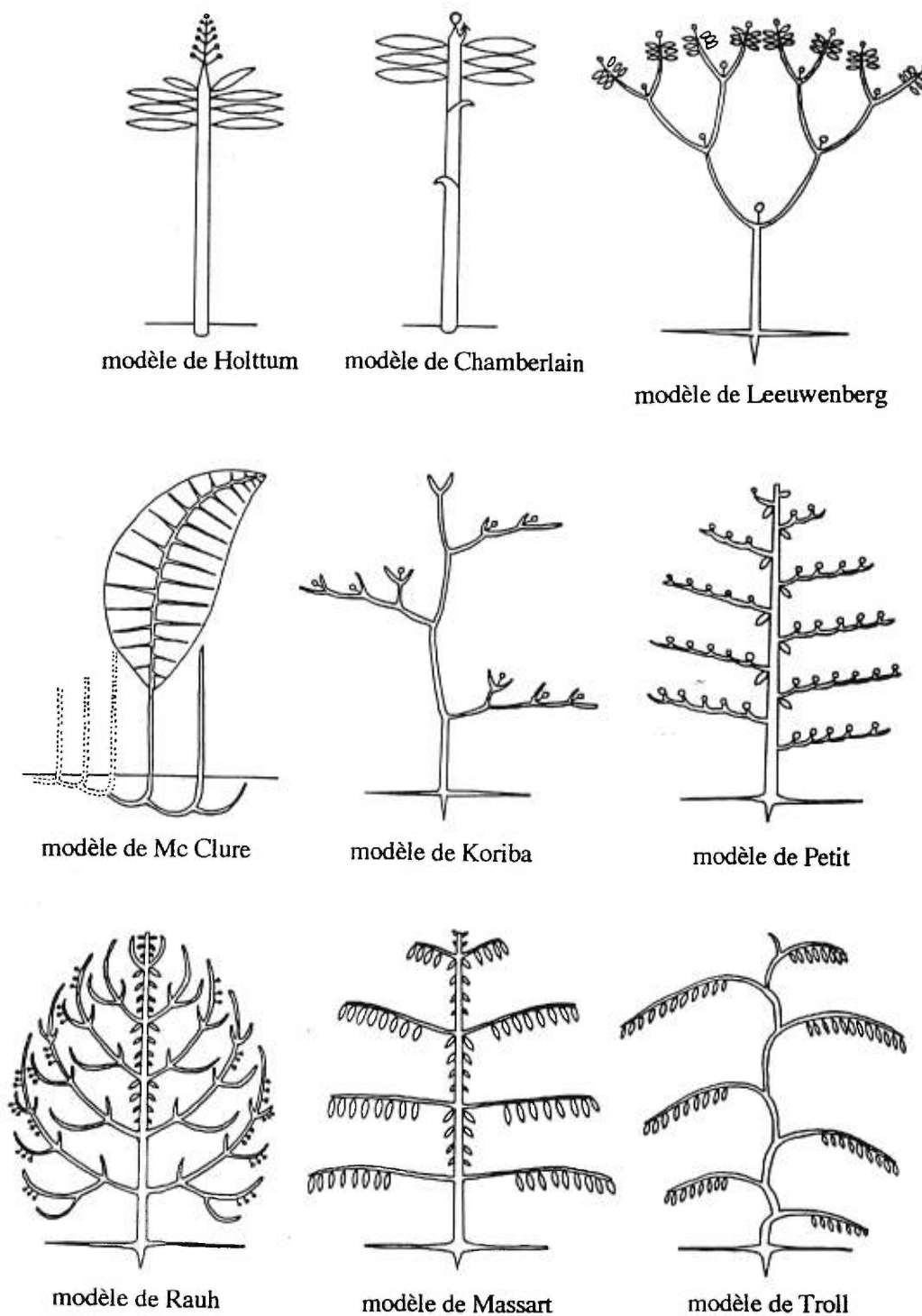


Figure 1.- Représentation graphique de quelques modèles architecturaux.
Tiré de Hallé *et al.* (1978).

d'ordres de ramification, peuvent donner des résultats très différents d'architectures chez des espèces du même modèle tout en faisant partie du mode de développement caractéristique de l'espèce. L'unité architecturale est décrite à partir des traits propres à chacun des ordres de ramification qui la composent. Aux quatre critères architecturaux de base qui ont servi à la définition du modèle, s'ajoutent tous les caractères qualitatifs et quantitatifs susceptibles d'aider à caractériser les différents types d'axes. Dans le tableau I, nous en avons identifié quelques-uns par le signe #. La description de l'unité architecturale peut prendre la forme d'un tableau et ses règles de construction peuvent être illustrées par un dessin schématique.

Lorsque la répétition d'une même unité architecturale dans la structure d'une plante se fait de façon ordonnée, un deuxième niveau d'organisation apparaît (Barthélémy 1990; Hallé 1986) et peut donner lieu à la reconnaissance d'une unité architecturale d'ordre supérieur (Caraglio & Édelin 1990; Hallé 1986; Millet & Ouellet 1992). Plusieurs niveaux d'organisation peuvent ainsi être perçus dans la structure d'un arbre avec une unité architecturale caractéristique à chaque niveau; chaque unité architecturale pouvant se conformer à un modèle architectural différent (Millet & Ouellet 1992). Aujourd'hui, l'unité architecturale se définit comme une structure hiérarchisée, à une ou plusieurs catégories d'axes différenciés, dont les limites sont marquées par une discontinuité de la hiérarchie dans le développement de la plante. La séquence complète du développement d'une espèce (figure 2), se résumant à la mise en place d'une ou plusieurs unités architecturales successives et aux modalités de la réitération, est l'expression de la métamorphose architecturale de l'espèce (Hallé & Ng 1981; Édelin 1984). Celle-ci peut montrer des variantes selon les espèces, même si elle mène parfois à l'expression finale d'un même mode de construction. Enfin, Édelin propose en 1991 que le caractère monopodial ou sympodial d'une structure ne soit pas aussi important que son caractère hiérarchique ou polyarchique dans la discrimination des architectures. Il introduit le concept de plan d'organisation et montre que l'architecture d'une plante est continuellement en oscillation entre les deux plans hiérarchique et polyarchique.

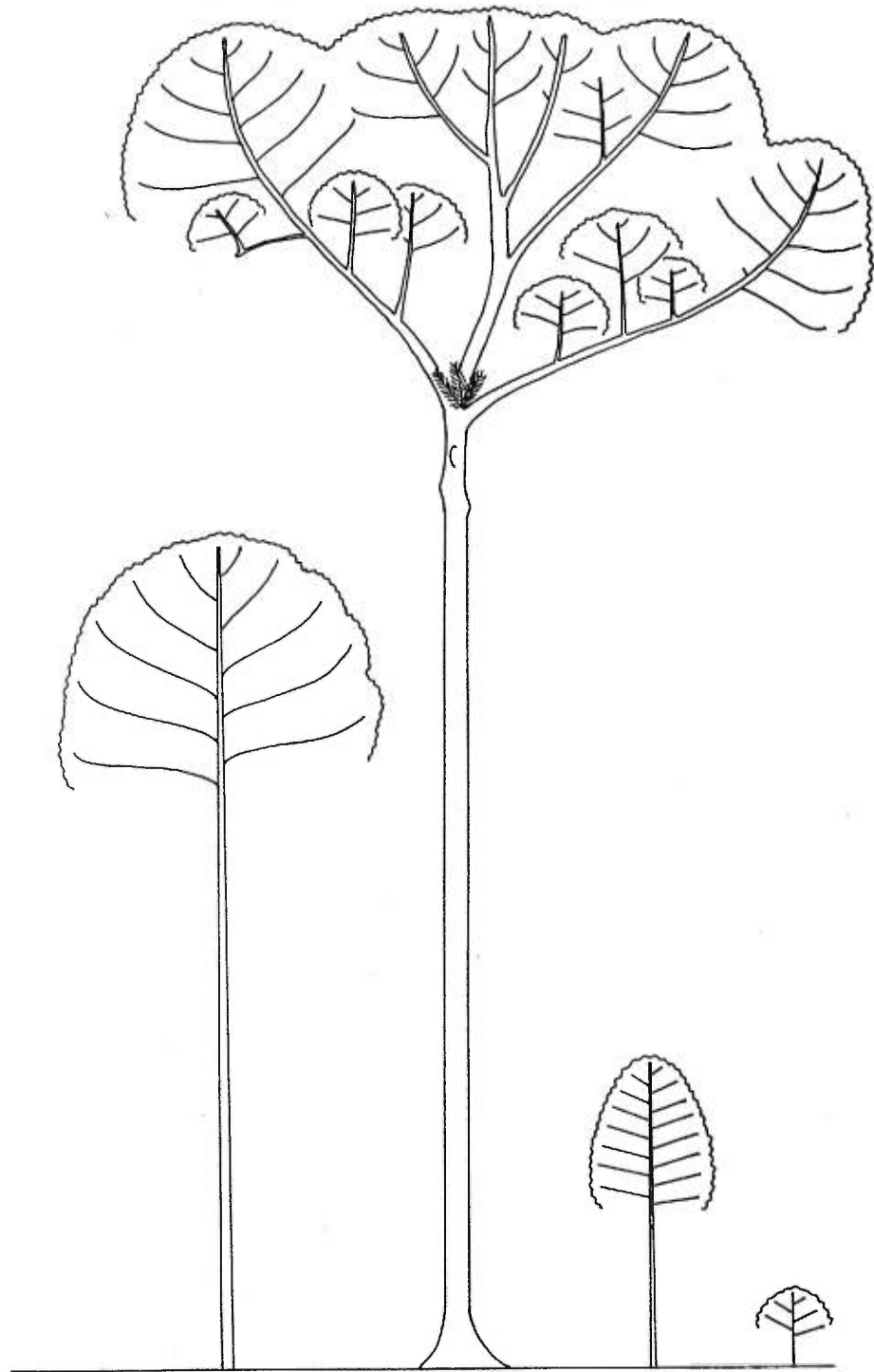


Figure 2.- Exemple de schéma architectural.- Tiré de Édelin (1987)

La considération de tous ces concepts nous permet aujourd'hui d'intégrer de nombreux aspects de l'architecture des arbres dans une vision globale de leur développement. On est ainsi à même de définir les règles de construction caractéristiques de l'espèce. Les conditions du milieu influencent l'expression de l'architecture de l'arbre en accélérant ou en retardant, par exemple, la progression d'une phase de développement vers une autre, néanmoins la séquence d'apparition des différentes phases de développement demeure relativement stable pour une espèce. L'expression finale de la plante peut varier selon les conditions qui l'ont modelée mais répond vraisemblablement aux mêmes lois de construction mises à jour par l'analyse architecturale. Ces lois peuvent être résumées soit graphiquement à l'aide d'une séquence de dessins schématiques, soit textuellement sous la forme d'autant de tableaux qu'il y a d'unités architecturales. Mais elles trouvent leur pleine expression dans un exposé détaillé du mode de développement de l'espèce ou sous la forme d'une simulation par ordinateur après transcription des données en langage mathématique et informatique (de Reffye *et al.* 1986, 1991).

L8. Rapprochements entre l'architecture et l'écologie des espèces

Depuis le développement du domaine de l'architecture des végétaux (sensu Hallé *et al.* 1978), la question suivante est soulevée: l'architecture d'une plante peut-elle avoir une fonction adaptative vis-à-vis de conditions environnementales particulières? Cette question a été peu explorée jusqu'à présent. On s'est surtout limité à la considération des modèles architecturaux et à leur répartition. Hallé & Oldeman (1970) ont noté qu'en forêt tropicale, tous les modèles se retrouvent sous forme arborescente. Le climat favorable et relativement constant de ces régions permet vraisemblablement à toute une diversité de formes de s'exprimer. En régions tempérées, cependant, les arbres n'expriment qu'un nombre limité de modèles (Rauh, Massart, Troll) (Hallé & Oldeman 1970). Il semble que seules les espèces dont le potentiel de développement les rend suffisamment compétitives et tolérantes ont pu y survivre. «It does seem reasonable to assume that in order to survive in a competitive and restrictive environment, plant form must confer functional benefits»⁽¹⁾ (Tomlinson 1982).

Hallé *et al.* (1978) ont tenté de faire un rapprochement entre les modèles architecturaux et les stratégies «r» et «K». Toutefois, les liens n'ont pu être démontrés clairement que dans des cas exceptionnels. Par exemple, le modèle de Holttum peut clairement être associé à la stratégie «r». Fournier (1979) a révisé les données accumulées sur l'architecture des espèces arborescentes et a tenté de corréler les modèles à des biotopes spécifiques. Elle reconnaît certaines associations entre des critères architecturaux pris isolément et les conditions de l'environnement. Par exemple, l'orthotropie est le plus souvent associée à des conditions de luminosité intense et la plagiotropie à des conditions ombragées. La prolepsie est associée à des facteurs limitatifs et perçue comme un mécanisme qui permet la synchronisation de la croissance avec les conditions favorables intermittentes (Fournier 1979). À l'échelle des modèles, elle note une plus grande fréquence d'apparition de certains modèles par rapport à

(1) Il semble raisonnable d'assumer que pour survivre dans un environnement compétitif et restrictif, la forme doit fournir à la plante des bénéfices fonctionnels.

d'autres dans certains milieux. Par exemple, le modèle de Nozeran est corrélé aux sous-bois de la forêt tropicale humide et le modèle de Attims aux mangroves (Fournier 1979). Néanmoins, il semble que la seule considération des modèles architecturaux ne suffise pas pour rendre compte des liens entre le statut écologique d'une espèce et son architecture. Hamilton (1985) est d'avis que les modèles architecturaux de Hallé & Oldeman (1970) ne reflètent pas directement la géométrie adaptative des plantes matures (Horn 1971) qui, elle, peut être d'un plus grand intérêt pour les écologistes. Fisher & Hibbs (1982) partagent le même avis. Ils démontrent par leur étude comment plusieurs espèces du même modèle architectural peuvent adopter des formes de croissance très différentes. Selon eux, «model of a species and its strategy (niche, the life history, etc.) have little or no relationships because tree form and leaf distribution are so plastic»⁽²⁾ (Fisher & Hibbs 1982). Néanmoins, ils admettent que la plasticité est adaptative, qu'elle tient du génotype de l'espèce et que la réitération «is a programmed response to environmental parameters»⁽³⁾ (Fisher & Hibbs 1982). Selon Fournier (1979), même si cela ne peut pas toujours être exprimé en termes de modèle architectural, l'architecture d'une plante détermine clairement le biotope qu'elle peut occuper.

Borchert et Slade (1981) notent l'importance de considérer la différenciation entre les axes plagiotropes et orthotropes ou entre les rameaux longs et courts (caractères pris en compte lors d'une analyse architecturale), aussi bien que l'architecture globale de l'arbre pour caractériser la géométrie adaptative des arbres puisque, selon eux, ces caractères structuraux déterminent et caractérisent les potentiels de fonctionnement et de développement d'une branche. Ils montrent un intérêt marqué pour l'approche de Hallé & Oldeman. Dans le même sens, Küppers (1989) se montre également sensibilisé à l'apport de

(2) le modèle d'une espèce et sa stratégie ont peu ou pas de relations parce que la forme de l'arbre et la distribution des feuilles sont des caractères trop plastiques.

(3) est une réponse programmée aux paramètres de l'environnement.

l'architecture globale selon Hallé *et al.* (1978) dans le cadre de sa recherche sur la signification écologique des patrons architecturaux de la partie aérienne des arbres.

Le modèle reflète une partie de ce qui est propre au développement de l'espèce et n'est certainement pas sans lui fournir certains atouts pour son adaptation au milieu. Néanmoins, l'unité architecturale, le cours de la métamorphose architecturale, le mode de réitération et les niveaux d'organisation sont autant de caractères architecturaux qui complètent le portrait du mode de développement d'une espèce et qui doivent être considérés lors de la recherche des liens entre l'architecture des espèces et leur statut écologique. Le travail de Bégin (1991) est un exemple de l'apport de l'architecture globale dans le cadre de travaux en écologie. Par des analyses architecturales, complétées par des analyses dendrochronologiques, il met en évidence les particularités du mode de développement de l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP) qui lui permettent d'avoir une si grande plasticité de sa forme en régions subarctiques et qui favorisent son maintien malgré les refroidissements climatiques et les limites imposées à sa régénération sexuée. Les concepts architecturaux élaborés depuis les derniers 30 ans permettent de comprendre du point de vue de l'organisation de la structure de l'arbre ce qui favorise, chez certaines espèces plutôt que chez d'autres, une plus grande plasticité de la forme (Bégin 1991; Millet & Ouellet 1992).

Oldeman et van Dijk (1991) insèrent des caractères architecturaux, pris à plusieurs niveaux d'organisation (organes, axes, patrons d'embranchement, patrons de réitération), dans le diagnostic des «tempéraments» des arbres en forêt tropicale («hard gambler» à «hard strugglers»). La diversité des formes arborescentes étant moins grande en forêt tempérée, la classification de Oldeman & van Dijk ne suffit pas pour séparer les espèces selon leur statut successional (obs. perso. dans les forêts du sud-ouest du Québec). Des travaux supplémentaires sont nécessaires en architecture des arbres en milieu tempéré afin de mettre en lumière les liens présents entre leur mode de développement et leur statut successional.

L.9. Conclusion - Apports de l'approche architecturale des arbres dans l'étude des successions

L'approche architecturale, telle que développée par Hallé & Oldeman (1970; Hallé *et al.* 1978), est la seule à notre connaissance qui aborde de façon globale et dynamique les caractères de la structure et du développement des plantes. Elle s'avère tout-à-fait appropriée pour l'étude des caractéristiques des arbres dans l'optique de la recherche de leur rôle dans la dynamique successionnelle. On peut déjà envisager les apports de cette méthode sous trois angles: 1. dans la reconnaissance des stratégies des arbres en fonction de leur statut successional, 2. dans l'exploration de l'ajustement des formes aux conditions de l'environnement et 3. dans la comparaison de la nature de la dynamique de la végétation aux deux échelles d'intégration, arbre et communauté.

- *Définition des stratégies*: Les stratégies de croissance et de cycle de vie repérées chez les espèces arborescentes des régions tempérées selon leur statut successional (tableau II) ont été décrites jusqu'ici à partir d'une liste de caractères de nature statique uniquement (taux de croissance, longévité, etc). Une approche globale des caractéristiques de l'arbre est nécessaire pour intégrer la grande diversité de ces caractères structuraux et de développement dans la définition des modèles de croissance. Une approche dynamique des caractéristiques de l'arbre permettra d'approfondir d'un point de vue dynamique notre connaissance des stratégies et de distinguer la part de la dynamique de croissance qui découle des caractères propres de l'espèce, de celle qui dépend des seuls effets de l'environnement.

La dynamique du développement de l'individu influence nécessairement le développement de la communauté. Une meilleure compréhension de ce qui est propre à chaque espèce mènera à une meilleure compréhension des mécanismes même de la succession végétale. La succession ne pourra plus être perçue seulement comme le résultat de rapports

d'importance entre les arbres (pour ne parler que d'eux), mais aussi comme la conséquence de leurs «comportements» de croissance (ex: potentiel de se maintenir sous forme latente) et des rapports qu'ils ont entre eux.

- *Exploration de l'ajustement de la forme*: Les espèces ont un mode de développement et une organisation de leur structure qui évoluent, des potentialités qui apparaissent, disparaissent ou qui sont plus ou moins fortes selon leur stade de développement. On parle de production de feuilles, de fleurs, de racines, de potentiel de régénération végétative, de plasticité de la forme comme du potentiel d'adopter une forme latente et de reprendre la pousse en hauteur au retour des conditions favorables, de potentiel d'étendre une cime vers la lumière d'une trouée, du potentiel de remettre en place des axes feuillés sur un tronc élagué, etc. L'ajustement de la forme de l'arbre aux conditions de l'environnement se fera selon les potentialités dont il dispose. Selon l'espèce, selon le stade de développement de l'individu, l'ajustement sera différent. L'apparition d'une fourche ou l'affaissement d'un apex sont deux exemples de traits qui peuvent faire partie du mode de développement normal d'une espèce sans être symptomatiques de conditions environnementales défavorables ou au contraire, pour d'autres espèces, annoncer une dégradation de la forme de croissance et peut-être même un point de non retour. Une meilleure connaissance du mode de développement propre aux espèces apparaît comme un outil important pour une exploration éclairée des ajustements de la forme de croissance aux conditions de l'environnement. Ceci permettrait ensuite de faire a) de meilleures interprétations des formes dans une optique de reconstitution historique de la dynamique de la végétation et des conditions de l'environnement et b) de meilleures prévisions de la dynamique à venir de la forêt compte tenu de l'état actuel de la communauté et de l'environnement. Les prédictions ne doivent plus être basées uniquement sur les caractères démographiques d'une population mais aussi sur l'étude de la forme des arbres et de la régénération.

L'assignation d'un modèle dynamique à l'espèce permet d'explorer la place qu'elle occupe en tant que système dynamique au sein d'un système dynamique de plus haut niveau d'organisation, la communauté. Vraisemblablement, les modèles de l'avenir seront des modèles de modèles.

- *Comparaison de la dynamique de la végétation aux deux échelles d'organisation:* À la lumière des analyses architecturales (Hallé *et al.* 1978; Édelin 1977, 1984; etc.), on peut distinguer dans la dynamique du développement de l'individu trois principes:

1. **répétition** (d'entre-nœuds, d'unités de croissance, d'axes, d'unités architecturales).
2. **métamorphose** (différenciation, spécialisation) des unités qui composent l'organisme; la métamorphose s'est faite au cours de l'évolution et de la phylogénèse. Elle s'exprime aujourd'hui dans la succession d'unités différenciées dans l'ontogénèse de la plante.
3. **organisation** (relations physiologiques, rythmes, cycles, intégration) entre les unités qui font l'objet de répétition.

Il est intéressant de considérer la dynamique de la végétation à l'échelle de la communauté et d'y retracer les trois mêmes principes:

1. **répétition** (des individus, des espèces par reproduction sexuelle ou végétative).
2. **métamorphose** (différenciation entre les espèces qui s'est déroulée au cours de l'évolution et qui a mené à des spécialisations entre les espèces, mais qui s'observe aujourd'hui au cours de leur succession dans le temps et dans l'espace).
3. **organisation** (relations écologiques entre les espèces et les individus).

Sans vouloir restreindre notre compréhension de la dynamique à l'échelle de la communauté à ce qui est retracé à l'échelle de l'individu, le parallèle annoncé mérite d'être considéré. Il nous invite à voir la succession comme la prolongation possible d'un

phénomène qui s'exprimait déjà dans l'évolution de la structure des plantes. Il nous invite à envisager la succession comme un phénomène qui découle de la nature du vivant, au même titre que la métamorphose architecturale. Il nous invite, enfin, à concevoir qu'il puisse y avoir un certain nombre de lois communes qui s'appliquent à plusieurs échelles d'organisation du végétal. Ce qui rejoint l'énoncé des cinq attributs de tous systèmes vivants selon les règles sylvigénétiques de Oldeman (1990).

La perspective que la succession végétale puisse découler dans une certaine mesure de la nature des composantes de la communauté nous mène à proposer ici une cinquième force aux quatre forces retenues par Barbour *et al.* (1987) comme étant susceptibles d'expliquer le phénomène de succession (voir plus haut). Cette cinquième force serait un complément à l'effet de la sélection naturelle et représenterait une force interne qui découlerait de la nature même du végétal. Elle pourrait être, par exemple, une tendance des organismes à se développer et à se différencier dans un sens et par le fait même à induire, à partir de leur propre nature dynamique, le phénomène de succession.

Drury et Nisbet (1973) nous mettent sur cette piste lorsqu'ils notent la tendance que semblent avoir les espèces végétales à adopter des stratégies de développement opposées. Selon eux, la succession s'explique par cette tendance. Notons qu'elle correspond au deuxième des trois principes évoqués plus haut (tendance à la métamorphose ou différenciation), avec en plus un élément d'opposition et de complémentarité. Selon Drury & Nisbet (1973), les deux hypothèses «Dispersal mechanisms and tolerance of physical stress are correlated (together they constitute colonizing ability)»⁽⁴⁾ et «Colonizing ability and growth rate tend to be inversely correlated with size at maturity and with longevity.»⁽⁵⁾ indiquent que certaines stratégies adaptatives seraient mutuellement exclusives. Les espèces dont les graines ont un

(4) Les mécanismes de dispersion et la tolérance aux stress physiques sont corrélés (ensemble ils constituent l'habileté à coloniser).

(5) L'habileté à coloniser et le taux de croissance tendent à être inversement corrélés à la hauteur à maturité et à la longévité.

grand pouvoir de dispersion et dont les plantules poussent rapidement dans des conditions difficiles ne peuvent pas, en plus, donner de grands individus qui vivent longtemps. La croissance en hauteur et la longévité seraient plutôt corrélés à un faible taux de croissance. Selon eux, l'explication de cette corrélation devrait être cherchée soit dans des théories de la sénescence ou dans des théories de l'organisation de l'organisme. Drury et Nisbet (1973) suggèrent qu'une théorie complète de la succession végétale soit cherchée au niveau de l'organisation de l'individu, de sa physiologie et même au niveau cellulaire plutôt qu'au niveau des propriétés des populations ou des communautés. Drury et Nisbet (1973) ne tranchent pas à savoir si cette tendance est le résultat exclusif de la sélection naturelle (approche externaliste) ou dérive conjointement d'une tendance évolutive propre au vivant (approche internaliste) (Alberch 1993).

Cette éventualité, de même que les trois principes de la dynamique de la végétation proposés ci-haut appuient un mouvement de pensée récent, le «process structuralism» (Ho & Saunders 1984). Cette philosophie ne s'oppose pas à la théorie de l'évolution de Darwin mais se propose comme un complément en défendant l'idée que des contraintes de développement puissent avoir joué un rôle dans le cours de l'évolution (Kauffman 1993). «The process structuralist critique of neo-Darwinism holds 1) that there are general laws in biology and that biologists should search for these laws; 2) that there are general forms of morphology and development and that biologists should attempt to uncover these forms; 3) that organisms are unified wholes that cannot be understood without adopting a holistic perspective; and 4) that no special, causal primacy should be given to the genes in development and morphology»⁽⁶⁾ (Resnik 1994).

(6) La critique structuraliste du néo-Darwinisme maintient 1) qu'il y a des lois générales en biologie et que les biologistes devraient rechercher ces lois; 2) qu'il y a des formes (ou types) générales en morphologie et développement et que les biologistes devraient tenter de découvrir ces formes; 3) que les organismes sont des ensembles unifiés qui ne peuvent pas être compris sans qu'on adopte une perspective holistique; et 4) qu'on ne devrait pas donner aux gènes de primauté causale en morphologie et développement.

I.10. Remerciements

Nous remercions L. Brouillet, J. Brisson et F. Hallé d'avoir révisé notre manuscrit. L'étude a été possible grâce à une bourse d'étude de l'Université de Montréal (FES) à Jeanne Millet, une subvention de recherche CNRSG (9595) à André Bouchard et le UMR5554 du CNRS.

I.11. Références

- Alberch, P. 1993. *La logique des formes*. Science et Vie, hors série, no.184 (Sept.1993): 84-93.
- Atger, C. 1992. *Essai sur l'architecture racinaire des arbres*. Thèse de Doctorat, Univ. Montpellier II. 287 pp.
- Barbour, M.G., J.H. Burk & W.D. Pitts. 1987. *Terrestrial Plant Ecology*. Second Ed. The Benjamin / Cummings Publishing Cie, Inc. 634 pp.
- Barthélémy, D. 1988. *Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales: le concept de floraison automatique*. Thèse de doctorat. Univ. des Sciences et Techniques du Languedoc. Montpellier. 262 pp.
- Barthélémy, D. 1990. *Levels of organization and repetition phenomena in seeds plants*. Acta Biotheoretica, 39: 309-323.
- Barthélémy, D., C. Édelin & F. Hallé. 1989. *Architectural concepts for tropical trees*. In: Tropical forests. Botanical dynamics, speciation and diversity. Holm-Nielsen, L.B., I.C. Nielsen et H. Balslev (Eds) Academic Press, Londres: 89-100.
- Bégin, C. 1991. *Analyse architecturale et dendroécologique d'une pessière à lichens à la limite des forêts*. Thèse de doctorat. Université Laval, Québec. 159 pp.
- Boojh, R. & P.S. Ramakrishnan. 1982a. *Growth strategy of trees related to successional status. I. Architecture and extension growth*. Forest Ecology and Management, 4: 359-374.
- Boojh, R. & P.S. Ramakrishnan. 1982b. *Growth strategy of trees related to successional status. II. Leaf dynamics*. Forest Ecology and Management, 4: 375-386.
- Borchert, R. & N.A. Slade. 1981. *Bifurcation ratios and the adaptative geometry of trees*. Bot. Gaz. 142(3): 394-401.
- Canham, C.D. 1988. *Growth and canopy architecture of shade tolerant trees: response to canopy gaps*. Ecology, 69(3): 786-795.

- Caraglio, Y. & C. Édelin. 1990. *Architecture et dynamique de croissance du platane. Platanus hybrida Brot. (Platanaceae)*. Bull. Soc. bot. Fr. 137, Lettres bot. (415): 279-291.
- Castro e Santos, A. de. 1980. *Essai de classification des arbres tropicaux selon leur capacité de réitération*. Biotropica, 12(3): 187-194.
- Clements, F.E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Inst. Washington Publ. 242.
- Cody, M.L. 1974. *Optimization in ecology*. Science, 183: 1156-1164.
- Connell, J.H. & R.O. Slatyer. 1977. *Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization*. The American Naturalist, 111(982): 1119-1144.
- Corner, E.J.H. 1949. *The Durian Theory, or the origin of the modern tree*. Ann. Bot., N.S., 13, 52:367-414.
- Corner, E.J.H. 1953, 1954. *The Durian Theory extended I, II, III*. Phytomorphology, 3:465-475. 4: 152-165, 263-274.
- Coudurier, T. 1992. *Sur la place des lianes dans la forêt Guyanaise*. Thèse de Doctorat. Univ. Sc. Tech. du Languedoc, Montpellier. 262 pp.
- Cremers, G. 1983. *Architecture de quelques lianes d'Afrique tropicale. 1*. Candollea, 28: 249-280.
- Cremers, G. 1984. *Architecture de quelques lianes d'Afrique tropicale. 2*. Candollea, 29: 57-110.
- Cowles, H.C. 1899. *The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan*. The Botanical Gazette, 27: 95-117, 167-202, 281-308, 361-391.
- Dansereau, P. 1946. *L'érablière laurentienne II. Les successions et leurs indicateurs*. Canadian Journal of Research, C, 24: 235-291.

- Dauget, J.M. 1986. *Application des méthodes architecturales aux coraux, quelques traits communs aux formes vivantes fixées*. Thèse de Doctorat. Univ. de Montpellier II. 245 pp.
- De Foresta, H. 1983. *Le spectre architectural: application à l'étude des relations entre architecture des arbres et écologie forestière*. Bull. Mus. Nat. Histo Nat., Paris, 4 ième série, 5(3): 295-302. B Adansonia.
- De Reffye, Ph., C. Édelin, M. Jeager & C. Cabart. 1986. *Simulation de l'architecture des arbres*. Naturalia monspeliensia - Colloque international sur l'Arbre, Sept. 1985, Montpellier: 223-240.
- De Reffye, Ph., P. Dinouard & D. Barthélémy. 1991. *Modélisation et simulation de l'architecture de l'orme du Japon Zelkova serrata (Thunb.) Makino (Ulmaceae): la notion d'axe de référence*. In: L'Arbre: Biologie et Développement, Édelin, C. (Ed.), Naturalia Monspeliensia, Actes du 2 ième Colloque international sur l'Arbre: 251-266.
- Doyon, F., A. Bouchard & D. Gagnon (en prép.). *Étude comparative entre le statut successional et le comportement de production des espèces arborescentes du Haut-Saint-Laurent, Québec*. (manuscrit soumis)
- Drury, W.H. & I.C.T. Nisbet. 1973. *Succession*. Journal of the Arnold Arboretum, 54(3): 331-368.
- Édelin, C. 1977. *Images de l'architecture des conifères*. Thèse de doctorat en Sc. Biologiques, Université des Sciences et Techniques du Languedoc. 146 pp.
- Édelin, C. 1984. *L'architecture monopodiale. L'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale*. Thèse, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier. 258 pp.
- Édelin, C. 1986. *Stratégie de réitération et édification de la cime chez les conifères*. In: C.R. Colloque International «L'Arbre», 9-14 Sept. 1985. Naturalia Monspeliensia, n° hors série:139-158.

- Édelin, C. 1991. *Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation*. In: *L'Arbre: Biologie et Développement*, Édelin, C. (Ed.), Naturalia Monspeiliensia, Actes du 2 ième Colloque international sur l'Arbre: 127-154.
- Egler, F.E. 1954. *Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old-field development*. *Vegetatio*, 4:412-417.
- Fisher, J.B. & D.E. Hibbs. 1982. *Plasticity of tree architecture: specific and ecological variations found in Aubréville's model*. *American Journal of Botany*, 69(5): 690-702.
- Fournier, A. 1979. *Is architectural radiation adaptative?* Mémoire de D.E.A., Univ. Montpellier II. 51 pp.
- Gleason, H.A. 1926. *The individualistic concept of the plant association*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53: 1-20.
- Glen-Lewin, D.C., R.K. Peet & T.T. Veblen (Eds.). 1992. *Plant Succession: Theory and Prediction*. Population and Community Biology Series. Chapman & Hall. London. 352 pp.
- Goethe. 1790. *La métamorphose des plantes*. Traduction française par Henriette Bibeau (1975), TRIADES, Paris. 272 pp.
- Grime, J.P. 1977. *Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory*. *American Naturalist*, 111: 1169-1194.
- Hallé, F. 1986. *Modular growth in seed plants*. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B 313: 77-87.
- Hallé, F. & C. Édelin. 1986. *L'analyse architecturale des arbres*. 6 ième Colloque sur les recherches fruitières - Bordeaux, 10-11 déc. 1986. 15 pp.
- Hallé, F. & F.S.P. Ng. 1981. *Crown construction in mature Dipterocarp trees*. *The Malaysian Forester*, 44(2-3): 222-233.

- Hallé, F. & R.A.A. Oldeman. 1970. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson et Cie. Paris. 178 pp.
- Hallé, F., R.A.A. Oldeman & P.B. Tomlinson. 1978. *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Springer-Verlag. 441 pp.
- Hamilton, C.W. 1985. *Architecture in Neotropical Psychotria L. (Rubiaceae): Dynamics of Branching and its Taxonomic Significance*. American Journal of Botany, 72(7): 1081-1088.
- Hightshoe, G.L. 1988. *Native trees, shrubs, and vines for urban and rural America; a planting design manual for environment designers*. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Ho, M. & P. Saunders (Eds). 1984. *Beyond Neo-Darwinism*. London, Academic Press.
- Honda, H. 1971. *Description of the form of trees by the parameters of the tree-like body: effects of the branching angle and the branch length on the shape of the tree-like body*. J. Theoret. Biol., 31: 331-338.
- Honda, H. & J.B. Fisher. 1979. *Ratio of tree branch lengths: the equitable distribution of leaf clusters on branches*. Proc. Nat. Acad. Sci., 76: 3875-3879.
- Horn, H.S. 1971. *The adaptive geometry of trees*. Princeton University Press, Princeton. 129 pp.
- Horn, H.S. 1983. *Succession*. In: W.B. Saunders (Ed.). *Theoretical ecology: principles and applications*. Philadelphia. p. 253-271.
- Horton, R.E. 1945. *Erosional development of streams and their drainage basins: hydrophysical approach to quantitative morphology*. Bull. Geol. Soc. Am., 56: 275-370.
- Jeannoda-Robinson, V. 1977. *Contribution à l'étude de l'architecture des herbes*. Thèse de Doctorat, Univ. Montpellier II. 87 pp.
- Kauffman, S. 1993. *The origins of orders*. New York, Oxford University Press.

- Küppers, M. 1985. *Carbon relations and competition between woody species in a central European hedgerow. IV. Growth form and partitioning*. *Oecologia* (Berlin), 66: 343-352.
- Küppers, M. 1989. *Ecological significance of above-ground architectural patterns in woody plants: a question of cost-benefit relationships*. *T.R.E.E.*, vol. 4, no. 12: 375-379.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- MacMahon, J.A. 1981. *Successional processes: comparisons among biomes with special reference to probable roles of and influences on animals*. In: *Forest succession: concept and application*. Shugart, H.H., D.B. Botkin et S.D. West (Eds). New York. Springer-Verlag: 207-304.
- Marks, P.L. 1975. *On the Relation between Extension Growth and Successional Status of Deciduous Trees of the Northeastern United States*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 102 (4): 172-177.
- McCormick, J. 1968. *Succession*. *Via* 1: 22-35, 131-132. Philadelphia, PA. Graduate School of Fine Arts, Univ. of PA.
- Millet, J. & D. Ouellet. 1992. *Architecture et dynamique de croissance de l'érable à sucre (Acer saccharum Marsh)*. Rapport interne. Forêts Canada. Québec. 88 pp.
- Mutch, R.W. 1970. *Wildland fires and ecosystems - A hypothesis*. *Ecology*, 51: 1046-1051.
- Noy-Meir, I. & E. Van Der Maarel. 1987. *Relation between community theory and community analysis in vegetation science: some historical perspectives*. *Vegetatio*, 69: 5-15.
- Nozeran, R. 1978. *Réflexions sur les enchaînements de fonctionnements au cours du cycle des végétaux supérieurs*. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 125: 263-280.

- Nozeran, R. 1986. *Le mouvement morphogénétique spécialement chez les végétaux supérieurs pérennes*. Naturalia Monspelienisia. Colloque international sur l'Arbre: 415-430.
- Oldeman, R.A.A. 1974. *Architecture de la forêt guyanaise*. O.R.S.T.O.M. ed., Mémoire n° 73, 204 pp.
- Oldeman, R.A.A. 1990. *Forests: elements of sylvology*. Berlin Heidelberg New-York, Springer-Verlag ed. 624 pp.
- Oldeman, R.A.A. & J. van Dijk. 1991. *Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees*. In: Gomez-Pompa, Whitmore and Hadley (Eds.). «Rain forest regeneration and management». Man and the Biosphere Series, 6, Paris, Unesco and Carnforth (UK), Parthenon Books, chap.2: 21-65.
- Oohata, S. & T. Shedei. 1971. *Studies on the branching structure of trees I. bifurcation ratio of trees in Horton's law*. Jap. J. Ecol., 21: 7-14.
- Pickett, S.T.A., S.L. Collins & J.J. Armesto. 1987. *A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession*. Vegetatio, 69: 109-114.
- Resnik, D. 1994. *The rebirth of rational morphology: process structuralism's philosophy of biology*. Acta Biotheoretica, 42: 1-14.
- Rollet, B. 1979. *Application de diverses méthodes d'analyse de données à des inventaires forestiers détaillés levés en forêt tropicale*. Oecol. Plant. 14(3): 319-344.
- Sanoja, E. 1985. *Contribution à la définition des arbres pionniers des tropiques humides*. Mémoire de D.E.A., Univ. Montpellier II. 46 pp.
- Shugart, H.H. & D.C. West. 1980. *Forest Succession models*. BioScience, 30: 308-313.
- Steingraeber, D.A. 1982. *Heterophylly and neoformation of leaves in sugar maple (Acer saccharum)*. American Journal of Botany, 69(8): 1277-1282.

- Steingraeber, D.A., L.J. Kascht & D.H. Franck. 1979. *Variation of shoot morphology and bifurcation ratio in sugar maple (Acer saccharum) saplings*. American Journal of Botany, 66(4): 441-445.
- Stevens, G.C. & A.L. Perkins. 1992. *The branching habits and life history of woody plants*. Am. Nat. 139(2): 267-275.
- Tilman, D. 1985. *The resource-ratio hypothesis of plant succession*. American Naturalist, 125: 827-852.
- Tomlinson, P.B. 1982. *Chance and design in the construction of plants*. In: SATTLER, R. (ed). «Axioms and principles of plant construction». Martinus Nijhoff / Dr W. Junk Publishers: 162-186.
- Van Andel, J., J.P. Bakker & A.P. Grootjans. 1993. *Mechanisms of Vegetation Succession - A review of concepts and perspectives*. Acta Botanica Neerlandica, 42(4): 413-433.
- Whitney, G.G. 1976. *The bifurcation ratio as an indicator of adaptative strategy in woody plant species*. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 103(2): 67-72.
- Yamamura, Y., A. Ishida & Y. Hori. 1993. *Differences in sapling architecture between Fagus crenata and Fagus japonica*. Ecol. Res., 8(2): 235-239.
- Zimmermann, M.H. & C.L. Brown. 1971). *Trees; structure and function*. Springer-Verlag.

Chapitre II

***Mode de développement plagiotrope et statut
successionnel de quatre espèces d'arbres
en milieu tempéré***

II.1. Introduction

La plagiotropie se définit comme un syndrome de caractères: direction de croissance horizontale de l'axe, symétrie bilatérale, phyllotaxie distique ou orientation secondaire dorsiventrals des feuilles (Hallé *et al.* 1978). L'axe plagiotrope se différencie de l'axe orthotrope dont la direction de croissance est verticale, la symétrie est radiale et la phyllotaxie spiralée ou opposée décussée. Une telle différenciation touche le plus souvent des axes distincts (différenciation morphologique des axes, Hallé *et al.* 1978). Par exemple, chez des arbres comme le sapin (*Abies* sp) ou certains *Araucaria*, le tronc est orthotrope et les branches sont plagiotropes (Édelin 1981). Chez certaines plantes néanmoins, les axes peuvent présenter une autodifférenciation, leurs caractères changeant au cours de leur développement; un axe orthotrope dans sa partie proximale peut être plagiotrope dans sa partie distale, ou inversement. Hallé et Oldeman (1970; Hallé *et al.* 1978) ont identifié trois modèles architecturaux composés d'axes autodifférenciés, dits axes mixtes: les modèles de Troll, de Mangenot et de Champagnat. Le premier, le modèle de Troll, résulte de l'empilement successif d'axes plagiotropes dont la partie proximale se redresse secondairement. L'empilement des bases redressées des modules permet la croissance du tronc, les portions des modules demeurées plagiotropes étant à l'origine de branches (Hallé et Oldeman 1970; Hallé *et al.* 1978).

Selon Hallé *et al.* (1978), le modèle de Troll est le plus fréquent chez les espèces arborescentes. Ils estiment qu'environ 20 à 30% de tous les arbres se conforment plus ou moins à ce modèle. On le retrouve dans une grande diversité de milieux, chez des espèces souvent sans affiliation taxonomique. Certains genres sont néanmoins reconnus pour se développer selon ce modèle, notamment *Fagus*, *Tilia* et *Ulmus* (Hallé *et al.* 1978). Malgré la grande quantité d'espèces d'arbres qui répondent au modèle de Troll, un nombre limité d'entre elles ont fait l'objet d'une analyse architecturale détaillée (Durand 1993; de Reffye *et al.* 1991; Nicolini 1991; Barthélémy 1988; Thiébaud & Puech 1984; Thiébaud 1982; Hallé *et al.*

1978; Ramaroson-Ramparany 1978). Les résultats de ces analyses, de même que des observations isolées, révèlent des différences entre les espèces et témoignent d'une grande variabilité architecturale chez le modèle de Troll (voir tableau III):

1. Hallé *et al.* (1978) parlent de la variabilité des proportions orthotropes et plagiotropes des modules et par conséquent de l'importance de la contribution de chaque relais dans la croissance en hauteur de l'arbre. Ce caractère influence fortement le port de l'arbre.

2. Chez un certain nombre d'espèces (ex.: *Ulmus effusa*), la plantule présente une phase de croissance initiale orthotrope avant que l'axe principal adopte les caractères de la plagiotropie par différenciation primaire (Troll 1937, cité par Hallé *et al.* 1978). Selon Hallé *et al.* (1978), ce phénomène suggère une parenté entre les modèles de Troll et de Mangenot.

3. L'étude du mode de développement de *Zelkova serrata* (de Reffye *et al.* 1991) révèle qu'il n'y a pas de réelle autodifférenciation de l'axe principal chez la plantule puisque son apex avorte alors qu'il est encore orthotrope et que c'est un axe latéral qui initie le développement plagiotrope de la plante. En prenant la relève de la dominance apicale, le relais d'origine latérale donne à l'axe principal son caractère plagiotrope.

4. Hallé *et al.* (1978) donnent des exemples de modèles de Troll entièrement monopodiaux dont *Cleistopholis patens*.

5. Thiébaud (1982) observe une alternance de phases de développement orthotrope/plagiotrope avec un retour possible à l'orthotropie lors du développement polycyclique de la tige principale chez *Fagus sylvatica*.

6. Chez plusieurs espèces, le tronc devient orthotrope avec l'apparition des derniers ordres de ramification (ex.: *Ulmus campestris*, *Fagus sylvatica*).

L'étude de la variabilité des architectures à l'intérieur du modèle de Troll n'a pas encore été envisagée dans une optique de rapprochement entre le mode de développement de l'espèce et son écologie. Dans le présent article nous nous pencherons sur cette question en portant une

attention particulière sur le degré de hiérarchie entre les parties constituantes de la structure de l'arbre. L'élaboration du concept de plan d'organisation (hiérarchique ou polyarchique) par Édelin (1991) met l'emphase sur l'importance du degré de hiérarchie à l'intérieur d'un système ramifié, indépendamment du caractère monopodial ou sympodial de la croissance de la plante. En effet, un mode de croissance monopodial peut mener à la mise en place de fourche et, à l'inverse, un mode de croissance sympodial peut mener à l'élaboration d'une structure très hiérarchisée semblable à un système monopodial (Caraglio & Édelin 1990). Édelin (1991) suggère que le plan d'organisation soit plus important que le mode de croissance monopodial ou sympodial pour rendre compte de la réalité architecturale d'une plante et du lien qu'elle peut entretenir avec l'environnement. Le modèle de Troll a été défini entre autres par son caractère sympodial. Nous tenterons ici de l'envisager sous l'angle des plans d'organisation afin d'évaluer l'importance de caractères comme la hiérarchie entre les parties dans l'adaptation des espèces à des conditions particulières de croissance.

Les objectifs de la présente étude sont donc *i)* de mettre en lumière la nature des différences architecturales entre quatre espèces d'arbres du modèle de Troll qui poussent dans un même type de milieu mais qui ont un statut successional différent, *ii)* d'interpréter l'influence de ces différences sur les stratégies de croissance des espèces et *iii)* d'en faire ressortir les liens avec le statut successional des espèces.

II.2. Le choix des espèces

L'étude a été menée dans le domaine climacique de l'érablière à caryers (Grandtner 1966) dans le sud-ouest du Québec, plus précisément dans la municipalité régionale de comté du Haut-Saint-Laurent (figure 3), territoire faisant l'objet d'une étude multidisciplinaire (Bouchard *et al.* 1985). Ce territoire fait partie de la région forestière des Grands Lacs et du Saint-Laurent, section forestière du Haut-Saint-Laurent (Rowe 1972). Au total, 37 espèces d'arbres indigènes surtout feuillues poussent dans la région. L'étude a porté exclusivement sur les espèces qui poussent sur sols mésiques développés sur des dépôts morainiques de façon à comparer les architectures d'espèces qui sont en relation directe les unes avec les autres au cours de la succession de la forêt. Neuf espèces, les plus fréquentes, ont été retenues pour leur représentativité des différents stades de la succession de la forêt et la diversité de leur architecture: *Betula populifolia* Marsh. et *Populus tremuloides* Michx. comme espèces de début de succession; *Ulmus americana* L., *Fraxinus americana* L., *Tilia americana* L. et *Carya cordiformis* (Wang.) K. Koch comme espèces de mi-succession; *Acer saccharum* Marsh., *Fagus grandifolia* Ehrh. et *Tsuga canadensis* (L.) Carr. comme espèces de fin de succession (Bergeron *et al.* 1988; Brisson *et al.* 1988). Nous présentons ici les résultats de l'analyse architecturale des quatre espèces qui répondent au modèle de Troll: *Ulmus americana*, *Tilia americana*, *Fagus grandifolia* et *Tsuga canadensis*.

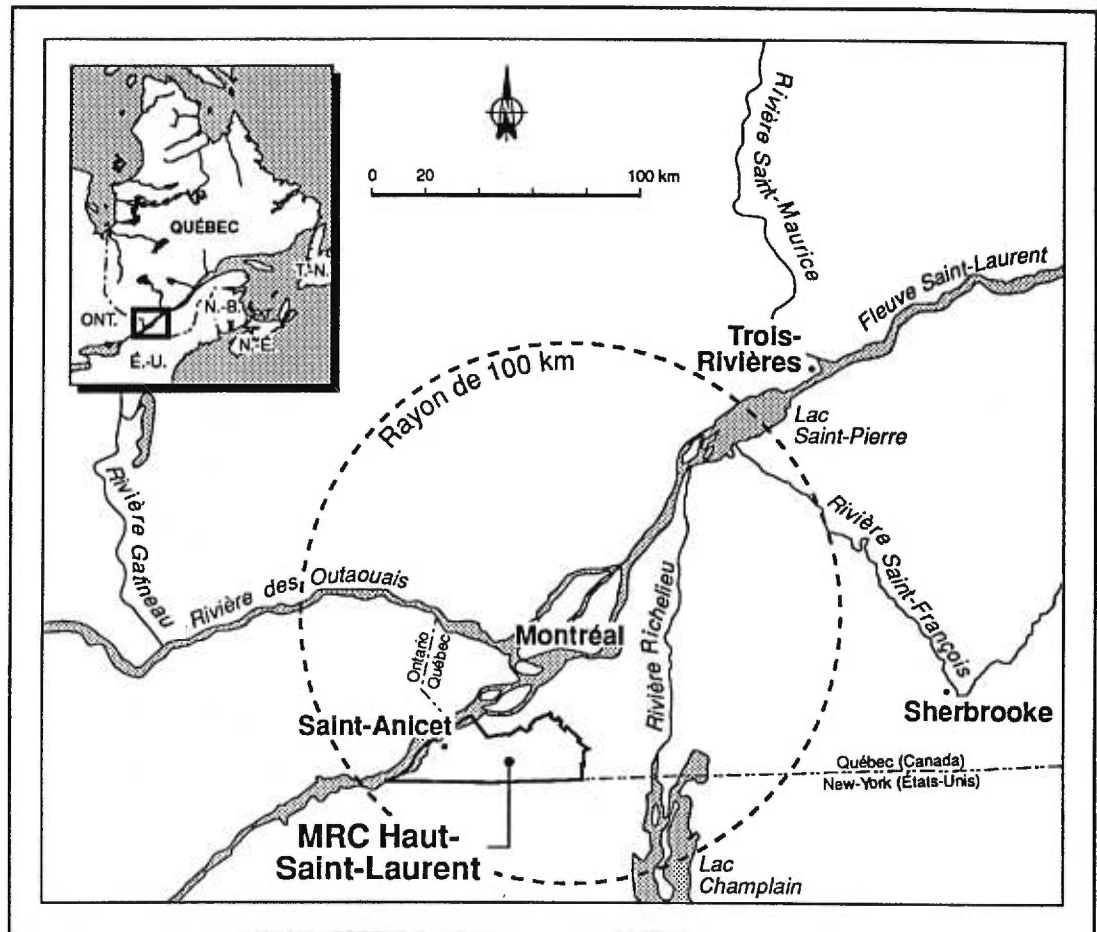


Figure 3.- Lieu de l'étude, MRC du Haut-Saint-Laurent et région de Montréal.

II.3. Méthode d'analyse architecturale


Pour rendre compte du mode de développement des espèces, nous avons opté pour une approche globale et dynamique de l'architecture des arbres (Millet *et al.* sous presse ou chapitre I). Nous avons eu recours à la méthode d'analyse architecturale de Hallé & Oldeman (1970) qui permet de déduire la dynamique du développement à partir de l'observation de traits fixés dans la structure des arbres.

Nos observations ont porté sur environ 150 individus d'âges et de stades de développement différents par espèce. Un suivi a été fait des architectures adoptées par les plantes depuis le stade de plantule jusqu'à celui d'arbre sénescant. Par recoupement, la séquence complète du mode de développement de l'espèce a été déduite. On a d'abord procédé au tracé de croquis. Une fois le mode de développement compris, un individu représentatif de chaque stade de développement a été choisi et dessiné. Nous avons ainsi pu vérifier la justesse de notre compréhension et décrire dans le détail chaque stade. Les résultats ont ensuite été validés sur le terrain en s'assurant que tous les individus rencontrés dans une diversité de milieux répondent au patron de développement retenu. Seuls les caractères communs à tous ont été retenus. La validation, de même que certaines analyses, ont été complétées dans un rayon de 100 km autour de Montréal (figure 3). Les résultats des analyses sont présentés sous la forme d'un texte descriptif des architectures et du mode de développement de l'espèce, accompagnés d'un portrait schématique de son unité architecturale caractéristique et de la liste des caractères des différentes catégories d'axes. Les travaux de terrain se sont échelonnés de mai 1993 à septembre 1996. Divers outils ont été utilisés pour faciliter les observations: loupe 10X, jumelles (Bausch & Lomb 8X40 WA) et longue vue (Kowa TSN-1 avec zoom 20X à 60X), trépied, lames de rasoir pour les coupes, cordages et poignées d'arrêt pour grimper à même les arbres, sécateur à perche. Les analyses ont principalement porté sur le développement du jeune arbre, les mécanismes de croissance du tronc, la différenciation des axes et le potentiel de réitération dans la cime. Pour la description des


différentes catégories d'axes des systèmes ramifiés, nous n'avons pris en compte que les critères pour lesquels nous avons suffisamment d'information. Quelques éléments additionnels pourront éventuellement compléter les portraits (ex: position des inflorescences, croissance cambiale). Ils n'ont pas été inclus ici parce que considérés non essentiels pour les besoins de notre analyse.


Afin d'éviter toute ambiguïté dans le sens donné aux mots dans la suite du texte, voici quelques précisions. Le caractère orthotrope ou plagiotrope attribué aux axes fait référence à la direction de leur croissance primaire. Le terme «axe» désigne toute structure caulinaire linéaire, de son origine à son extrémité. Dans cette acception, l'axe peut être aussi bien monopodial, construit à partir d'un méristème unique, que sympodial c'est à dire formé par une succession de modules. Nous désignons par «module» toute structure élémentaire d'un sympode, qu'elle soit ramifiée ou non. Le terme «sympode complexe» désigne un système ramifié constitué par la succession de sympodes monochasiaux et de sympodes polychasiaux. Le «sympode mixte» est un sympode constitué par la succession de modules ramifiés monopodiaux. L'«unité architecturale» se définit comme une structure hiérarchisée, à une ou plusieurs catégories d'axes différenciés, dont les limites sont marquées par une discontinuité de la hiérarchie dans le développement de la plante. Nous considérons qu'il y a polyarchie lorsqu'un ou plusieurs axes sortent du réseau de corrélations d'un système hiérarchisé et qu'ils sont à l'origine d'une fourche. Le partage de dominance apicale peut être transitoire ou persistant. Plusieurs niveaux d'organisation (Barthélémy 1990; Hallé 1986) peuvent être décelés dans la structure d'un arbre. Ainsi, des unités architecturales dites «élémentaires» peuvent se succéder et former une unité architecturale de niveau d'organisation supérieur. On parlera d'UA1, UA2, UA3, etc. pour désigner les unités architecturales des différents niveaux, l'une étant la structure élémentaire de la suivante. L'«unité architecturale de l'espèce» est l'unité de plus haut niveau reconnue chez une espèce donnée et constituée du plus grand nombre de catégories d'axes.


Clé d'interprétation des symboles graphiques

 : limite des unités de croissance

 : mortalité de l'apex

 : phyllotaxie spiralée

 : phyllotaxie opposée-décussée

 : phyllotaxie alterne-distique

A_n : axe de catégorie n

UAn : unité architecturale de catégorie n

1990, '91, '92, etc. : année de l'allongement de l'unité de croissance

u.c. : unité de croissance

II.4. Résultats

*II.4.1. Architecture et mode de développement de l'orme d'Amérique, *Ulmus americana* L.*

Structure:

La plantule (figure 4a) est un sympode (A1) monochasial orthotrope à croissance rythmique. Les modules correspondent à une seule unité de croissance dont l'apex est avorté. Les modules dérivent les uns des autres par ramification subterminale; ils prennent leur origine d'un bourgeon axillaire resté latent durant la période hivernale. Les premiers modules ont une phyllotaxie spiralée, tandis que les suivants ont une phyllotaxie alterne distique.

Le jeune plant (figures 4b et A16) est constitué de quatre catégories d'axes. L'axe A1 est un sympode complexe, orthotrope à la base et plagiotrope à son extrémité. Les branches A2 (figure A17) et les rameaux A3 sont des sympodes dichasiaux linéaires plagiotropes. Les rameaux A4, encore peu nombreux, sont des axes courts sympodiaux monochasiaux et plagiotropes. Toutes les catégories d'axes ont une phyllotaxie alterne distique et sont constitués de modules successifs. Les axes produits latéralement proviennent de bourgeons restés latents pendant la saison hivernale et se différencient selon leur position sur le module acrotone; les axes latéraux les plus longs et de plus longue durée de vie sont en position apicale. Sur les axes A2, les rameaux se disposent tous dans un même plan horizontal, ce qui confère aux branches une symétrie bilatérale avec dorsiventralité. En revanche sur le jeune tronc (A1) les axes A2 sont disposés de manière radiale, l'orientation du plan de ramification pouvant changer d'un module à l'autre. La disposition des branches le long du tronc n'est pas régulière. Dans sa partie basale, les A2 sont distants les uns des

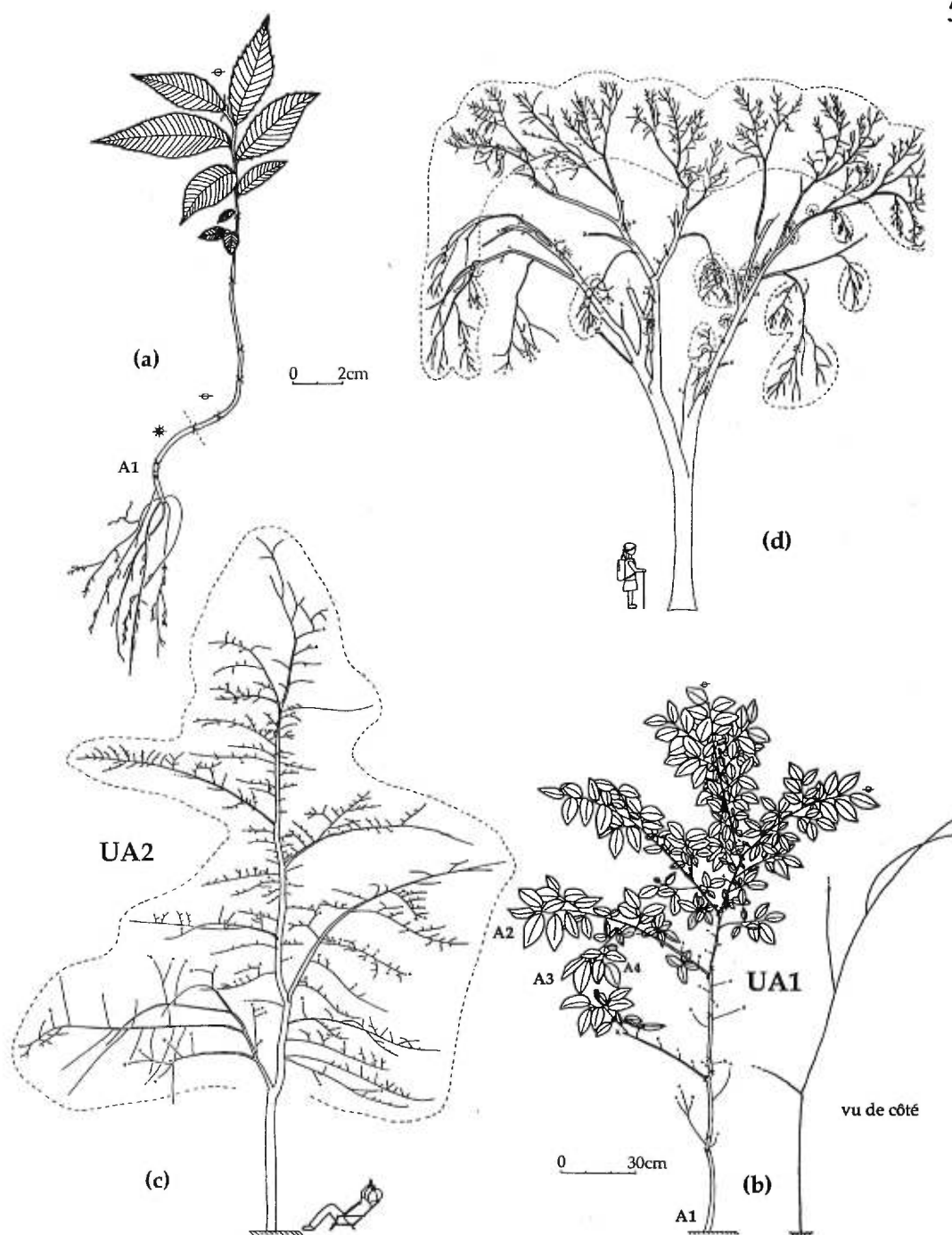
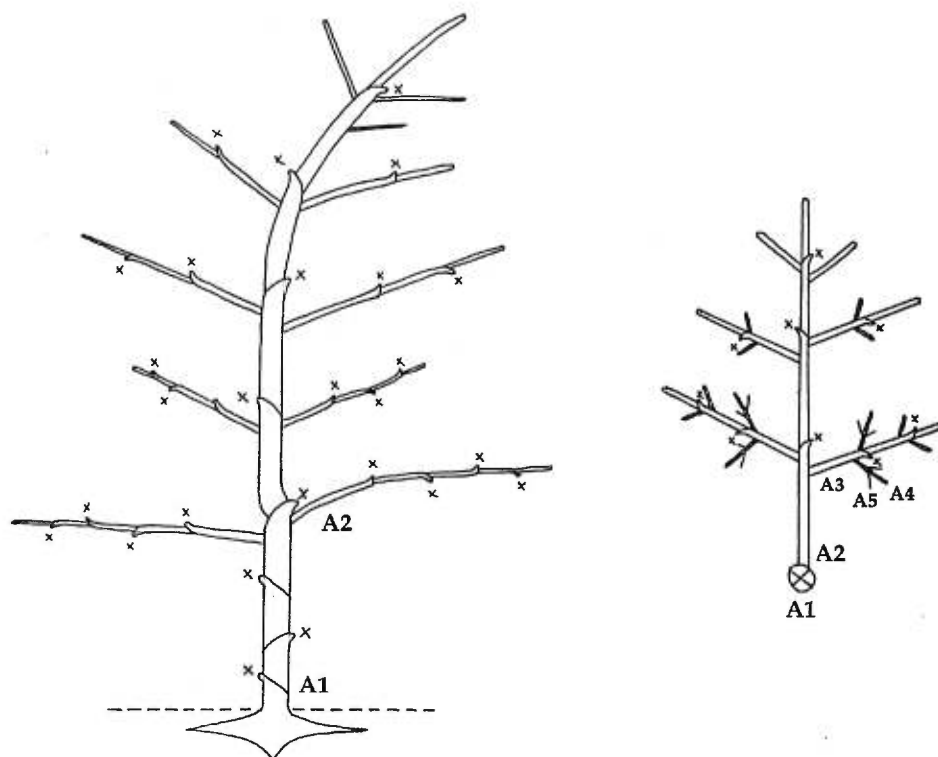


Figure 4.- *Ulmus americana* L.

(a): plantule orthotrope âgée de 9 ans; (b): jeune plant d'environ 15 ans dont la structure à quatre catégories d'axes représente l'unité architecturale élémentaire de l'espèce, l'UA1; (c): jeune arbre dont la structure à cinq catégories d'axes résulte de l'empilement d'UA1 et représente l'unité architecturale caractéristique de l'espèce, l'UA2. Cet arbre a été choisi pour l'expression extrême des décrochements de son tronc. Ces déviations témoignent de la lenteur de résorption des fourches dans un milieu ombragé. Généralement à ce stade, les ormes ont un tronc linéaire très droit; (d): arbre adulte d'environ 15m de haut, présentant de la réitération totale dans la cime; certains réitérats totaux sont pendants, d'autres ont une forte tendance orthotrope.



A1	A2	A3	A4	A5
sympode complexe	sympode complexe	sympode complexe	sympode dichasial linéaire	sympode monochasial
phyllotaxie alterne distique	phyllotaxie alterne distique	phyllotaxie alterne distique	phyllotaxie alterne distique	phyllotaxie alterne distique
ramification rythmique différée acrotone bilatérale	ramification rythmique différée acrotone bilatérale	ramification rythmique différée acrotone bilatérale	ramification rythmique différée acrotone bilatérale	non ramifié
plagiotrope	plagiotrope	plagiotrope	plagiotrope	plagiotrope
symétrie radiale	symétrie bilatérale	symétrie bilatérale	symétrie bilatérale	symétrie bilatérale
croissance indéterminée	croissance déterminée à long terme	croissance déterminée à moyen terme	croissance déterminée à court terme	croissance déterminée à court terme

Figure 5.- Description de l'unité architecturale (UA2) d'*Ulmus americana* L.

× : avortement spontané annuel de l'apex, An : axe d'ordre n

autres de plusieurs modules, alors que dans sa partie apicale tous les modules du tronc portent au moins une branche latérale.

Le jeune arbre (figures 4c et A19) présente un tronc sympodial complexe, plagiotrope à son extrémité mais vertical sur la presque totalité de sa longueur. Les modules qui le constituent ont une ramification acrotone mais d'un module à l'autre la taille de la branche située en position subterminale varie. Sur certains il s'agit de simples rameaux à 2 ou 3 catégories d'axes, tandis que sur les autres ce sont de grandes branches à 4 catégories (figures A20 et A21). Toutes ces formations latérales sont des systèmes ramifiés sympodiaux linéaires plagiotropes à symétrie bilatérale. Les caractéristiques détaillées de chaque catégorie d'axe sont résumées à la figure 5.

L'arbre adulte (figure 4d) qui peut atteindre 20 à 30m de haut porte des branches maîtresses. Situées à l'extrémité du tronc, elles forment une fourche terminale dont chaque élément, identique au jeune arbre, est un réitérat total plagiotrope. La cime de l'arbre est constituée d'une série de tels réitérats dont les plus périphériques sont très courts et comportent seulement 3 catégories d'axes. L'aptitude à réitérer est importante chez l'orme. Elle lui permet d'avoir une couronne étalée et prolonge sa durée de vie.

Ontogenèse:

Le développement de l'orme d'Amérique est marqué par trois étapes importantes. La première correspond à l'édification de la structure modulaire à quatre catégories d'axes décrite au stade de jeune plant: elle constitue l'unité architecturale élémentaire de l'arbre, le premier niveau d'organisation du système ramifié ou UA1. Au cours de sa mise en place on assiste tout d'abord à l'acquisition de la plagiotropie par l'axe A1, puis à son redressement secondaire (modèle de Troll); ses parties défeuillées initialement horizontales deviennent progressivement verticales à mesure que leur diamètre s'accroît. Ce phénomène permet l'érection du tronc et se prolonge durant toute l'ontogenèse de l'arbre.

La seconde phase de développement correspond à la duplication de l'UA1: à l'extrémité du dernier module, une fourche apparaît à partir du développement de deux bourgeons latéraux subterminaux. Chaque élément de la fourche acquiert une architecture identique à celle de l'unité structurale dont il dérive. Cependant, une différenciation s'établit précocement entre chacun des brins. Un est déjeté latéralement et forme une vaste branche à 4 catégories d'axes, tandis que l'autre se développe dans le prolongement des modules précédents et participe à l'accroissement du tronc. La répétition de ce processus conduit à l'établissement d'une nouvelle unité structurale dans la plante: c'est l'unité architecturale de l'espèce (UA2). Son organisation est conforme au modèle de Troll. Un dessin schématique de l'UA2 apparaît à la figure 5.

La troisième phase correspond à la réitération totale de l'arbre. À l'extrémité du tronc, plusieurs relais subterminaux se forment et dupliquent l'unité architecturale (UA2) formée par le jeune arbre. Aucune dominance ou différenciation ne se manifeste entre ces réitérats de sorte que l'accroissement du tronc en hauteur est définitivement arrêté. Chaque réitérat apparu est capable à son tour de réitérer totalement de sorte que la couronne de l'arbre se construit en formant une succession de fourches terminales dont les brins sont de plus en plus petits et peu ramifiés. Le stade de l'unité minimale n'a pas été observé.

Variations:

La principale variation observée tient à l'individualisation plus ou moins grande des unités architecturales qui caractérisent cette espèce. Dans la plupart des cas, les UA1 ne sont clairement visibles que sur les très jeunes arbres sur lesquels on voit une alternance entre des modules à rameaux subterminaux peu développés et d'autres à branches latérales plus grandes (illustré à la figure 4c). Au cours du développement, la ramification devient plus homogène d'un module à l'autre, au profit des grandes branches à 4 catégories d'axes à tel point que le plus souvent sur le jeune arbre on ne distingue plus qu'une seule unité

architecturale, celle de niveau 2. Ces ormes au tronc rectiligne et à la ramification uniforme ressemblent fort à des monopodes avec leur plan d'organisation hiérarchisé.

La deuxième variation concerne la symétrie des branches (A2) du jeune plant à quatre catégories d'axes. Généralement bilatérale, elle est radiale chez certains individus (figure A18) en raison du changement d'orientation des plans de ramification d'un module à l'autre. Ces branches sont néanmoins horizontales et toujours considérées plagiotropes.

La troisième grande variation concerne l'orientation des axes dominants de l'arbre adulte. La plupart du temps leur direction de croissance plagiotrope conduit à l'édification de cimes étendues et même pleureuses en périphérie. Cependant chez certains individus les axes, bien que plagiotropes, s'affaissent peu. Ceci donne naissance à des arbres dont la cime est plus étroite et dressée (Marie-Victorin 1995).

II.4.2. Architecture et mode de développement du tilleul d'Amérique, *Tilia americana* L.

Structure:

La plantule (figure 6a) est formée d'un axe A1 sympodial monochasial orthotrope à phyllotaxie spiralee et à croissance rythmique. Les modules du A1 correspondent à une seule unité de croissance dont l'apex est avorté et dérivent les uns des autres par ramification subterminale; ils prennent leur origine d'un bourgeon axillaire resté latent durant la période hivernale.

Le très jeune plant (figures 6b, A32 et A33) est constitué de deux catégories d'axes. L'axe A1 est un sympode complexe plagiotrope à son extrémité et orthotrope à sa base. Les axes A2 sont des sympodes monochasiaux plagiotropes. Les deux catégories d'axes ont une phyllotaxie alterne distique et sont constitués de modules successifs. Le long de l'axe A1, la ramification des modules est acrotone et la disposition des rameaux A2 est radiale.

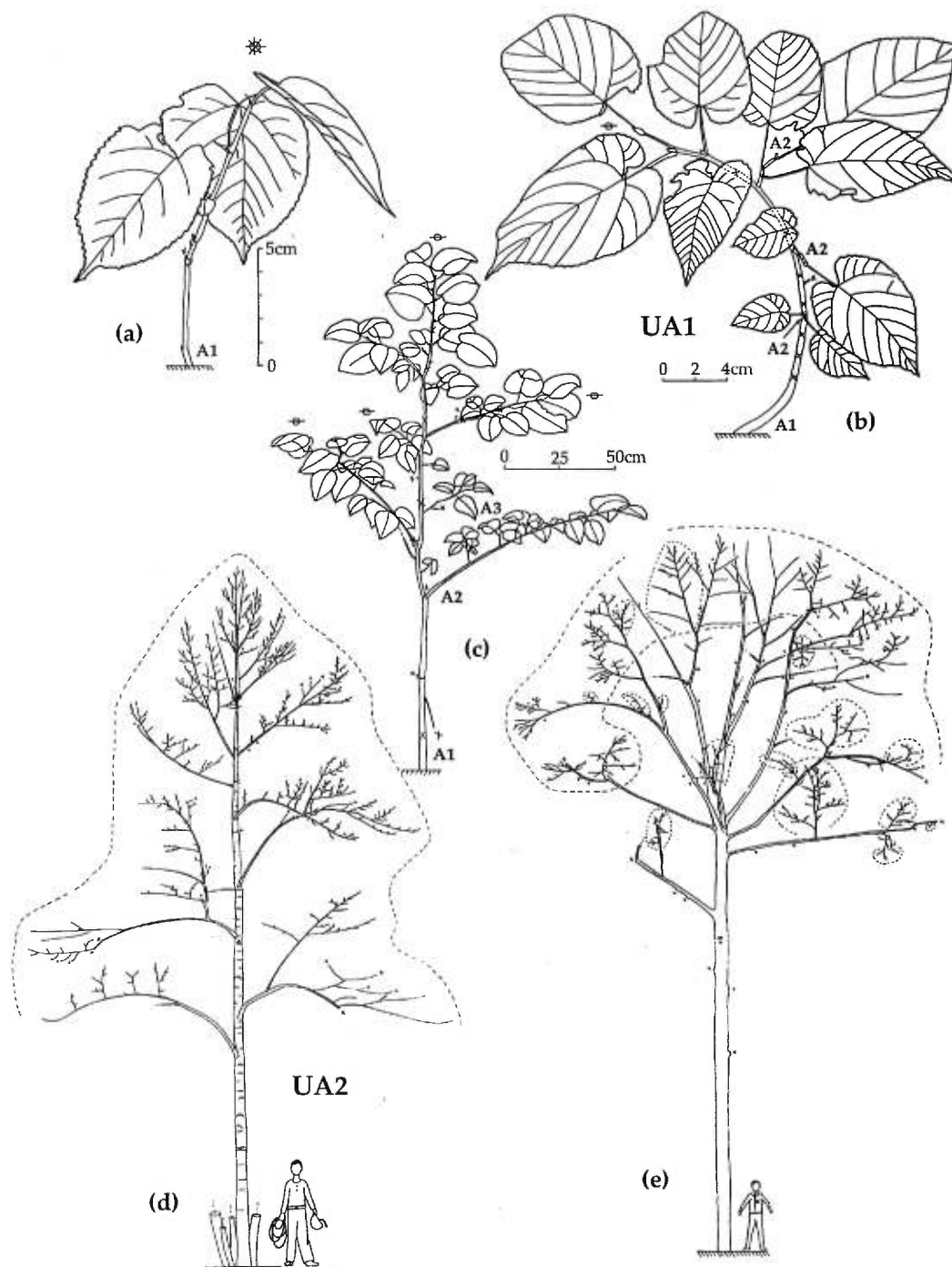
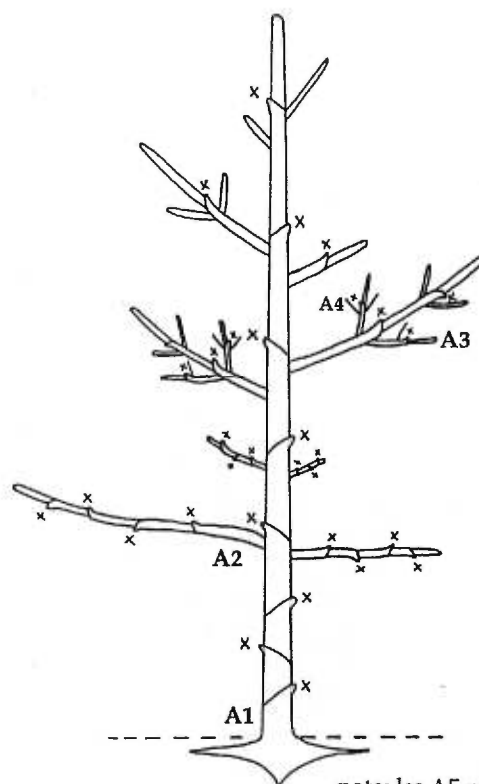


Figure 6.- *Tilia americana* L.

(a): plantule orthotrope âgée d'environ 4 ans; (b): très jeune plant d'une dizaine d'années aux axes entièrement plagiotropes et dont la structure à deux catégories d'axes représente l'unité architecturale élémentaire de l'espèce, l'UA1 (c): jeune plant d'environ 2m de haut dont la structure à trois catégories d'axes résulte de l'empilement d'UA1 (d): jeune arbre d'environ 12m de haut dont la structure hiérarchisée et orthotrope à cinq catégories d'axes représente l'unité architecturale caractéristique de l'espèce, l'UA2; (e): arbre adulte d'environ 20m de haut présentant de la réitération totale dans la cime; les réitérats totaux sont pour la plupart orthotropes.



note: les A5 ne sont pas représentés

A1	A2	A3	A4	A5
sympode complexe	sympode complexe	sympode complexe	sympode dichasial linéaire	sympode monochasial
phyllotaxie alterne distique	phyllotaxie alterne distique	phyllotaxie alterne distique	phyllotaxie alterne distique	phyllotaxie alterne distique
ramification rythmique différée acrotone bilatérale	ramification rythmique différée acrotone bilatérale	ramification rythmique différée acrotone bilatérale	ramification rythmique différée acrotone bilatérale	non ramifié
orthotrope	orthotrope	orthotrope	orthotrope	agéotrope
symétrie radiale	symétrie radiale	symétrie radiale	symétrie radiale	
croissance indéterminée	croissance déterminée à long terme	croissance déterminée à moyen terme	croissance déterminée à court terme	croissance déterminée à court terme

Figure 7- Description de l'unité architecturale (UA2) de *Tilia americana* L.

× : avortement spontané annuel de l'apex, An : axe d'ordre n

Le jeune plant (figures 6c et A36) présente un tronc sympodial complexe, plagiotrope à son extrémité mais orthotrope sur les deux tiers de sa longueur. La taille des branches situées en position subterminale sur les modules du tronc varie. Certaines sont longues et composées de deux catégories d'axes (figure A37) tandis que d'autres sont plus courtes et non ramifiées. Les longues branches A2 sont des sympodes complexes plagiotropes et leurs rameaux A3 sont des sympodes monochasiaux plagiotropes composés d'un nombre restreint de modules. Sur les branches A2, les rameaux A3 sont disposés dans un plan horizontal, avec une légère épitonie, ce qui donne à la branche une symétrie bilatérale avec dorsiventralité. Le long du tronc, les branches se disposent de manière radiale, l'orientation du plan de ramification pouvant changer d'un module à l'autre.

Le jeune arbre (figures 6d et A38) est constitué d'un tronc sympodial complexe orthotrope, le long duquel la disposition des branches est à peu près régulière. Dans sa partie basale, les branches A2 sont des sympodes complexes plagiotropes distants les uns des autres de plusieurs modules tandis que dans sa partie apicale, tous les modules du tronc portent au moins une branche latérale orthotrope. Les branches plagiotropes du bas de l'arbre sont vieillissantes, partiellement élaguées et réitérées. Les branches du haut, sympodes complexes orthotropes, sont composées de quatre catégories d'axes à symétrie radiale (A2 à A5) dont les caractéristiques détaillées sont résumées à la figure 7.

L'arbre adulte (figures 6e et A39) qui peut atteindre 20 à 30m de haut porte des branches maîtresses. Prenant leur origine dans la partie subterminale des derniers modules du tronc, elles dupliquent chacune l'architecture du jeune arbre. Ces réitérats totaux se succèdent par fourchaison et constituent la cime de l'arbre. Les plus périphériques sont les plus courts et comptent seulement trois catégories d'axes. Le tilleul présente un grand potentiel de réitération totale, ce qui favorise l'étalement latéral de sa cime et prolonge sa durée de vie.

Ontogenèse:

Le développement du tilleul d'Amérique est marqué par quatre grandes phases. La première consiste en la mise en place de la structure modulaire à deux catégories d'axes décrite au stade de très jeune plant: elle constitue l'unité architecturale élémentaire de l'arbre, le premier niveau d'organisation du système ramifié ou UA1. Au cours de son édification, on assiste tout d'abord à l'acquisition de la plagiotropie par l'axe A1, puis à son redressement secondaire qui se fait depuis la base de l'axe vers le haut. La zone de courbure entre la partie orthotrope et la partie plagiotrope se situe généralement au niveau d'une section non feuillée, c'est à dire de plus d'un an. L'organisation de l'UA1 est conforme au modèle de Troll.

La deuxième phase de développement consiste en la duplication de l'UA1. Une fourche se forme à l'extrémité du dernier module à partir de deux bourgeons subterminaux. Chaque élément de la fourche reproduit l'architecture de l'UA1 mais très tôt ils se différencient l'un de l'autre; un est déjeté latéralement et forme une longue branche à deux catégories d'axes tandis que l'autre se développe dans le prolongement des modules précédents et participe à l'accroissement du tronc. La répétition de ce processus conduit à l'établissement du jeune plant plagiotrope à trois catégories d'axes dont l'organisation de la structure est toujours conforme au modèle de Troll.

La troisième phase consiste en la métamorphose des UA1 qui se succèdent le long du tronc et à leur intégration dans la structure de plus en plus hiérarchisée de l'arbre. Leur nombre d'ordres de ramification augmente progressivement et l'ensemble des axes ramifiés deviennent orthotropes. Le tronc de l'arbre pousse alors selon un plan d'organisation hiérarchisé à la manière d'un monopode. Cette métamorphose architecturale (Hallé & Ng 1981; Édelin 1984) conduit à l'édification d'une unité structurale orthotrope à cinq catégories d'axes: c'est l'unité architecturale de l'espèce (UA2). Son organisation est fortement apparentée au modèle de Rauh (Hallé *et al.* 1978). Un dessin schématique de l'UA2 apparaît à la figure 7.

La quatrième phase de développement consiste en la répétition totale de l'arbre. À l'extrémité du tronc, plusieurs relais subterminaux se forment et dupliquent la structure du jeune arbre (UA2). Aucune dominance ou différenciation ne se manifeste entre ces répétitions de sorte que l'accroissement du tronc en hauteur est définitivement arrêté. Chaque répétition apparaît ensuite à son tour. La couronne de l'arbre est une succession de fourches terminales dont les éléments sont de plus en plus petits et peu ramifiés. Le stade de l'unité minimale n'a pas été observé.

Variation:

La principale variation observée sur le terrain concerne la vitesse de redressement de la partie plagiotrope du tronc. Dans la plupart des cas, le redressement est progressif et de plus en plus rapide à partir du moment où l'arbre produit ses premiers A4, jusqu'à ce qu'il soit complètement orthotrope avec l'apparition des A5. Il arrive néanmoins, chez certains arbres, que la partie horizontale du tronc soit très longue comparativement à la partie dressée, malgré l'augmentation progressive du nombre d'ordres de ramification. Le redressement semble alors compromis. Le diamètre du tronc dans sa partie recourbée augmente et les branches latérales demeurant plagiotropes et secondaires ne prennent pas la relève du tronc. Malgré l'interruption du redressement de l'axe 1, la hiérarchie du système ramifié se maintient et ne semble pas autoriser la différenciation d'une branche en relais du tronc.

***II.4.3. Architecture et mode de développement du hêtre à grandes feuilles,
Fagus grandifolia Ehrh.***

Structure:

La plantule (figures 8a et A49) est un monopode (A1) orthotrope à croissance rythmique. Ses premières feuilles sont opposées et décussées par rapport aux cotylédons. Le semis (figures 8b et A51), légèrement plus âgé, a l'extrémité de son axe A1 inclinée et une phyllotaxie alterne

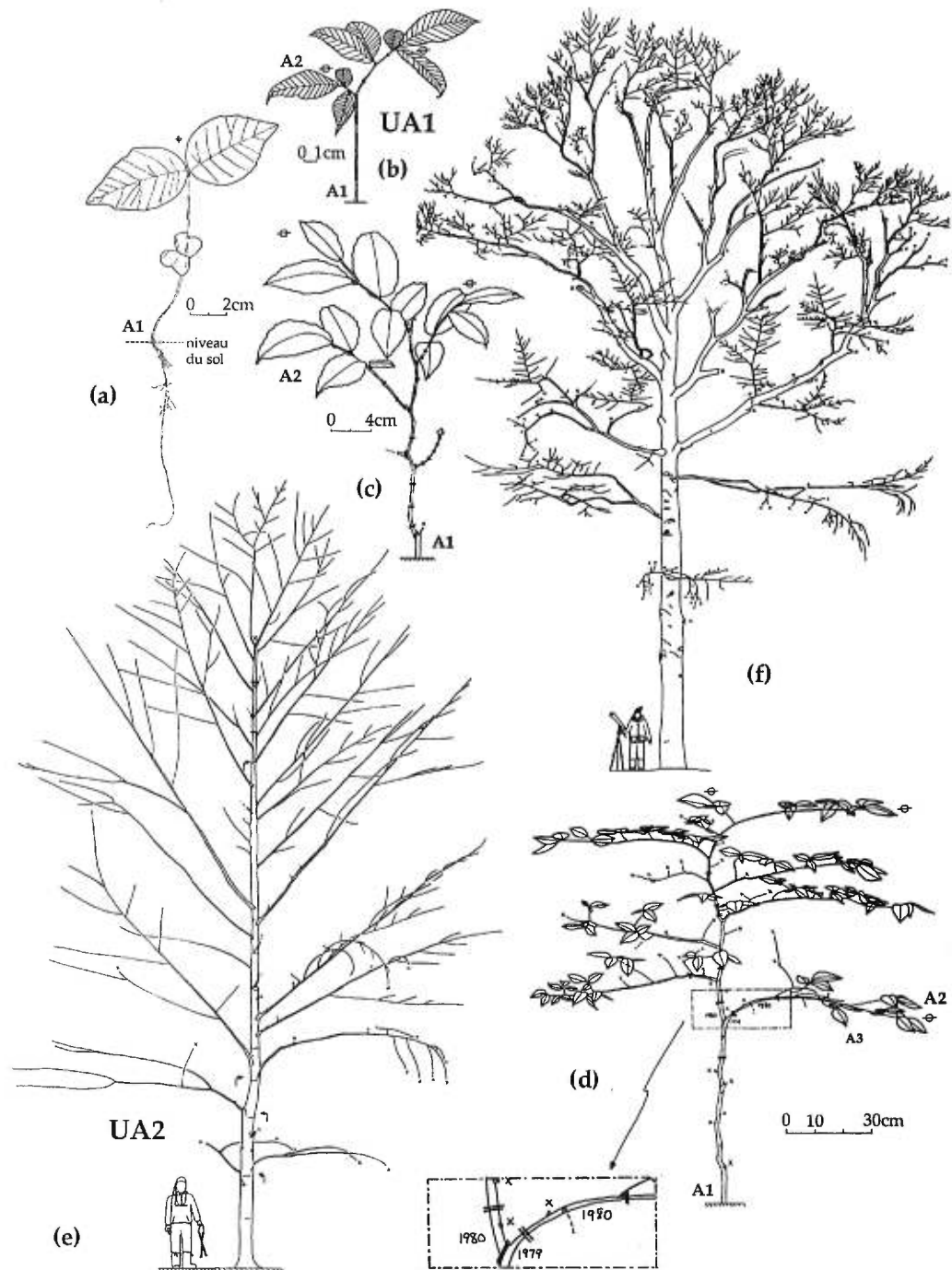
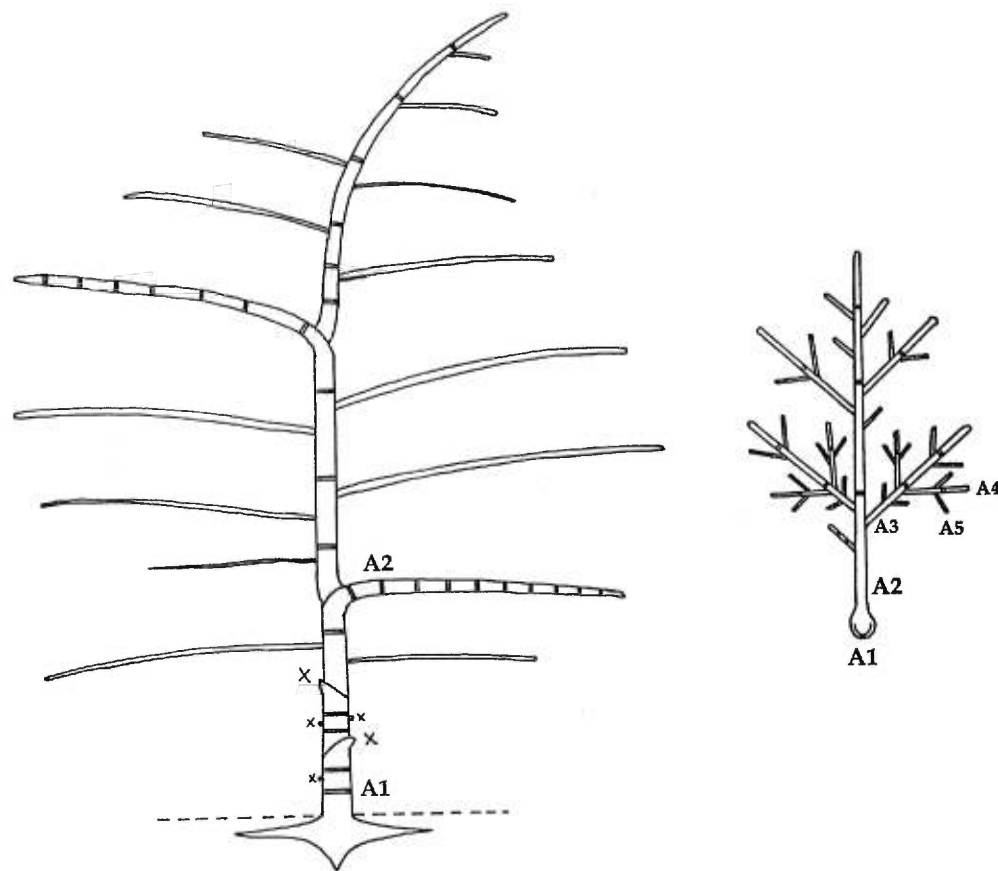


Figure 8.- *Fagus grandifolia* Ehrh.

(a): plantule orthotrope de l'année; (b): semis plagiotrope âgé de 4 ans représentant le premier module de l'arbre ou l'unité architecturale élémentaire de l'espèce, l'UA1; (c): très jeune plant d'environ 12 ans dont la structure à deux catégories d'axes résulte de l'empilement d'UA1; (d): jeune plant d'environ 1,50m de haut à trois catégories d'axes; (e): jeune arbre d'environ 13m de haut dont la structure à cinq catégories d'axes résulte de l'empilement d'UA1 métamorphosées et représente l'unité architecturale caractéristique de l'espèce, l'UA2. Les têtes déjetées des modules sont indiquées par des flèches; (f): arbre adulte d'environ 20m de haut présentant de la réitération totale dans la cime.



A1	A2	A3	A4	A5
sympode mixte	monopode	monopode	monopode	monopode
phyllotaxie alterne distique	phyllotaxie alterne distique	phyllotaxie alterne distique	phyllotaxie alterne distique	phyllotaxie alterne distique
ramification rythmique différée acrotone bilatérale	ramification rythmique différée acrotone bilatérale	ramification rythmique différée acrotone bilatérale	ramification rythmique différée acrotone bilatérale	non ramifié
plagiotrope	plagiotrope-oblique	plagiotrope	plagiotrope	plagiotrope
symétrie radiale	symétrie bilatérale	symétrie bilatérale	symétrie bilatérale	symétrie bilatérale
croissance indéterminée	croissance déterminée à long terme	croissance déterminée à moyen terme	croissance déterminée à court terme	croissance déterminée à court terme

Figure 9.- Description de l'unité architecturale (UA2) de *Fagus grandifolia* Ehrh.,
An : axe d'ordre n

distique. Le premier axe latéral (A2) est plagiotrope et est apparu en différé sur une unité de croissance acrotone.

Le très jeune plant (figures 8c, A60 et A61) est constitué de deux catégories d'axes. Le jeune tronc A1 est un sympode mixte, plagiotrope à son extrémité et orthotrope à sa base. Les axes A2 sont des monopodes plagiotropes. Les deux catégories d'axes ont une phyllotaxie alterne distique. Les modules qui composent l'axe A1 correspondent à des unités monopodiales composées de plusieurs unités de croissance et dont l'apex est avorté. Les modules dérivent les uns des autres par ramification subterminale. L'ensemble des axes produits latéralement proviennent de bourgeons restés latents pendant la saison hivernale et se différencient selon leur position sur le module acrotone; insérés le long du module sur des unités de croissance acrotones, ce sont des axes de deuxième ordre (A2) tandis que celui qui est apparu en position subterminale est plus long et prend le relais de l'axe A1 en formant le module suivant. Les axes d'ordre 2 sont disposés de manière radiale le long de l'axe A1.

Le jeune plant (figure 8d) est un sympode mixte. Ses modules sont de grands axes monopodiaux à croissance rythmique dont la partie proximale est dressée et la partie distale plagiotrope. Les modules dérivent les uns des autres par ramification au niveau de la zone de courbure entre ces deux parties. Cette structure conduit à la différenciation de trois catégories d'axes. Le tronc (A1) est formé à sa base par de courts modules dont l'apex est avorté et, plus haut, par l'empilement des parties dressées de chaque module monopodial. Les axes A2 sont des axes morphologiquement semblables mais ayant deux origines possibles. Ils correspondent soit à la partie distale plagiotrope de chaque module, soit à des formations latérales issues de bourgeons axillaires situés dans la partie subterminale des unités de croissance du tronc. Sur l'ensemble des axes A2, les rameaux A3 sont courts et disposés dans un plan horizontal, ce qui confère aux branches une symétrie bilatérale avec dorsiventralité. En revanche, sur le jeune tronc (A1) les axes A2 sont disposés de manière

radiale, l'orientation du plan de ramification pouvant changer d'un module à l'autre et certains A2 pouvant dévier hors des plans.

Le jeune arbre (figure 8e) est constitué de cinq catégories d'axes. Le tronc est toujours un sympode mixte, plagiotrope à son extrémité mais orthotrope sur la presque totalité de sa longueur. Toutes les autres catégories d'axes (A2 à A5) sont des monopodes plagiotropes à phyllotaxie distique. À la base du tronc, les branches proviennent des têtes de modules et sont affaissées et moribondes. Plus haut sur l'arbre, les branches sont obliques, de faible diamètre et ont deux origines possibles; certaines sont des têtes de modules mais la grande majorité dérivent de la ramification monopodiale de la partie dressée des modules. Toutes les branches A2 sont des systèmes à quatre catégories d'axes disposées dans un même plan horizontal, ce qui leur donne une symétrie bilatérale avec dorsiventralité. Les axes ultimes (A5) sont des rameaux courts agéotropes aux feuilles très rapprochées (entrenoeuds courts). Les rameaux courts se retrouvent le long des A4 mais également sur les A3 et les A2. La description détaillée de toutes les catégories d'axes apparaît à la figure 9.

L'arbre adulte (figure 8f) qui peut atteindre 30m de haut porte des branches maîtresses dans la partie supérieure de son tronc, formant une fourche à son extrémité. Ces branches sont obliques, de fort diamètre et reproduisent la structure du jeune arbre. Ces réitérats totaux fourchent terminalement. La cime de l'arbre est constituée d'une succession de tels réitérats, les plus périphériques étant les plus courts et constitués seulement de trois catégories d'axes. Le hêtre a une grande aptitude à réitérer, ce qui lui permet d'avoir une cime étalée et prolonge d'autant sa durée de vie.

Ontogenèse:

Le développement du hêtre à grandes feuilles est marqué par trois grandes phases. La première consiste en l'établissement du premier module décrit au stade de semis. Cette structure monopodiale constituée de plusieurs unités de croissance, à la base dressée et à l'extrémité plagiotrope et munie d'un premier axe latéral représente le premier niveau

d'organisation de l'arbre, son unité architecturale de premier niveau (UA1). L'organisation de l'UA1 est conforme au modèle de Troll.

La deuxième phase du développement correspond à l'édification de la structure modulaire à cinq catégories d'axes, décrite au stade de jeune arbre, par duplication des UA1 et augmentation progressive de leur nombre d'ordres de ramification. Le premier module (UA1) connaît un redressement secondaire de sa tige jusqu'au point d'insertion de l'axe latéral qui prend le relais de la dominance apicale. L'extrémité plagiotrope du module n'a pas, à ce stade, une grande espérance de vie. Il peut poursuivre son développement à l'horizontale mais le plus souvent il avorte rapidement. Le relais plagiotrope se redresse secondairement et reproduit la structure de l'UA1. En cours de succession, les UA1 gagnent en nombre d'ordres de ramification et l'espérance de vie de leur extrémité plagiotrope augmente, donnant une branche. La répétition de ce phénomène conduit à l'établissement d'une nouvelle unité structurale dans la plante; c'est l'unité architecturale de l'espèce (UA2, figure 9) dont l'organisation est également conforme au modèle de Troll.

La troisième phase du développement correspond à la réitération totale de l'arbre. À l'extrémité du tronc les branches deviennent fortes et obliques et une fourche se forme à partir de bourgeons subterminaux. Les relais ne se différencient pas les uns des autres de sorte que l'allongement du tronc est définitivement arrêté. Chaque réitérat fourche et réitère à son tour, donnant des réitérats de plus en plus petits et peu ramifiés. L'unité minimale n'a pas été observée.

Variations:

La première variation observée concerne le nombre d'ordres de ramification du premier module de l'arbre. Le plus souvent, le premier axe latéral du semis est à l'origine du premier relais, initiant très tôt la croissance sympodiale. Néanmoins, quelques individus ont été vus ramifiés en A2 et même en A3 avant que le premier relais ne se différencie (figure A53).

Une deuxième variation concerne le nombre de modules impliqués dans la croissance du tronc; nous en avons observé de 1 à 5 chez des jeunes plants à trois catégories d'axes, de tailles relativement semblables (figures A53 et A54). Les conditions d'extrême ombrage semblent en effet augmenter le nombre des modules du tronc tout en limitant le redressement de chacun. Sous conditions plus favorables, les modules prennent plus d'expansion verticalement et contribuent individuellement à une plus grande section du tronc (figures A53 et A56). Cette variation se reflète dans le nombre d'unités de croissance trouvées entre l'extrémité plagiotrope du module et le point d'insertion du relais au moment du transfert de la dominance apicale ainsi que dans le rapport des longueurs des unités de croissance d'une même année entre un module et son relais (figure 8d).

La troisième variation observée concerne l'expression plus ou moins franche d'une fourche à l'extrémité du tronc lors du transfert de la dominance apicale entre deux modules. Ceci dépend de l'équivalence des longueurs entre les deux éléments (la tête du dernier module et son relais) ainsi que de leur orientation respective. Finalement, une quatrième variation concerne la mise en place de jeunes branches dans la partie inférieure du tronc. Celles-ci, d'origine différée, remplacent les plus vieilles branches élaguées. Cette réitération partielle différée chez le hêtre peut donner des branches à symétrie bilatérale pouvant atteindre 2m de long.

II.4.4. Architecture et mode de développement de la pruche du Canada, Tsuga canadensis (L.) Carr.

Structure:

La plantule (figures 10a et A63) est un monopode (A1) à croissance rythmique, à l'extrémité plagiotrope et à la base orthotrope. Sa phyllotaxie est spiralée; les aiguilles sont disposées de manière radiale autour de l'axe A1.

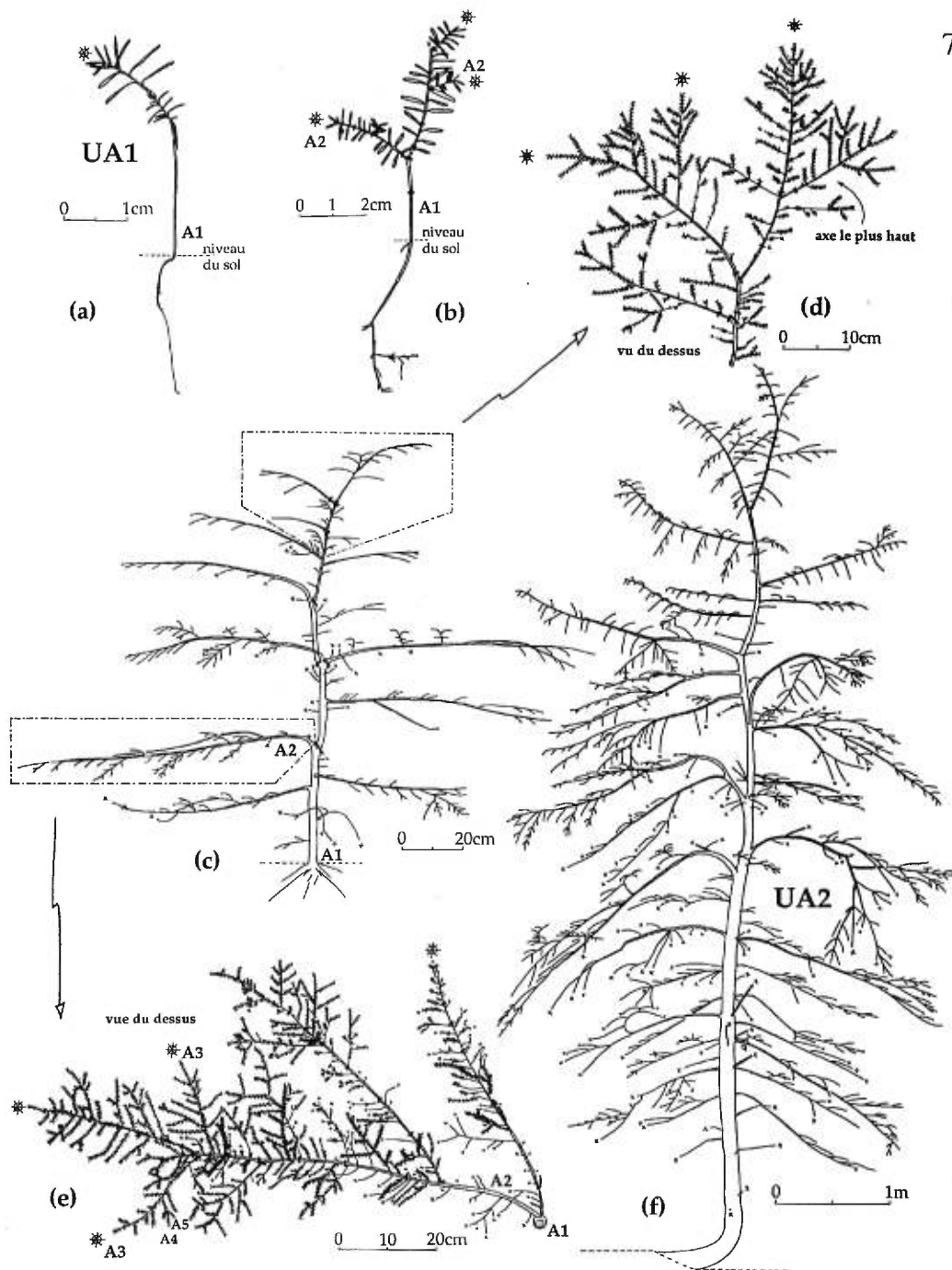
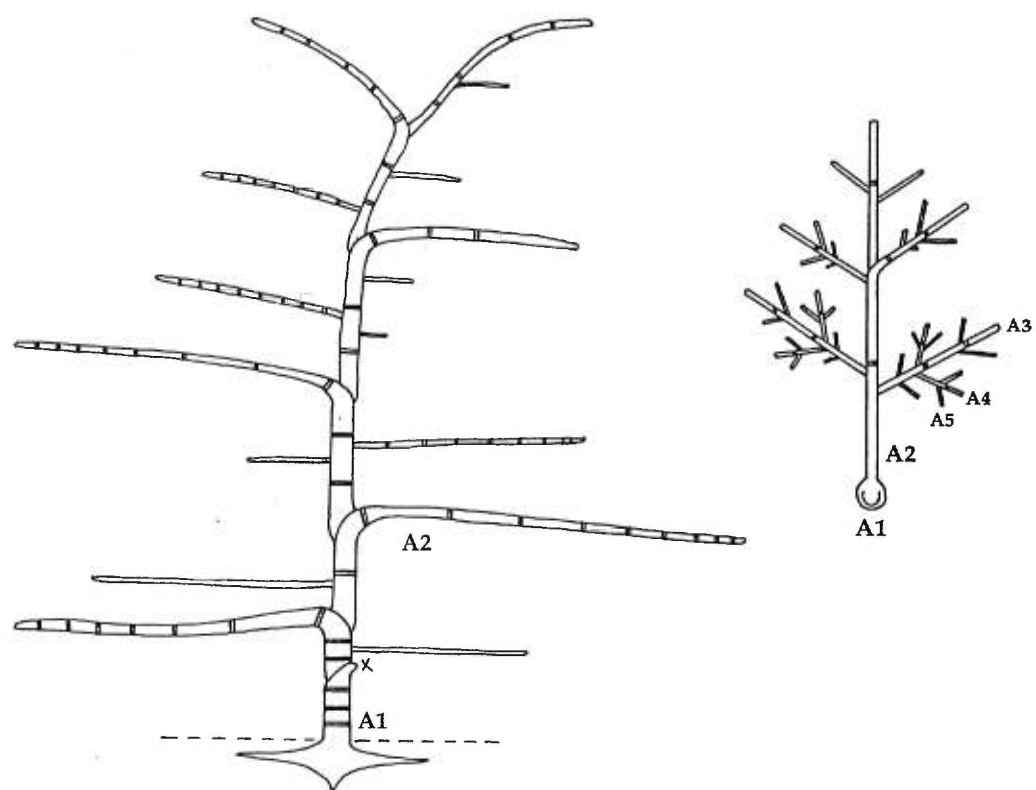


Figure 10.- *Tsuga canadensis* (L.) Carr.

(a): plantule plagiotrope âgée de 2 ans, représentant le premier module de l'arbre ou son unité architecturale élémentaire, l'UA1; (b): très jeune plant âgé de 7 ans dont la structure à deux catégories d'axes résulte de l'empilement d'UA1 (c): jeune plant d'environ 1,50m de haut à quatre catégories d'axes (d): tête du plant (c) vue du dessus et mettant en évidence le transfert de dominance apicale de la tête à un axe latéral qui se différencie; (e): gros plan d'une branche de l'individu (c) vue du dessus et mettant en évidence le mécanisme de remplacement des axes; les axes dont le développement est différé de plus d'un an sont dessinés en trait gras; (f): jeune arbre d'environ 8m de haut dont la structure à cinq catégories d'axes résulte de l'empilement d'UA1 métamorphosées et représente l'unité architecturale caractéristique de l'espèce, l'UA2. Dans le tiers inférieur du tronc, les branches commencent à être remplacées.



A1	A2	A3	A4	A5
sympode mixte	sympode mixte	monopode	monopode	monopode
phyllotaxie spiralée	phyllotaxie spiralée	phyllotaxie spiralée	phyllotaxie spiralée	phyllotaxie spiralée
ramification rythmique différée acrotone bilatérale	ramification rythmique différée acrotone bilatérale	ramification rythmique différée acrotone bilatérale	ramification rythmique différée acrotone bilatérale	non ramifié
plagiotope	plagiotope	plagiotope	plagiotope	plagiotope
symétrie radiale	symétrie bilatérale	symétrie bilatérale	symétrie bilatérale	symétrie bilatérale
croissance indéterminée	croissance déterminée à long terme	croissance déterminée à moyen terme	croissance déterminée à court terme	croissance déterminée à court terme

Figure 11.- Description de l'unité architecturale (UA2) de *Tsuga canadensis* (L.) Carr.
An : axe d'ordre n

Le très jeune plant (figures 10b et A64) est constitué de quelques modules juxtaposés et ramifiés. Les modules correspondent à des structures monopodiales de plusieurs unités de croissance, à la base dressée et à l'extrémité horizontale. Ils dérivent les uns des autres par ramification latérale dans leur zone de courbure ou par ramification subterminale lorsque leur partie dressée se termine par un apex avorté. Les axes produits latéralement proviennent généralement de bourgeons restés latents pendant la saison hivernale sur des unités de croissance acrotones. La disposition des modules les uns par rapport aux autres est telle que deux catégories d'axes se distinguent. L'axe A1 est un sympode mixte, à l'extrémité plagiotrope et à la base orthotrope. Il est formé de la base dressée de plusieurs modules successifs et d'un dernier module plagiotrope. Les axes latéraux A2 sont des monopodes plagiotropes. Ils ont deux origines possibles: certains correspondent à la partie plagiotrope des modules relayés le long du tronc, les autres résultent de la ramification latérale de la partie orthotrope des modules. Les deux catégories d'axes (A1 et A2) ont une phyllotaxie spiralée et une disposition radiale de leurs aiguilles. Les rameaux A2 sont disposés de manière radiale le long de l'axe A1.

Le jeune plant (figures 10c, d et e, A67, A68 et A69) présente une structure modulaire à quatre catégories d'axes. Le tronc (A1) est un sympode mixte orthotrope sur la presque totalité de sa longueur et plagiotrope à son extrémité. Les rameaux A2 sont des monopodes plagiotropes. Ils ont deux origines possibles, tel que décrit chez le très jeune plant, et alternent le long du tronc. Les têtes de modules donnent les branches les plus longues, les plus ramifiées et de plus grande durée de vie. Elles supportent des rameaux longs (A3) disposés dans la partie subapicale de ses unités de croissance. Ce sont des monopodes plagiotropes à croissance et ramification rythmique disposés dans un plan horizontal. Leurs unités de croissance sont acrotones et portent subterminalement des rameaux courts latéraux qui constituent la quatrième catégorie d'axe (A4) chez cette espèce. Les axes A2 et A3 se ramifient uniquement sur leurs faces latérales de sorte que malgré une phyllotaxie spiralée les branches ont globalement une symétrie bilatérale avec dorsiventralité. Dans la partie médiane des plus

longues branches (figures 10e et A69), des axes A3 au développement différé de plus d'un an s'intercalent entre les axes A3 séquentiels situés en position acrotone sur les unités de croissance. Les A3 au développement différé, représentés en traits gras, ont une position basitone; ils proviennent du fonctionnement de bourgeons latents situés à la base de chaque unité de croissance des A2. Ils sont légèrement plus dressés à leur base que les axes séquentiels.

Le jeune arbre (figures 10f, A70, A71 et A72) a une structure modulaire à cinq catégories d'axes. Le tronc (A1) orthotrope sur la presque totalité de sa longueur et plagiotrope à son extrémité et les branches A2 plagiotropes sont des sympodes mixtes. Les rameaux A3, A4 et A5 sont des monopodes plagiotropes. Dans la partie basse du tronc, les branches A2 séquentielles sont élaguées et remplacées par des branches à développement différé de plus d'un an. Celles-ci sont légèrement affaissées. Elles reproduisent la structure caractéristique des branches avec leurs quatre catégories d'axes disposés dans un même plan horizontal. Dans la partie médiane du tronc, les branches A2 sont plus longues et plus affaissées. D'origine séquentielle, elles correspondent majoritairement à des têtes de modules (tels que décrites dans les stades précédents). Plus haut sur l'arbre, des branches A2 des deux origines alternent: des têtes de modules et des axes latéraux produits par les parties dressées des modules. Les caractéristiques des cinq catégories d'axes sont résumées à la figure 11.

L'arbre adulte (non représenté ici) peut atteindre 20 à 25m de haut. Il présente une structure modulaire semblable à celle du jeune arbre, avec ses cinq catégories d'axes caractéristiques. Son tronc unique a toujours l'extrémité plagiotrope et les axes A2, A3 et A4 à développement différé de plus d'un an sont plus nombreux dans les parties vieillissantes de l'arbre en remplacement des axes séquentiels élagués.

Ontogenèse:

Le développement de la pruche du Canada est marqué par trois étapes importantes. La première correspond à l'édification du premier module et se fait rapidement dans les premières années de vie du jeune plant. Le module, avec sa partie verticale et sa partie horizontale, correspond au premier niveau d'organisation de l'arbre; c'est l'unité architecturale élémentaire de l'arbre, l'UA1. Son organisation est conforme au modèle de Troll.

La deuxième étape du développement correspond à l'édification de la structure modulaire à cinq catégories d'axes. Elle résulte de l'empilement de modules successifs et de l'augmentation progressive de leur nombre d'ordres de ramification. Le premier module se redresse secondairement jusqu'au point d'insertion de l'axe latéral qui prend le relais de sa dominance apicale. Le relais plagiotrope se redresse ensuite à son tour et reproduit la structure du premier module (UA1). Le phénomène se répète et en cours de succession, les modules sont de plus en plus ramifiés latéralement par métamorphose. Leur empilement conduit à l'édification de l'unité architecturale de l'espèce (UA2, figure 11) dont l'organisation est également conforme au modèle de Troll.

La troisième étape du développement de la pruche correspond au remplacement des axes A2, A3 et A4 vieillissants par réitération partielle différée. Les réitérats se développent à partir de bourgeons restés latents dans la partie proximale des unités de croissance et l'apparition des nouveaux axes peut s'étendre sur plusieurs années. Cette réitération a pour conséquence de retarder le dégarnissement des parties les plus âgées de l'arbre et de maintenir une surface d'assimilation en sous-bois au-delà de la durée de vie des premières branches.

Variations:

La principale variation observée concerne la vitesse de redressement des modules et la rapidité du transfert de leur dominance apicale à un relais. Ceci se reflète dans les proportions entre les parties orthotropes et plagiotropes des modules de même que dans le nombre d'unités de croissance entre la tête du module et son relais au moment du transfert

de la dominance. Cette variabilité dans l'expression du transfert de la dominance apicale influence la vitesse d'élongation du tronc comparativement au développement latéral des branches.

Une deuxième variation concerne le mode de réitération. En plus du mécanisme de réitération partielle qui permet le remplacement d'axes le long du tronc, il semble que la pruche puisse également faire de la réitération totale sur ses branches (ce qui ne nuit pas à la différenciation de son tronc unique). Sur les arbres observés dans le sud-ouest du Québec, ces réitérats étaient très petits et semblaient d'un avenir incertain (figures A70 et A73). Toutefois, une observation effectuée dans les vieilles forêts de la Pennsylvanie (USA) confirme la possibilité qu'à l'espèce de réitérer totalement de façon latérale. L'étude des vieux sujets mériterait d'être approfondie.

II.5. Discussion

Chez les quatre espèces, le tronc résulte de l'empilement de modules plagiotropes à redressement secondaire. Tous les axes ont une ramification différée, rythmique, acrotone et bilatérale. Deux unités architecturales se reconnaissent au cours de l'ontogenèse. L'UA1, en tant qu'unité architecturale élémentaire, est dupliquée. Les UA1 successives se métamorphosent et se disposent de façon hiérarchique pour donner l'UA2, unité architecturale caractéristique de l'espèce. Les limites entre les UA1, unités hiérarchisées, sont marquées par le passage par une phase de développement polyarchique. L'alternance des phases de développement hiérarchique et polyarchique au cours du développement de l'arbre leur procure une plasticité de la forme. L'expression de la polyarchie entre deux UA1 est généralement transitoire. Les fourches sont le plus souvent résorbées les unes après les autres, ce qui permet l'établissement du tronc. Ce n'est qu'en fin d'UA2, chez les espèces qui font de la réitération totale, que la phase de développement polyarchique laisse une fourche permanente dans la structure de l'arbre et démarque définitivement les UA2 successives.

La principale différence décelée entre les quatre espèces étudiées concerne l'importance et la nature de la phase de développement polyarchique entre deux UA1. En effet, chez l'orme et le tilleul, espèces de mi-succession, le développement du jeune arbre devient le plus souvent très hiérarchisé. Les modules s'intègrent dans la structure des UA1 et les UA1 s'intègrent dans la structure des UA2 au point que le jeune arbre présente un mode de croissance qui ressemble fortement à celui d'un monopode. L'individualisation des UA1, qui correspondent aux modules chez le hêtre et la pruche (espèces de fin de succession), est plus marquée et le demeure tout au long du développement du jeune arbre. Chez ces espèces, la phase de développement polyarchique entre deux UA1 ne dépend pas du même mécanisme de croissance. Chez les espèces de mi-succession, la fourche susceptible d'apparaître entre deux UA1 dépend d'un simple délai dans la différenciation entre les deux axes subterminaux qui sont apparus sur une même unité de croissance terminale. Le plus long et le plus dressé finit

généralement par imposer sa dominance et par prendre le relais de la croissance du tronc. Lorsqu'il n'y a pas de délais de différenciation, il n'y a pas de polyarchie. Chez les espèces de fin de succession, la phase de développement polyarchique entre deux UA1 dépend plutôt d'un transfert de dominance entre deux axes; l'un étant la tête du dernier module et l'autre son relais qui provient d'un de ses axes latéraux. Il s'opère un changement important dans l'organisation du système, ce qui démarque fortement les UA1 (ou modules) entre elles tout au long du développement du jeune arbre. Les différences entre les deux modes de développement décelés chez les espèces étudiées dépendent fondamentalement du potentiel d'autodifférenciation de leurs axes. Trois aspects de cette autodifférenciation distinguent clairement les espèces selon leur statut successional et influencent leur stratégie de croissance:

II.5.1. Passage de l'orthotropie à la plagiotropie chez la plantule

Chez l'orme et le tilleul, l'apex avorte annuellement en fin d'unité de croissance et assure aux espèces un développement sympodial strict. Le caractère inhérent chez ces espèces de l'avortement spontané de l'apex a été rapporté par Millington (1963). Le passage de l'orthotropie à la plagiotropie, chez la plantule, se fait par l'entremise d'un sympode. L'apex avorte en phase orthotrope et c'est un axe d'origine latérale qui initie la plagiotropie chez la plante et qui prend la relève de la croissance du tronc par son redressement secondaire. Le méristème apical de la tige principale ne connaît donc pas de réelle autodifférenciation puisque les fonctions orthotrope et plagiotrope sont tenues par des axes différents. De Reffye *et al.* (1991) ont observé le même phénomène chez *Zelkova serrata* (tableau III).

Chez le hêtre et la pruche, le scénario est différent. La croissance est monopodiale. Dans les premiers stades de croissance de la plantule, un seul et même méristème apical est à l'origine des parties orthotrope et plagiotrope de l'axe principal. Le méristème connaît dans ce cas une réelle autodifférenciation (tableau III). Toutefois, il est intéressant de noter qu'à

Espèce	Mode de croissance	Orientation de la première u.c. et phyllotaxie	Différenciation primaire et phyllotaxie	Redressement secondaire	Intégration du module dans le tronc	Différenciation et nombre de catégories d'axes avant réitération	Source
<i>Tsuga canadensis</i> (L.) Carr. (Pinaceae) Amérique du Nord	‡					F _{A5}	présente étude
<i>Fagus grandifolia</i> Ehrh. (Fagaceae) Amérique du Nord	‡					F _{A5}	présente étude
<i>Anaxagorea doliocarpa</i> Sprague et Sandw. (Annonaceae) Guyane fr.	‡					F _{A3}	Barthélémy, 1988
<i>Fagus sylvatica</i> L. (Fagaceae) Europe	‡						Ramaroson-Ramparany, 1978
	‡					F F	Thiébaud, 1982
	‡					F _{A4} F _{A5}	Nicolini, 1991
<i>Cleistopholis patens</i> (Benth) Engl. (Annonaceae) Afrique de l'ouest	‡						Hallé et Oldeman, 1970
Exemple monopodial du modèle de Troll							
<i>Ulmus americana</i> L. (Ulmaceae) Amérique du Nord	*					F _{A5}	présente étude
<i>Tilia americana</i> L. (Tiliaceae) Amérique du Nord	*					F _{A3} F _{A5}	présente étude
<i>Zelkova serrata</i> (Thunb.) Makino (Ulmaceae) Japon	*					F	de Reffye et al., 1991
<i>Ulmus effusa</i> Sibth. (Ulmaceae) Europe	*					F	Troll, 1937, cité par Hallé et al. '78
<i>Ulmus campestris</i> L. (Ulmaceae) Afrique du Nord et Europe	*					F _{A2} F _{A4}	Durand, 1993
<i>Castanea sativa</i> Mill. (Fagaceae) Europe	*		-	-		F	Ramaroson-Ramparany, 1978
Variante sympodiale du modèle de Rauh							

Tableau III. Caractéristiques du mode de développement de quelques espèces à croissance modulaire.

‡ : mode de croissance monopodial, * : mode croissance sympodial, | : tige orthotrope, ∟ : tige plagiotrope, ⊗ : phyllotaxie spiralée, ⊕ : phyllotaxie opposée décussée, ⊖ : phyllotaxie alterne distique, ⊙ : phyllotaxie spiro-distique x : avortement de l'apex, F : tige principale et branches plagiotropes, F : tige principale orthotrope et branches plagiotropes, F : tige principale et branches orthotropes, A_n : axe ultime produit avant réitération, considérant que le tronc est A1.

ce stade la différenciation de l'axe qui se fait de l'orthotropie à la plagiotropie n'est pas encore totale et irréversible dans le sens que ce dernier bénéficie toujours d'un potentiel de redressement secondaire. Un décalage, seulement, s'est établi entre les deux fonctions d'allongement et de redressement de la tige. Bien que la croissance primaire du module soit maintenant plagiotrope, son apex conserve sa dominance à l'échelle de l'individu. Les éventuels axes latéraux du module ne seront pas dotés, pour leur part, d'un potentiel de redressement secondaire.

La phase initiale de la croissance de la plantule montre chez le hêtre et la pruche un réel potentiel d'autodifférenciation du méristème apical et le maintien d'une hiérarchie à l'échelle du module assurée par une croissance monopodiale. Chez l'orme et le tilleul, le passage de l'orthotropie à la plagiotropie de l'axe A1 sort de l'organisation du module et relève déjà d'un niveau d'organisation supérieur.

II.5.2. Intégration du module dans le tronc

Chez l'orme et le tilleul, les modules qui participent à la montée du tronc se redressent généralement sur toute leur longueur étant donné la position acrotone du relais sur la dernière unité de croissance du module (tableau III). On ne peut pas qualifier les modules d'axes mixtes. Ils sont soit totalement inclus dans le tronc après leur redressement, soit totalement inclus dans la branche. Ils se différencient clairement les uns des autres selon leur position. Il s'intègrent parfaitement dans la structure de l'arbre dont l'organisation privilégie la montée du tronc.

À l'opposé, chez le hêtre et la pruche, les modules sont mixtes (tableau III). Le redressement secondaire de l'axe plagiotrope se produit tout comme chez l'orme et le tilleul, mais une partie du module finit par demeurer plagiotrope. La perte du potentiel de redressement secondaire représente la deuxième étape de l'autodifférenciation du module dans l'expression de sa

plagiotropie. La tête du module peut alors poursuivre sa croissance en tant que branche. Au moment du transfert de la dominance apicale, le relais se trouve à une distance de l'apex qui peut atteindre plusieurs unités de croissance; Hibbs (1981) a observé une distance de 6 unités de croissance. Le décalage entre les deux fonctions d'allongement et de redressement, de même que la distance entre l'apex et le relais, ont pour conséquence de laisser à l'horizontale une portion d'axe qui a d'abord profité de la dominance apicale lors de son développement et qui poursuit ensuite sa croissance en tant que branche. Ce mécanisme explique qu'on retrouve parfois de plus longues unités de croissance dans la partie proximale de certaines branches (A2) comparativement aux unités de croissance correspondantes sur le tronc (figure 8d). Le développement latéral des branches peut ainsi être favorisé au détriment de la croissance du tronc chez les espèces de fin de succession. Il le sera plus ou moins en fonction des conditions du milieu. Les conditions d'extrême ombrage semblent en effet accentuer le décalage entre les fonctions allongement et redressement de la tête et la distance entre le relais et l'apex. Ceci favorise un plus grand étalement latéral du plant, ce qui aide à sa survie sous conditions fortement ombragées. Au-delà de l'influence des conditions du milieu, le phénomène de sympode avec survie de la tête plagiotope du module est omniprésent chez les individus observés. L'empilement sympodial de modules à structure mixte est retenu comme une caractéristique fondamentale du mode de développement des deux espèces (*Fagus grandifolia* et *Tsuga canadensis*). Hibbs (1981) avait pour sa part décidé de ne pas inclure le sympode dans le mode de développement caractéristique de la pruche, car il semblait imprévisible. Effectivement, le moment de son expression n'est pas prévisible comme il peut l'être chez l'orme et le tilleul où sa fréquence d'apparition est annuelle. Il n'en demeure pas moins, pour le hêtre et la pruche, un caractère propre à l'espèce et le fait qu'il ne soit pas rigoureusement prévisible est justement signe d'un degré d'individualisation plus grand des modules chez ces espèces. Cette individualisation favorise tout au long du développement de l'arbre un ajustement de la forme à des conditions de faible luminosité.

II.5.3. Transfert de la dominance apicale et mécanismes de différenciation en cause.

Chez les espèces de mi-succession, *Ulmus americana* et *Tilia americana*, l'apex avorte annuellement et le transfert de la dominance apicale se fait directement à un bourgeon. Bien qu'il puisse parfois y avoir une fourche à la tête de l'arbre, un élément de la fourche plus long et plus dressé depuis le début de son développement finit généralement par imposer sa dominance. Il n'y a pas, dans ce cas, de changement de rôle chez les axes au cours de leur développement, seulement une intensification progressive de l'expression de la dominance apicale.

Chez le hêtre et la pruche, il en est autrement. Le transfert de la dominance donne lieu à une double différenciation. La tête du module connaît une autodifférenciation en prenant un rôle d'axe secondaire tandis qu'un de ses axes latéraux qui a déjà eu le temps de pousser sous sa dominance se dédifférencie pour prendre la relève de la dominance apicale; la tête devient branche et la branche devient tête. Le potentiel d'autodifférenciation des axes donne à l'arbre une plasticité de la forme qui favorise sa survie et son développement sous des conditions d'extrême ombrage. La plagiotropie de la tête peut par exemple persister plusieurs années sans pour autant compromettre la reprise éventuelle de la croissance du tronc. La distance possible entre l'apex et le relais prévient les culs-de-sac morphogénétiques tels qu'ils ont été observés à l'occasion chez le tilleul. Le hêtre et la pruche semblent à l'abri d'un blocage de la croissance en hauteur car le relais du tronc provient toujours de la dédifférenciation d'un axe latéral (potentiel d'autodifférenciation). Ce mécanisme permet d'éviter de compromettre l'érection du tronc après une trop longue période de latence. La souplesse des fonctions de différenciation des axes chez le hêtre et la pruche contribue largement à leur adaptation aux conditions de faible luminosité en sous-bois.

La comparaison des architectures des quatre espèces suggère que la plasticité de leur forme ne dépende pas tant de la fréquence des sympodes mais plutôt du degré d'intégration des

unités dans la structure de l'arbre et de la nature du mécanisme de croissance impliqué lors des phases de développement polyarchiques. Un lien a été observé entre le mode de développement des quatre espèces et leur statut successional. Les espèces chez qui la dominance apicale est toujours mise au profit de la montée du tronc dominant la canopée en mi-succession tandis que les espèces chez qui le développement latéral peut être favorisé sans pour autant compromettre la poursuite de la croissance du tronc dominant le couvert forestier en fin de succession.

II.6. Conclusion

L'analyse architecturale de quatre espèces d'arbres en milieu tempéré a permis de déceler des différences dans leur mode de développement et leur architecture qu'on peut mettre en relation avec leur statut successional. L'étude d'un plus grand nombre d'espèces, incluant les espèces à structure orthotrope, permettra de valider cette corrélation et fera l'objet d'un prochain article (Millet *et al.* en prép. ou chapitre III). L'étude des quatre espèces plagiotropes confirme néanmoins l'intérêt de considérer l'architecture de l'arbre d'un point de vue dynamique et global en vue d'un rapprochement avec son écologie (Millet *et al.* sous presse ou chapitre I). On a pu constater que des structures semblables tels des axes plagiotropes à redressement secondaire pouvaient dériver de modes de croissance différents. Selon les espèces, ils n'ont pas la même origine (latérale ou terminale) ni le même devenir (avortement de l'apex et redressement total ou perte de redressement secondaire et poursuite d'une croissance plagiotrope). L'analyse architecturale a permis de différencier les stratégies de croissance des espèces. Nos résultats confirment qu'une part de la nature dynamique du développement est d'origine endogène et caractéristique de l'espèce. On comprend ainsi que l'arbre est susceptible de réagir de façon différente à son environnement selon son stade de développement. Cet état de fait nous invite dorénavant à considérer les stades de développement des arbres, plutôt que seulement leur âge ou leur hauteur, lors d'études comparatives des architectures sous conditions de croissance variables.

II.7. Remerciements

Nous tenons à remercier F. Hallé, L. Brouillet et S. deBlois pour leur révision du manuscrit et leurs commentaires constructifs. Merci également à D. Mailhot, à M. Billette et à tous les propriétaires de lots privés qui ont eu l'amabilité de nous donner accès à leur terre pour nos travaux d'observation. L'accès à la station de biologie des Laurentides de l'Université de Montréal, aux parcs régionaux de la Communauté urbaine de Montréal, à l'Arboretum Morgan, à la station de recherche de l'Université Mc Gill au Mont Saint-Hilaire et au Boisé Papineau de Laval, de même que la collaboration de R. Laurin, contremaître à la ville de Montréal et de J. Beaupré, grimpeur-élagueur, nous ont permis de compléter les travaux de terrain et de valider les modèles. L'étude a été possible grâce à une bourse d'étude de l'Université de Montréal (FES) à J. Millet, une subvention de recherche CRSNG (A8328) à A. Bouchard et au soutien financier de l'UMR 5554 du CNRS. Le matériel pour grimper aux arbres provient d'une bourse offerte à J. Millet du Fonds de recherche pour l'arbre-Québec inc. par la Société Internationale d'Arboriculture-Québec. R. Desjardins a réalisé la figure 3.

II.8. Références

- Barthélémy, D. 1988. *Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales: le concept de floraison automatique*. Thèse de doctorat. Univ. des Sciences et Techniques du Languedoc. Montpellier. 262 pp.
- Barthélémy, D. 1990. *Levels of organization and repetition phenomena in seed plants*. *Acta biotheoretica*, 39: 309-323.
- Bergeron, Y., A. Bouchard & A. Leduc. 1988. *Les successions secondaires dans les forêts du Haut-Saint-Laurent, Québec*. *Naturaliste Can.*, 115: 19-38.
- Bouchard, A., Y. Bergeron, C. Camiré, P. Gangloff & M. Garyépy. 1985. *Proposition d'une méthodologie d'inventaire et de cartographie écologique: la cas de la M.R.C. du Haut-Saint-Laurent*. *Cah. Géogr. Qué.* 29(76): 79-95.
- Brisson, J., Y. Bergeron & A. Bouchard. 1988. *Les successions secondaires sur sites mésiques dans le Haut-Saint-Laurent, Québec, Canada*. *Can. J. Bot.* 66(6): 1192-1203.
- Caraglio, Y. & C. Édelin. 1990. *Architecture et dynamique de croissance du platane. Platanus hybrida Brot. (Platanaceae)*. *Bull. Soc. bot. Fr.* 137, *Lettres bot.* (4/5): 279-291.
- de Reffye, Ph., P. Dinouard & D. Barthélemy. 1991. *Modélisation et simulation de l'architecture de l'orme du Japon Zelkova serrata (Thunb.) Makino (Ulmaceae): la notion d'axe de référence*. In: *L'Arbre: Biologie et Développement*, Édelin, C. (Ed.), *Naturalia Mospeliensia*, Actes du 2 ième Colloque international sur l'Arbre: 251-266.
- Durand, M. 1993. *Ramification d'une plante sympodiale: l'orme (Ulmus campestris L.)*. Mémoire de D.E.A., Univ. Montpellier II. 33 pp. + annexes.
- Édelin, C. 1981. *Quelques aspects de l'architecture végétative des conifères*. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 128, *Lettres bot.*, 1981(3): 177-188.
- Édelin, C. 1984. *L'architecture monopodiale. L'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale*. Thèse, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier. 258 pp.

- Édelin, C. 1991. *Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation*. In: *L'Arbre: Biologie et Développement*, Édelin, C. (Ed.), Naturalia Monspeliensia, Actes du 2 ième Colloque international sur l'Arbre: 127-154.
- Grandtner, M.M. 1966. *La végétation forestière du Québec méridional*. Les Presses de l'Univ. Laval, Québec, 216 pp.
- Hallé, F. & C. Édelin. 1986. *L'analyse architecturale des arbres*. 6 ième Colloque sur les recherches fruitières - Bordeaux, 10-11 déc. 1986. 15 pp.
- Hallé, F. & R.A.A. Oldeman. 1970. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson et Cie. Paris. 178 pp.
- Hallé, F., R.A.A. Oldeman & P.B. Tomlinson. 1978. *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Springer-Verlag. 441 pp.
- Hibbs, D.E. 1981. *Leader growth and the architecture of three North American hemlocks*. Can. J. Bot. 59: 476-480.
- Marie-Victorin, Fr. 1995. *Flore laurentienne*. 3ième éd. (rev. par L. Brouillet et I. Goulet). Les Presses de l'Université de Montréal, Montréal. 1083 pp.
- Millet, J., A. Bouchard & C. Édelin (en préparation). *Rapports entre le mode de développement architectural des arbres et le statut successional des espèces en forêt feuillue tempérée*. (équivalent au chapitre III de la thèse)
- Millet, J., A. Bouchard & C. Édelin (sous presse). *Plant succession and tree architecture: an attempt at reconciling two scales of analysis of vegetation dynamics*. Acta Biotheoretica. (équivalent au chapitre I de la thèse)
- Millington, W.F. 1963. *Shoot tip abortion in Ulmus americana*. Amer. Jour. Bot. 50 (4): 371-378.

- Nicolini, E. 1991. *Le hêtre Fagus sylvatica L.: quelques aspects de son architecture*. In: Architecture, structure, mécanique de l'arbre. Troisième séminaire interne. Montpellier, févr.1991. Laboratoire de mécanique et de génie civil. Université de Montpellier II: 38-63.
- Ramaroson-Ramparany, L. 1978. *Contribution à l'étude architecturale de quelques espèces ligneuses des régions tempérées*. Thèse de doctorat. Univ. Sc. Tech. du Languedoc, Montpellier. 115 pp.
- Rowe, J.S. 1972. *Les régions forestières du Canada*, Service canadien des forêts, Publ. n° 1300F, Canada, 172 pp.
- Thiébaud, B. 1982. *Observations sur le développement de plantules de Hêtre (Fagus sylvatica) cultivées en pépinière, orthotropie et plagiotropie*. Can. J. Bot. 60: 1292-1303.
- Thiébaud, B. & S. Puech. 1984. *Développement du hêtre commun: morphologie et architecture de l'arbre. 2 ième partie: le développement des arbres*. Rev. forest. franç. 36(1): 45-58.

Chapitre III

***Rapports entre le mode de développement
architectural des arbres et statut successional
des espèces en forêt feuillue tempérée***

III.1. Introduction

L'étude des successions végétales et la recherche des «forces» qui initient la dynamique successionnelle (Barbour *et al.* 1987; Pickett *et al.* 1987; Millet *et al.* sous presse ou chapitre I) passent directement par l'étude des caractéristiques des espèces impliquées. Diverses approches ont été employées (tableau I). L'étude souvent morcelée du phénomène de succession dans chacun de ses mécanismes pris individuellement (ex: compétition pour la lumière, implantation différentielle des espèces) a mené à une étude parallèle tout autant morcelée des caractères de la végétation (Horn 1971; Pickett *et al.* 1987; Barbour *et al.* 1987; Yamamura *et al.* 1993). Van Andel *et al.* (1993) insistent sur l'importance d'étudier toute la diversité des mécanismes impliqués au cours de la succession végétale en ne se limitant pas au seul mécanisme de compétition pour la lumière. La considération des multiples facettes de la dynamique successionnelle demande de se pencher sur l'ensemble des caractères propres aux arbres et aux caractéristiques de leur développement. En somme, le développement d'une vision globale des mécanismes de la succession invite au développement d'une vision globale des caractéristiques des organismes impliqués.

L'exploration de la forme et du développement de l'arbre, parallèlement à l'étude de son mode de reproduction et des caractéristiques de son cycle (ou de son implantation), ont permis de faire des corrélations entre les différentes fonctions de l'organisme (reproduction et développement végétatif) et de reconnaître des «stratégies». MacArthur et Wilson (1967) ont reconnu et décrit les stratégies «r» et «K». Grime (1977) distingue, pour sa part, les stratégies «ruderal», «stress tolerant» et «competitive». L'ensemble des caractères qui ont été retenus pour dégager des stratégies chez les arbres sont de nature statique uniquement (ex: taux moyen de croissance en hauteur, durée de vie). La grande majorité des caractères structuraux et de développement reliés au statut successional de l'arbre, sont également de nature statique et généralement considérés comme fixes pour l'espèce (ex: taux de bifurcation, hauteur maximale, forme monoétagée ou multiétagée). Certaines corrélations

ont été décelées. Le tableau II résume les conclusions qui en ont été tirées. Toutefois, l'attribution de certains traits jugés fixes pour l'espèce est contestée. On découvre les limites de l'approche statique de la structure et du développement de l'arbre. Steingraeber *et al.* (1979) et Borchert & Slade (1981) montrent par exemple que le taux de bifurcation ne peut être considéré comme une valeur caractéristique et fixe pour l'espèce, tel que l'avait d'abord proposé Whitney (1976). Zimmermann et Brown (1971) remarquent que les formes «excurrent» et «decurrent» peuvent se succéder chez un même arbre au cours de son développement. Steingraeber (1982) note le passage d'une croissance déterminée à une croissance indéterminée chez les jeunes érables à sucre (*Acer saccharum* Marsh.). La simulation du développement de l'arbre sur ordinateur met encore plus en évidence les limites d'une approche statique de la plante. Les modèles théoriques, valables pour la prévision du développement des jeunes arbres, ne s'appliquent plus à partir d'une certaine taille (Honda & Fisher 1979; Borchert & Slade 1981). Les caractères physiologiques et morphologiques de la plante changent vraisemblablement au cours de son développement. Le mouvement morphogénétique (Nozeran 1986) qui se produit chez la plante en développement et qui est à l'origine de la métamorphose observée dans sa structure (Goethe 1790; Hallé & Ng 1981; Édelin 1984) est une caractéristique fondamentale de son ontogenèse. La considération de la nature dynamique du développement des plantes semble essentielle pour une interprétation éclairée des relations existant entre le mode de fonctionnement des espèces, qui se reflète dans leur forme, leurs dimensions, leur durée de vie, etc., et leur statut écologique, en l'occurrence leur statut successional.

C'est pour répondre au besoin d'une approche globale et dynamique de l'arbre, dans le cadre d'études sur les successions végétales, que l'approche architecturale des végétaux de Hallé et Oldeman (1970; Hallé *et al.* 1978) a été proposée (Millet *et al.* sous presse ou chapitre I). L'analyse architecturale des arbres permet de rendre compte de la différenciation morphologique entre les types d'axes et de mettre à jour les règles d'organisation de la structure et la dynamique de développement propre à chaque espèce. La considération de

quatre critères architecturaux (mode de croissance, mode de ramification, différenciation morphologique et position de la sexualité) a permis à Hallé et Oldeman (1970; Hallé *et al.* 1978) d'identifier 23 modèles architecturaux dans la nature. La question de la valeur adaptative des modèles architecturaux fut alors soulevée. Des corrélations ont été recherchées entre les critères architecturaux pris isolément et les modèles architecturaux, d'une part, et l'écologie des espèces, d'autre part. Mais les études, fondées sur la notion de modèle architectural, se sont révélées peu concluantes (Hallé *et al.* 1978; Fournier 1979).

De nouveaux concepts ont été développés en architecture des arbres au cours des derniers trente ans. Aujourd'hui, la description du mode de développement d'une espèce, i.e. la reconnaissance de la suite des phases de développement caractéristiques, dépasse la seule reconnaissance du modèle. Les notions de réitération (Oldeman 1974), d'unité architecturale (Barthélémy *et al.* 1989; Édelin 1977), de niveaux d'organisation (Barthélémy 1990; Hallé 1986) et de plan d'organisation (Édelin 1991) ont été élaborés et permettent de tracer un portrait plus détaillé de l'architecture et du mode de développement d'une espèce. Ces nouveaux concepts ont déjà permis de comprendre, du point de vue de l'organisation de la structure de l'arbre, ce qui favorise chez certaines espèces une grande plasticité de la forme (Millet *et al.* en prép. a ou chapitre II; Loup 1994; Genoyer 1994; Nicolini & Caraglio 1994; Proserpi *et al.* 1995; Bégin 1991; Millet et Ouellet 1992). Oldeman et van Dijk (1991) ont inséré des caractères architecturaux, pris à plusieurs niveaux d'organisation (organes, axes, patrons d'embranchement, patrons de réitération), dans le diagnostique des tempéraments des arbres en forêt tropicale («hard gambler to hard strugglers»). La diversité des formes étant moins grande en forêt tempérée, la classification de Oldeman et van Dijk ne suffit pas pour séparer les espèces selon leur statut successional (obs. pers. dans les forêts du sud-ouest du Québec). Ces dernières semblent en effet appartenir principalement à la classe «gambler». Des travaux supplémentaires en architecture des arbres en milieu tempéré sont nécessaires afin de mettre en lumière les liens pressentis entre leur mode de développement et leur statut successional.

Les objectifs de la présente étude sont de *i)* comparer l'architecture de plusieurs espèces d'arbres qui se trouvent en étroite relation les unes avec les autres au cours de la succession de la forêt en région tempérée, *ii)* identifier les traits qui discriminent les espèces en accord avec leur statut successional, *iii)* interpréter l'influence de ces différents traits sur la stratégie de croissance des espèces et enfin *iv)* conclure sur les relations existant entre l'architecture et le mode de développement des espèces d'une part et leur statut successional d'autre part. Nous vérifierons l'hypothèse selon laquelle cette relation se situerait au niveau de l'alternance des plans d'organisation hiérarchiques et polyarchiques.

III.2. Le choix des espèces

L'étude a été menée dans le domaine climacique de l'érablière à caryers (Grandtner 1966) dans le sud-ouest du Québec, plus précisément dans la municipalité régionale de Comté du Haut-Saint-Laurent (figure 3), territoire faisant l'objet d'une étude multidisciplinaire (Bouchard *et al.* 1985). Ce territoire fait partie de la région forestière des Grands Lacs et du Saint-Laurent, section forestière du Haut-Saint-Laurent (Rowe 1972). Au total, 37 espèces d'arbres indigènes surtout feuillus poussent dans la région. L'étude a porté exclusivement sur les espèces qui poussent sur sols mésiques, développés sur des dépôts morainiques, de façon à comparer les architectures d'espèces qui sont en relation directe les unes avec les autres au cours de la succession de la forêt. Neuf espèces, les plus fréquentes, ont été retenues pour leur représentativité des différents stades de la succession de la forêt et la diversité de leur architecture: *Betula populifolia* Marsh. et *Populus tremuloides* Michx. comme espèces de début de succession; *Ulmus americana* L., *Fraxinus americana* L., *Tilia americana* L. et *Carya cordiformis* (Wang.) K. Koch comme espèces de mi-succession; *Acer saccharum* Marsh., *Fagus grandifolia* Ehrh. et *Tsuga canadensis* (L.) Carr. comme espèces de fin de succession (Bergeron *et al.* 1988; Brisson *et al.* 1988; Domon *et al.* 1986). L'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) a déjà été étudié par Millet et Ouellet (1992). Nous ferons ici référence aux résultats tels qu'ils sont présentés dans le plus récent compte rendu (Millet *et al.* en prép. b). Les résultats de l'analyse architecturale des quatre espèces dont le développement est conforme en tout ou en partie au modèle de Troll (*Ulmus americana*, *Tilia americana*, *Fagus grandifolia* et *Tsuga canadensis*) ont été présentés et discutés dans un précédent article (Millet *et al.* en prép. a ou chapitre II). Nous présentons ici les résultats des quatre dernières espèces (*Betula populifolia*, *Populus tremuloides*, *Fraxinus americana* et *Carya cordiformis*) ainsi qu'une synthèse des résultats des neuf espèces.

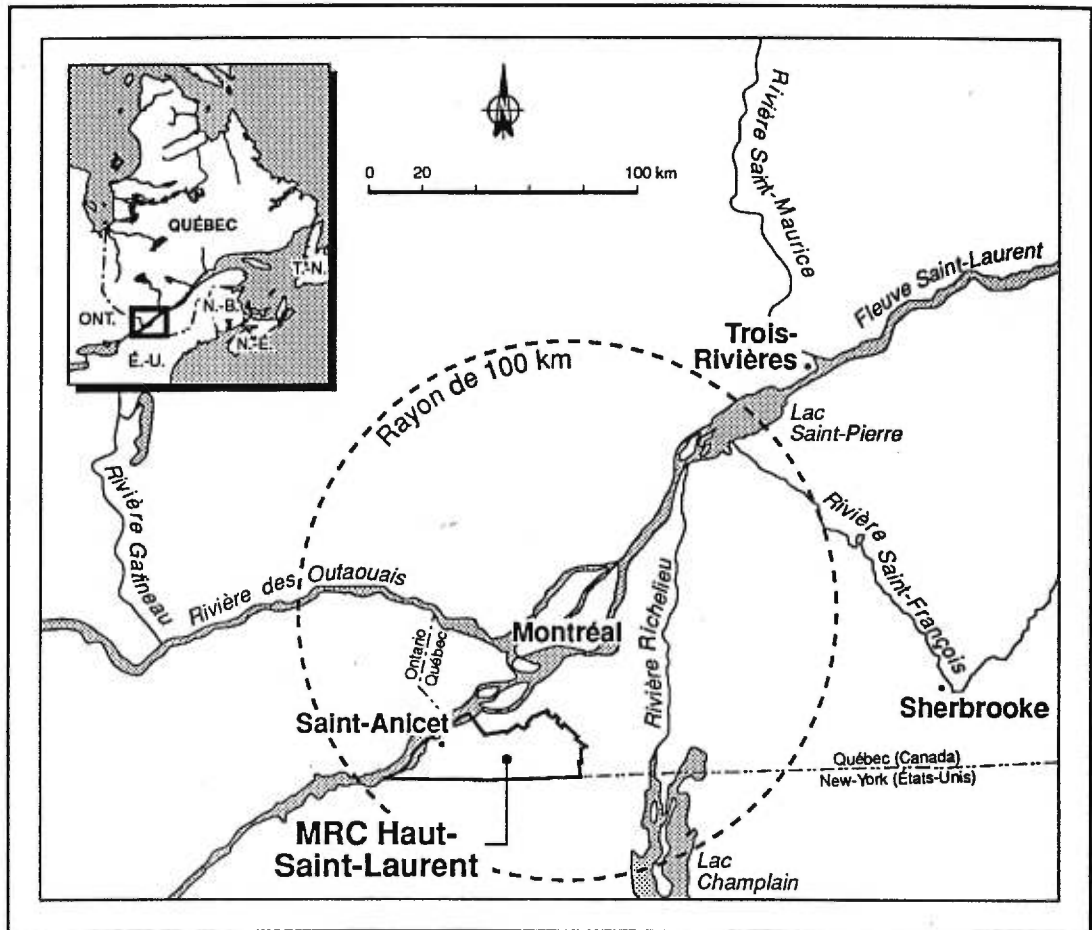


Figure 3.- Lieu de l'étude, MRC du Haut-Saint-Laurent et région de Montréal.

III.3. Méthode d'analyse architecturale

Pour rendre compte du mode de développement des espèces, nous avons eu recours à la méthode d'analyse architecturale de Hallé et Oldeman (1970), analyse qui permet de déduire la dynamique du développement à partir de l'observation de traits fixés dans la structure des arbres. Nos observations ont porté sur environ 150 individus d'âges et de stades de développement différents par espèce. Un suivi a été fait des architectures adoptées par les plantes depuis le stade de plantule jusqu'à celui d'arbre sénéscent. Par recoupement, la séquence complète du mode de développement de l'espèce a été déduite. On a d'abord procédé au tracé de croquis. Une fois le mode de développement compris, un individu représentatif de chaque stade de développement a été choisi et dessiné. Nous avons ainsi pu vérifier la justesse de notre compréhension et décrire dans le détail chaque stade. Les résultats ont ensuite été validés sur le terrain en s'assurant que tous les individus rencontrés dans une diversité de milieux répondent au modèle retenu. Seuls les caractères communs à tous ont été retenus. La validation, de même que certaines analyses, ont été complétées dans un rayon de 100km autour de Montréal (figure 3). Les résultats des analyses sont présentés sous la forme d'un texte descriptif des architectures et du mode de développement de l'espèce, accompagné d'un portrait schématique de son unité architecturale caractéristique et de la liste des caractères des différentes catégories d'axes. Les travaux de terrain se sont échelonnés de mai 1993 à septembre 1996. Divers outils ont été utilisés pour faciliter les observations: loupe 10X, jumelles (Bausch & Lomb 8X40 WA), longue vue (Kowa TSN-1 avec zoom 20X à 60X), trépied, lames de rasoir pour les coupes et sécateur à perche. Les analyses ont principalement porté sur le développement du jeune arbre, les mécanismes de la croissance du tronc, la différenciation des axes et le potentiel de réitération dans la cime. Pour la description des différentes catégories d'axes des systèmes ramifiés, nous n'avons pris en compte que les critères pour lesquels nous avons suffisamment d'information. Quelques éléments additionnels pourront éventuellement compléter les portraits (ex:


position des inflorescences, croissance cambiale). Ils n'ont pas été inclus ici parce que considérés non essentiels pour les besoins de notre analyse.


Afin d'éviter toute ambiguïté dans le sens donné aux mots dans la suite du texte, voici quelques précisions. Le caractère orthotrope ou plagiotrope attribué aux axes fait référence à la direction de leur croissance primaire. Le terme «axe» désigne toute structure caulinaire linéaire, de son origine à son extrémité. Dans cette acception, l'axe peut être aussi bien monopodial, construit à partir d'un méristème unique, que sympodial c'est à dire formé par une succession de modules. Nous désignons par «module» toute structure élémentaire d'un sympode, qu'elle soit ramifiée ou non. Le terme «sympode complexe» désigne un système ramifié constitué par la succession de sympodes monochasiaux et de sympodes polychasiaux. Le «sympode mixte» est un sympode constitué par la succession de modules ramifiés monopodiaux. L'«unité architecturale» se définit comme une structure hiérarchisée, à une ou plusieurs catégories d'axes différenciés, dont les limites sont marquées par une discontinuité de la hiérarchie dans le développement de la plante. Nous considérons qu'il y a polyarchie lorsqu'un ou plusieurs axes sortent du réseau de corrélations d'un système hiérarchisé et qu'ils sont à l'origine d'une fourche. Le partage de dominance apicale peut être transitoire ou persistant. Plusieurs niveaux d'organisation (Hallé 1986; Oldeman 1979, 1989; Barthélémy 1990) peuvent être décelés dans la structure d'un arbre. Ainsi, des unités architecturales dites «élémentaires» peuvent se succéder et former une unité architecturale de niveau d'organisation supérieur. On parlera d'UA1, UA2, UA3, etc. pour désigner les unités architecturales des différents niveaux, l'une étant la structure élémentaire de la suivante. L'«unité architecturale de l'espèce» est l'unité de plus haut niveau reconnue chez une espèce donnée et constituée du plus grand nombre de catégories d'axes.


Clé d'interprétation des symboles graphiques

\perp : limite des unités de croissance

\times : mortalité de l'apex

 : phyllotaxie spiralée

 : phyllotaxie opposée-décussée

 : phyllotaxie alterne-distique

A_n : axe de catégorie n

UAn : unité architecturale de catégorie n

1990, '91, '92, etc. : année de l'allongement de l'unité de croissance

u.c. : unité de croissance

III.4. Résultats

III.4.1. Architecture et mode de développement du bouleau à feuilles de peuplier, *Betula populifolia* Marsh.

Structure:

La plantule (figures 12a et A1) est un monopode (A1) orthotrope à phyllotaxie spiralée d'indice 2/5 et à croissance rythmique. Les feuilles ont un bourgeon unique à leur aisselle et sont disposées de manière radiale autour de l'axe A1. Le long de la tige, les limites entre les unités de croissance sont très peu marquées.

Le jeune plant (figures 12b et A2) est formé d'un axe A1 monopodial orthotrope à phyllotaxie spiralée d'indice 2/5 qui est ramifié rythmiquement. Ses unités de croissance, aux limites peu marquées, sont acrotones et portent des rameaux latéraux (A2) sur la presque totalité de leur longueur. Les axes d'ordre 2 sont des monopodes orthotropes à phyllotaxie spiralée d'indice 2/5 et à croissance rythmique. Ils sont disposés de manière radiale autour de l'axe A1 et ont une origine différée; ils proviennent de bourgeons restés latents pendant la dernière période hivernale.

Le jeune arbre (figures 12c et A4) présente une architecture hiérarchisée ramifiée jusqu'à l'ordre 5. Toutes les catégories d'axes sont des sympodes linéaires orthotropes à phyllotaxie spiralée d'indice 2/5 et à croissance rythmique. Les modules correspondent à une seule unité de croissance dont l'apex est avorté. Les modules dérivent les uns des autres par ramification subterminale; ils prennent leur origine d'un bourgeon axillaire resté latent durant la période hivernale, tout comme les axes produits latéralement sur des unités de croissance acrotones (A1 à A4). Seul le tronc et la plus vieille branche à la base du tronc peuvent posséder dans leur partie proximale quelques unités de croissance monopodiales mises en place au stade de jeune plant. Mais la croissance secondaire de ces axes cache toute

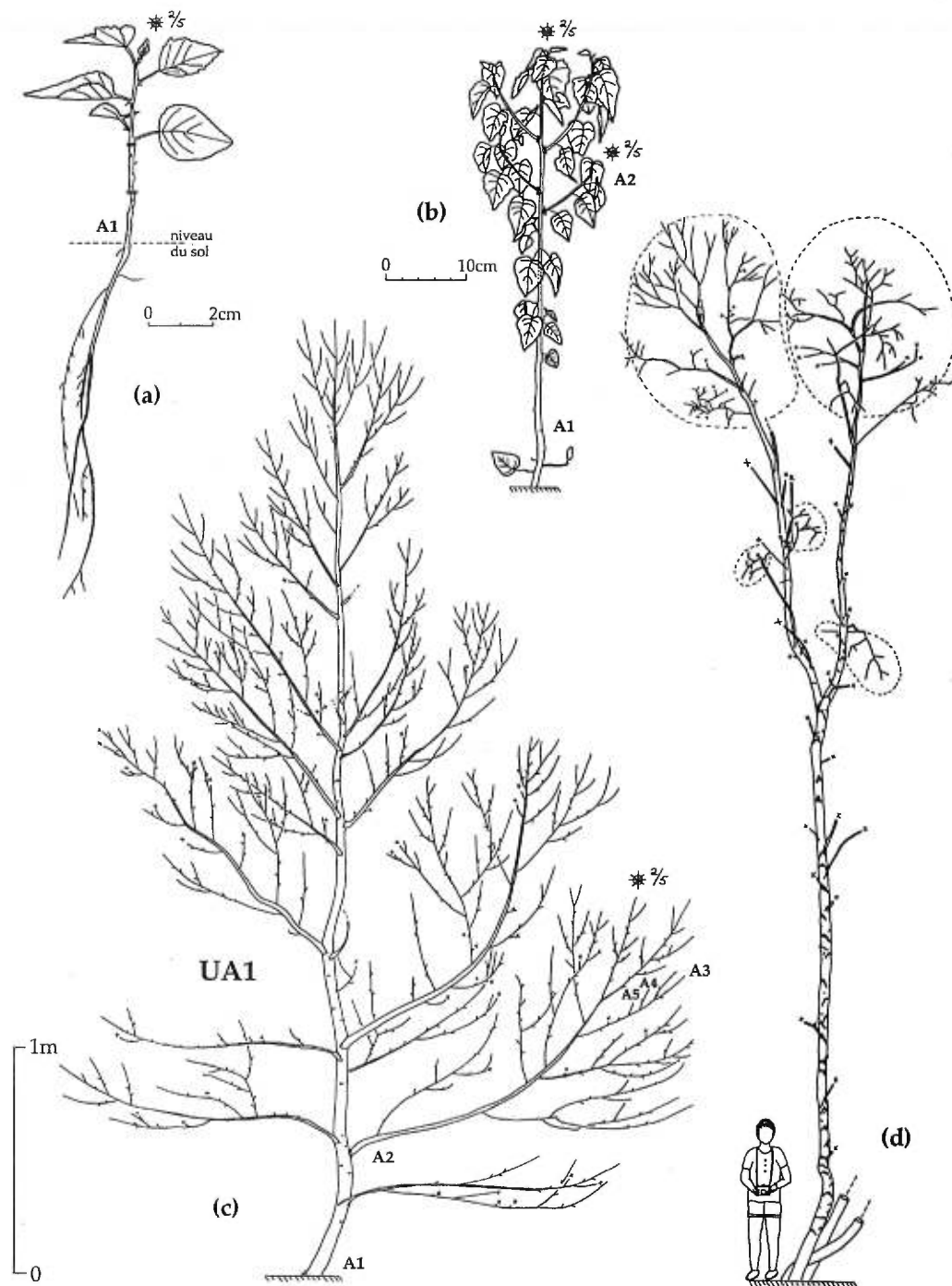
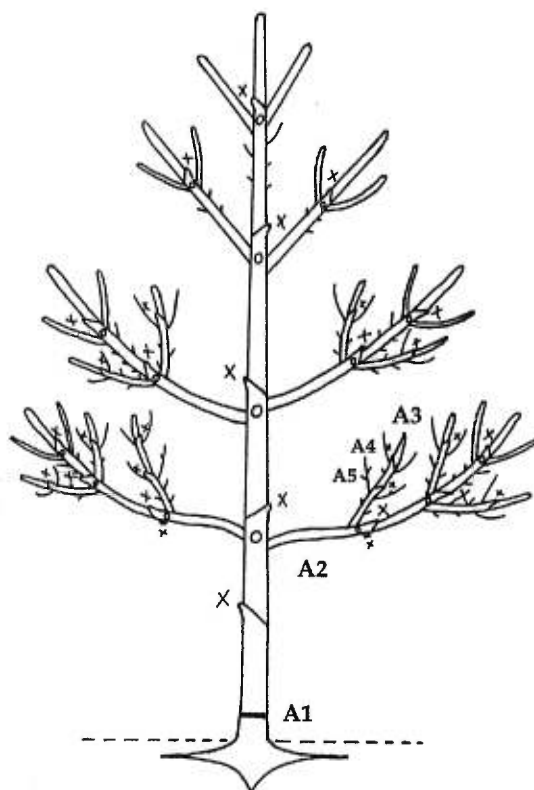


Figure 12.- *Betula populifolia* Marsh.

(a): plantule âgée de 3 ans, à croissance monopodiale, (b): jeune plant de 3 ans, à croissance monopodiale et ramifié de A2 orthotropes, (c): jeune arbre d'environ 4m de haut dont la structure hiérarchisée à 5 catégories d'axes représente l'unité architecturale caractéristique de l'espèce, (d): arbre adulte, d'environ 12 m. de haut, présentant deux têtes.



A1	A2	A3	A4	A5
sympode complexe	sympode complexe	sympode complexe	sympode complexe	sympode monochasial
phyllotaxie spiralee 2/5	phyllotaxie spiralee 2/5	phyllotaxie spiralee 2/5	phyllotaxie spiralee 2/5	phyllotaxie spiralee 2/5
ramification rythmique differée acrotone axile	ramification rythmique differée acrotone axile	ramification rythmique differée acrotone axile	ramification rythmique differée acrotone axile	non ramifié, rameau court
orthotrope	orthotrope	orthotrope	orthotrope	orthotrope
symétrie radiale	symétrie radiale	symétrie radiale	symétrie radiale	symétrie radiale
croissance en épaisseur moyenne	croissance en épaisseur faible	croissance en épaisseur très faible	croissance en épaisseur très faible	peu ou pas de croissance en épaisseur
croissance indéterminée	croissance déterminée à long terme	croissance déterminée à moyen terme	croissance déterminée à court terme	croissance déterminée à court terme

Figure 13.- Description de l'unité architecturale de *Betula populifolia* Marsh.

X : avortement spontané annuel de l'apex, An : axe d'ordre n

trace de ce caractère passé et l'ensemble de l'arbre apparaît essentiellement comme un sympode aux axes différenciés et linéaires. Les branches (A2) sont disposées en étages successifs le long du tronc dont les dimensions sont modestes. Les axes A2 sont des sympodes complexes qui portent de longs et grêles rameaux (A3). Ces derniers sont disposés de manière radiale autour des axes A2. Les axes A3 portent dans la partie distale de leurs unités de croissance des rameaux A4 dont la croissance en épaisseur est très faible. Les axes A4 sont disposés de manière radiale autour des axes A3 et ils supportent des rameaux courts (A5), sympodes monochasiaux aux feuilles très rapprochées. Les rameaux courts se retrouvent sur les axes A4 mais également le long des axes A3 et à l'extrémité distale des branches A2 et du tronc. Les caractéristiques détaillées de chaque catégorie d'axe sont résumées à la figure 13.

L'arbre adulte peut atteindre 10 à 12m de haut et possède un tronc unique, linéaire et orthotrope. Les branches sont élaguées à la base, laissant des marques sur le tronc. Les branches qui composent la cime sont menues et ont une structure très divariquée rendant impossible la reconnaissance des catégories d'axes. Le tronc se termine distalement par un système de fourches menues et courtes de structure semblable à celle des branches divariquées. La figure 12d (ou figure A5) représente un cas exceptionnel d'arbre adulte à deux cimes dont la structure est identique à celle de l'arbre rectiligne, hormis la deuxième cime.

Ontogenèse:

Le développement du bouleau à feuilles de peuplier est marqué par trois phases importantes. La première survient dans les toutes premières années de vie du jeune plant. Elle est monopodiale et mène à la différenciation des rameaux A2 et du tronc.

La deuxième phase de développement est sympodiale. Ce sont les axes A2 qui adoptent en premier une croissance sympodiale, puis l'axe A1. La différenciation des axes se poursuit selon ce mode et conduit à l'édification d'une unité hiérarchisée à 5 catégories d'axes. C'est

l'unité architecturale de l'espèce décrite au stade de jeune arbre. Son organisation est apparentée au modèle de Rauh (Hallé *et al.* 1978) malgré qu'elle soit sympodiale.

La troisième phase de développement correspond à la perte de la dominance des axes. Les branches et l'extrémité du tronc adoptent une structure divariquée avec des unités de croissance très courtes, annonçant la sénescence de l'arbre. L'essentiel de l'ontogenèse du bouleau à feuilles de peuplier porte sur la mise en place de l'unité architecturale. L'avènement des fourches de très faibles dimensions ne défait pas la linéarité générale du tronc.

Variations:

La première variation observée concerne l'origine des axes latéraux. Généralement différée, il arrive qu'elle soit immédiate. Ce mode de ramification, bien qu'observé à l'occasion, n'a pas fait l'objet d'un suivi détaillé.

La deuxième variation concerne la dominance du tronc. Il arrive à bas âge, généralement dans des milieux plus fermés, que la tête du plant perde sa dominance, avorte de l'apex et qu'une fourche se forme à partir de deux bourgeons subterminaux. Les formes divariquées qui en résultent sont rares et reprennent le plus souvent leur croissance linéaire par le redressement d'un des éléments de la fourche. Il arrive également qu'on observe des arbres adultes possédant plus d'une tête (figures 12d et A5). Dans ces rares cas, chaque tête reproduit la structure de l'arbre (réitération totale), mais leur nombre demeure toujours très limité (maximum observé de deux têtes par arbre). Les axes principaux de ces réitérats totaux sont longs, verticaux, avec un angle d'ouverture entre les deux faible, ce qui suggère leur grande individualité. Le phénomène de réitération totale dans la cime de l'arbre adulte étant occasionnel et d'expression très limitée lorsqu'il survient, n'a pas été retenu comme faisant partie du mode de développement caractéristique du bouleau à feuilles de peuplier.

III.4.2. Architecture et mode de développement du peuplier faux-tremble, *Populus tremuloides* Michx.

Structure:

La plantule est un monopode (A1) orthotrope à phyllotaxie spiralée et à croissance rythmique. Les feuilles sont disposées de manière radiale autour de l'axe A1 et portent un bourgeon unique à leur aisselle. La figure 14a (ou figure A6) représente un drageon de l'année de structure semblable.

Le jeune plant (figures 14b et A7) est formé d'un axe A1 monopodial orthotrope à phyllotaxie spiralée d'indice $2/5$ qui est ramifié rythmiquement. Les rameaux latéraux (A2) sont insérés dans la partie supérieure des unités de croissance de l'axe A1 (ramification acrotone); la zone de ramification peut s'étendre à la presque totalité de la longueur de l'unité de croissance. Les axes A2 (figures 14b et c, A7 et A8) sont des monopodes orthotropes à phyllotaxie spiralée d'indice $2/5$ disposés de manière radiale autour de l'axe A1. Ces rameaux ont une origine différée; ils proviennent de bourgeons restés latents durant la période hivernale.

Le jeune arbre (figure 14d) est constitué de quatre catégories d'axes dont la phyllotaxie est spiralée d'indice $2/5$ et la croissance rythmique. Le tronc (A1) est toujours un monopode orthotrope et porte des branches (A2) disposées en étages successifs. Les branches sont des monopodes orthotropes de faible diamètre. Leurs unités de croissance sont acrotones et portent de longs rameaux A3 dans leur partie supérieure. Ces derniers sont monopodiaux, orthotropes et leur croissance en épaisseur est très faible. Les rameaux situés sur la face ventrale des axes A2 sont plus développés que ceux portés par leur face dorsale, ce qui confère aux branches une légère symétrie bilatérale. Les axes A4 sont des rameaux courts à symétrie radiale dont les feuilles sont très rapprochées. Bien que les rameaux A4 les plus courts ne présentent pas un tropisme clairement visible, certains rameaux plus longs que

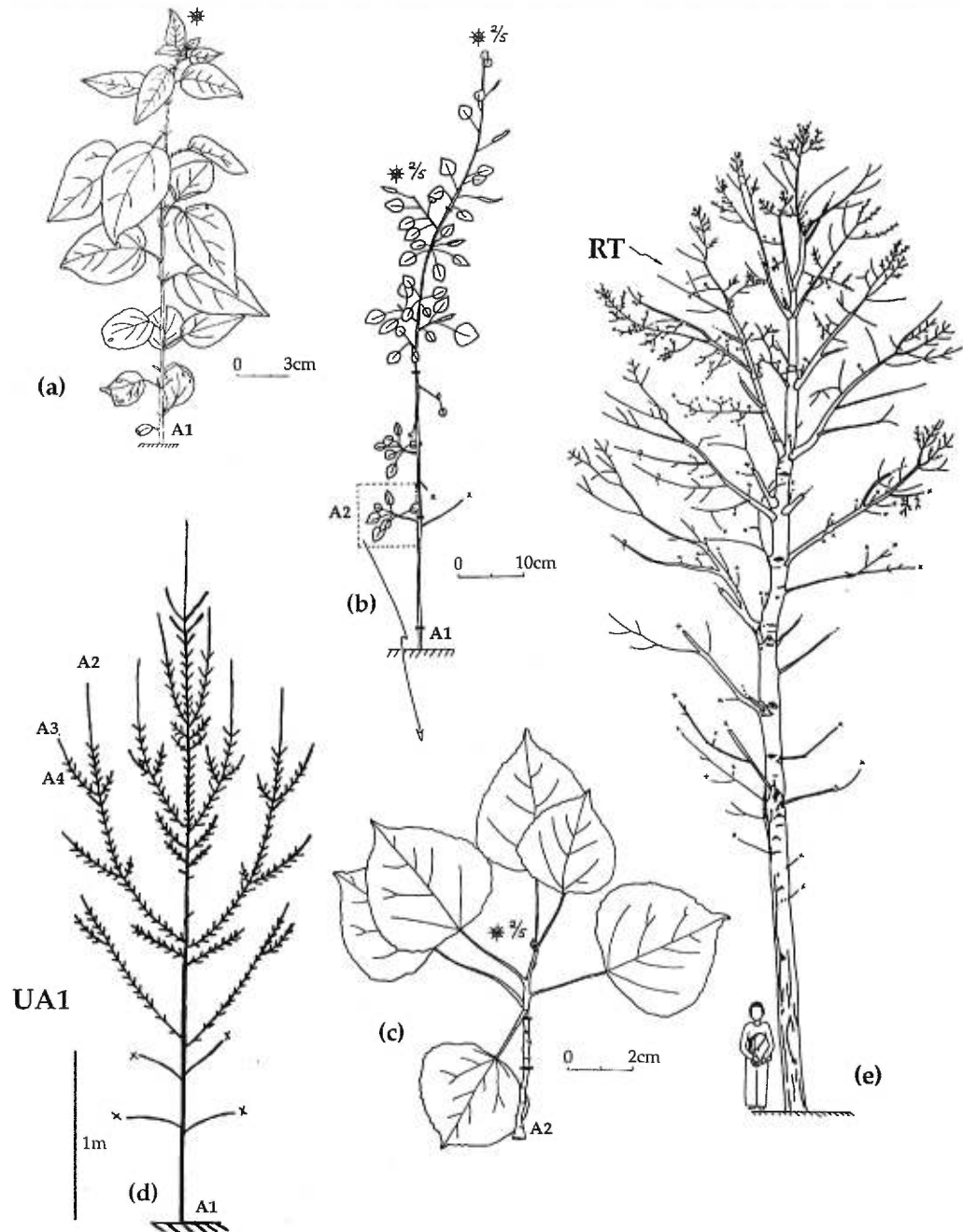
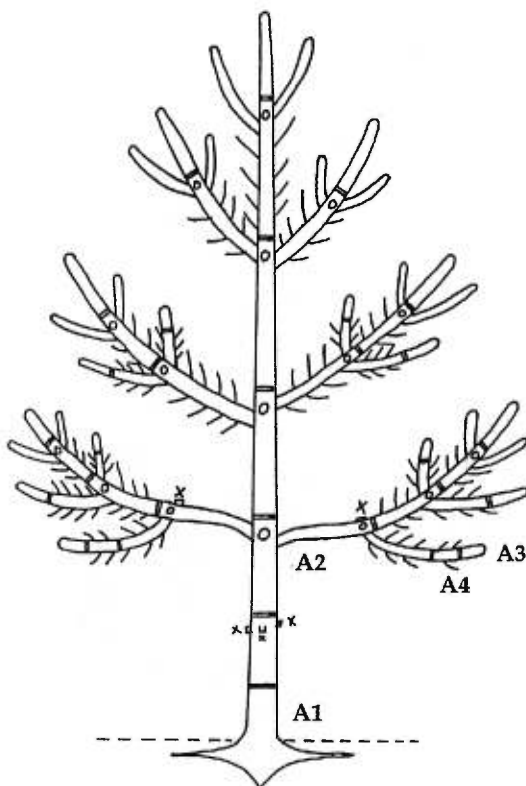


Figure 14.- *Populus tremuloides* Michx.

(a): drageon de l'année d'environ 25cm de haut (b): jeune plant âgé de 5 ans et haut d'environ 1m (c): gros plan d'un A2 de 3 ans, (d): croquis d'un jeune arbre dont la structure hiérarchisée à 4 catégories d'axes représente l'unité architecturale caractéristique de l'espèce, (e): arbre adulte d'environ 20m de haut présentant un réitérat total (RT) de l'unité architecturale sans nuire à la linéarité du tronc.



A1	A2	A3	A4
monopode	monopode	monopode	monopode
phyllotaxie spiralee 2/5	phyllotaxie spiralee 2/5	phyllotaxie spiralee 2/5	phyllotaxie spiralee 2/5
ramification rythmique, differee, acrotone et axile	ramification rythmique, differee, acrotone et axile	ramification rythmique, differee, acrotone et axile	non ramifie, rameau court avec zone d'abscission basale
orthotrope	orthotrope	orthotrope	ageotrope à tendance orthotrope
symetrie radiale	symetrie legere-ment bilaterale par hypotonie	symetrie radiale	symetrie radiale
croissance en epaisseur forte	croissance en epaisseur faible	croissance en epaisseur tres faible	peu ou pas de croissance en epaisseur
croissance indeterminee	croissance determinee à long terme	croissance determinee à moyen terme	croissance determinee à court terme

Figure 15.- Description de l'unité architecturale de *Populus tremuloides* Michx.
An : axe d'ordre n

d'autres et dont l'extrémité a tendance à se redresser, suggèrent que leur croissance est fondamentalement orthotrope. Les rameaux courts sont situés tout au long des axes A3 mais on les retrouve également dans la partie inférieure des unités de croissance des axes A2 et même sur le tronc. De durée de vie courte, ils s'élaguent spontanément au moyen d'une zone d'abscission basale. Les caractéristiques détaillées de chaque catégorie d'axe sont résumées à la figure 15.

L'arbre adulte (figures 14e et A14) peut atteindre 20m de haut. Son tronc monopodial et orthotrope porte des étages de branches dont la structure varie selon leur position dans la cime. Dans la partie basse de la couronne, quelques branches éparses présentent une structure semblable à celle décrite au stade de jeune arbre. La plupart de ces branches sont déjà tombées ainsi qu'en témoignent les cicatrices qu'elles ont laissées sur le tronc. L'essentiel de la couronne est constitué par des branches de plus grande taille caractérisées par l'existence de fourches. Ces branches (A2) sont des monopodes orthotropes pouvant atteindre 3m de long et environ 15cm de diamètre à la base. Elles portent des rameaux A3 identiques à ceux précédemment observés sur le jeune arbre, ramifiés de A4, mais également des axes plus grands, de durée de vie plus longue que les rameaux A3. Le diamètre de ces derniers est équivalent à celui de l'axe 2 et leur ramification s'étend jusqu'à l'ordre 5. Ces ensembles ramifiés sont des réitérats partiels; ils reproduisent la structure de l'axe 2 qui les porte. Insérés dans la partie subterminale de certaines unités de croissance de l'axe A2, ils forment les fourches que l'on observe disposées de façon irrégulière le long de la branche. Dans la partie supérieure de la couronne, on note l'existence d'axes de fort diamètre en mélange avec les branches partiellement réitérées. Ce sont des systèmes uniformément ramifiés jusqu'à l'ordre 5 et formés par 4 ordres d'axes différents. L'axe principal est un monopode orthotrope à phyllotaxie spiralée et ramification rythmique. Très vertical, cet axe ne subit quasiment aucun affaissement. À la différence des branches voisines, il est pérenne et peut atteindre 4m de long. Les branches (axes d'ordre 3) qui sont insérées dessus par étages successifs sont en tout point semblables à celles observées sur le

jeune arbre (A2). Les axes d'ordre 4 ont la même structure que les axes A3 du jeune arbre et les axes d'ordre 5 sont des rameaux courts qui couvrent le presque totalité des unités de croissance des rameaux d'ordre 4. En d'autres termes, ces branches particulières sont des réitérats totaux. Bien que présents de façon régulière chez les arbres adultes, ces réitérats sont très peu nombreux et de taille relativement modeste, de sorte que la dominance et la linéarité du tronc ne se trouvent pas modifiées.

Ontogenèse:

Le développement du peuplier faux-tremble est caractérisé par trois grandes étapes. La première correspond à la différenciation des quatre catégories d'axes et conduit à l'édification de l'unité architecturale de l'espèce (figures 14d et 15). Son organisation est conforme au modèle de Rauh (Hallé *et al.* 1978). La deuxième étape correspond à l'apparition de la réitération partielle par la différenciation d'axes d'ordre 5 (équivalents à des A4 sur des rameaux qui ont reproduit la structure de l'axe qui les porte) répartis irrégulièrement le long des branches. La troisième étape correspond la formation imprévisible de quelques réitérats totaux de taille relativement modeste, qui restent très minoritaire dans la cime. Ainsi, l'essentiel de l'ontogenèse du peuplier porte sur la mise en place de l'unité architecturale, l'occurrence de la réitération ne modifiant que très peu la forme générale de l'arbre.

Variations:

Les principaux caractères susceptibles de varier d'un individu à l'autre concernent *i)* le degré de plagiotropie et d'orthotropie des branches, les arbres se développant dans des milieux un peu plus fermés ayant des branches à la fois plus grêles et plus horizontales qu'en milieu ouvert (figure A10), *ii)* la réitération totale qui, toujours marginale chez cette espèce, peut cependant être plus ou moins représentée selon les individus et *iii)* la perte occasionnelle de la dominance du tronc qui, dans certaines circonstances d'origine

inconnue, peut s'incliner à l'horizontale et être supplanté par une branche sous-jacente qui en prend le relais (figure A10).

III.4.3. Architecture et mode de développement du frêne d'Amérique, *Fraxinus americana* L.

Structure:

La plantule (figures 16a et A23) est un monopode (A1) orthotrope à phyllotaxie opposée-décussée et à croissance rythmique. Les feuilles, simples et entières, portent un bourgeon unique à leur aisselle. Le semis un peu plus âgé (figures 16b et A24) présente des feuilles composées d'au moins trois folioles.

Le jeune plant (figures 16c et A25) est formé d'un axe A1 monopodial orthotrope à phyllotaxie opposée-décussée et ramifié rythmiquement. Les rameaux latéraux A2 sont insérés dans la partie distale des unités de croissance de l'axe A1. Les axes A2 sont des monopodes à phyllotaxie opposée-décussée et à croissance rythmique disposés de manière radiale autour de l'axe A1. Les A2 du bas sont plagiotropes avec l'extrémité redressée tandis que ceux du haut sont orthotropes. Ces rameaux ont une origine différée; ils proviennent de bourgeons restés latents pendant la période hivernale. L'ensemble des feuilles du plant sont composées de cinq à neuf folioles. Les feuilles insérées sur la face ventrale des axes A2 ont généralement un pétiole plus long que celles portées sur la face dorsale.

Le jeune arbre (figure 16d) est ramifié jusqu'à l'ordre 4. Toutes les catégories d'axes sont des monopodes orthotropes aux feuilles composées de 5 à 9 folioles, à phyllotaxie opposée-décussée et à croissance rythmique. Les branches A2 de faible diamètre sont disposées en étages successifs le long du tronc (A1). Les branches les plus basses sont affaissées avec l'extrémité redressée. Les plus hautes forment un angle plus fermé avec le tronc. Les unités de croissance des axes A2 portent de longs rameaux A3 dans leur partie distale. Ces derniers

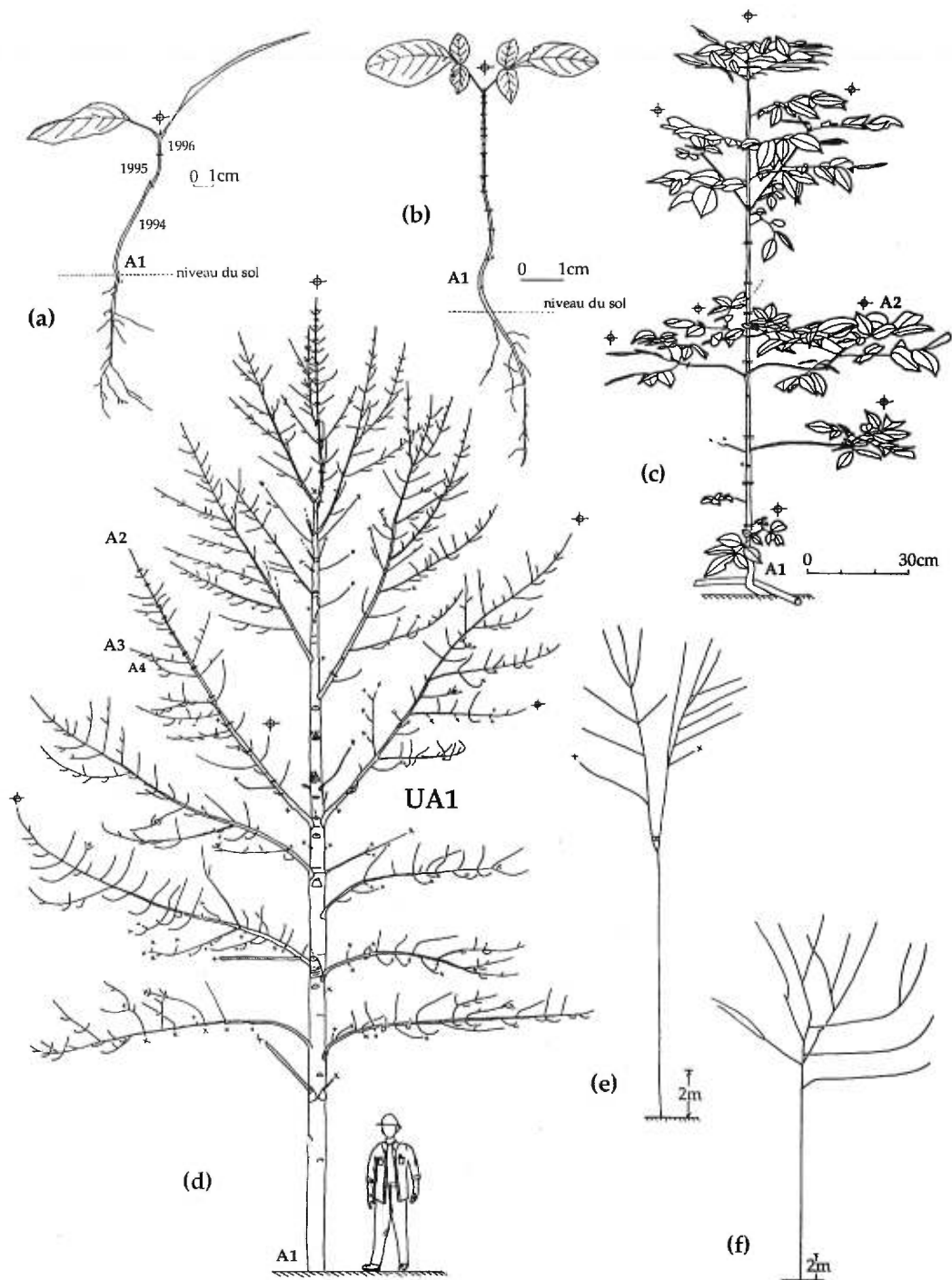
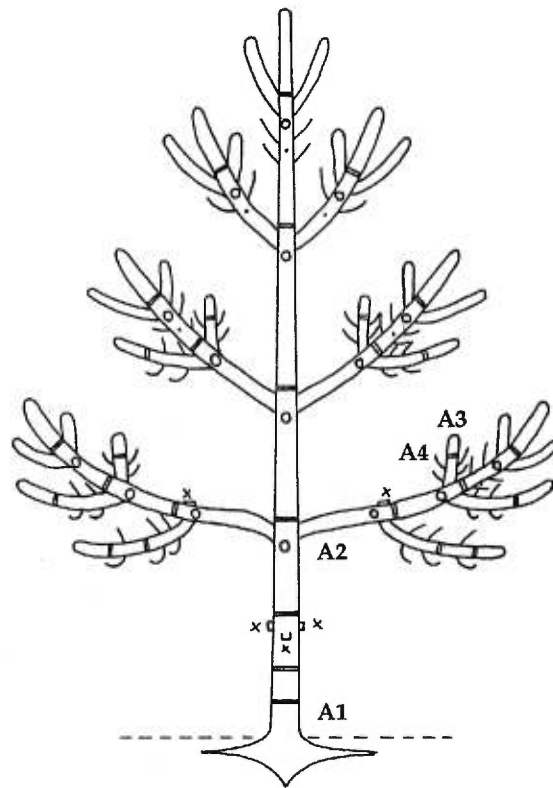


Figure 16.- *Fraxinus americana* L.

(a): plantule âgée de 3 ans aux feuilles simples (b): semis âgé de 12 ans aux feuilles composées de 3 folioles (c): jeune plant d'environ 2m de haut, ramifié de A2 orthotopes (d): jeune arbre d'environ 10m de haut dont la structure hiérarchisée à 4 catégories d'axes représente l'unité architecturale caractéristique de l'espèce, (e): croquis d'un arbre adulte d'environ 20m de haut (f): croquis d'un arbre adulte d'environ 30m de haut.



A1	A2	A3	A4
monopode	monopode	monopode	monopode
phyllotaxie opposée-décussée	phyllotaxie opposée-décussée	phyllotaxie opposée-décussée	phyllotaxie opposée-décussée
ramification rythmique, différée, acrotone et axile	ramification rythmique, différée, acrotone et axile	ramification rythmique, différée, acrotone et axile	non ramifié
orthotrope	orthotrope	orthotrope	orthotrope
symétrie radiale	symétrie légèrement bilatérale par hypotonie	symétrie radiale	symétrie radiale
croissance en épaisseur forte	croissance en épaisseur faible	croissance en épaisseur très faible	peu ou pas de croissance en épaisseur
croissance indéterminée	croissance déterminée à long terme	croissance déterminée à moyen terme	croissance déterminée à court terme

Figure 17.- Description de l'unité architecturale de *Fraxinus americana* L.
An : axe d'ordre n

ont une croissance en épaisseur très faible et sont souvent affaiblis. Les rameaux A3 situés sur la face ventrale des axes A2 sont plus développés que ceux portés sur la face dorsale, ce qui confère aux branches une légère symétrie bilatérale. Les rameaux A3 sont ramifiés rythmiquement. Les axes A4 sont courts et disposés de manière radiale autour des axes A3; ceux de la face ventrale sont recourbés vers le haut. Les rameaux courts sont situés tout le long des axes A3 mais également dans la partie distale des axes A2 et du tronc. Les caractéristiques détaillées de chaque catégorie d'axes sont résumées à la figure 17.

L'arbre adulte (figures 16e, f et A30) peut atteindre 20 à 30m de haut. Il a un tronc monopodial orthotrope qui fourche dans sa partie supérieure suite à la mort de son apex. Des axes latéraux, insérés directement sous l'apex nécrosé, prennent le relais du tronc. Ces axes sont plus dressés et de plus gros diamètre que les axes A2 sous-jacents. Chaque élément de fourche, pris individuellement, présente une architecture semblable à celle du jeune arbre avec ses quatre catégories d'axes. Ces réitérats totaux se terminent à leur tour par une fourche et sont à l'origine d'une nouvelle génération de réitérats. La cime de l'arbre présente une structure de sympode mixte divariqué. Le frêne a une aptitude à réitérer qui favorise l'étalement de sa cime et une plus longue durée de vie.

Ontogenèse:

Le développement du frêne d'Amérique est marqué par deux étapes importantes. La première correspond à l'édification de la structure hiérarchisée à quatre catégories d'axes décrite au stade de jeune arbre; elle constitue l'unité architecturale caractéristique de l'espèce (figures 16d et 17). Son organisation est conforme au modèle de Rauh (Hallé *et al.* 1978). La deuxième étape de développement consiste en la duplication des unités architecturales après fourchaison du tronc. Les relais d'origine subterminale ne se différencient pas les uns des autres de sorte que l'allongement du tronc est définitivement arrêté. Chaque réitérat fourche et réitére à son tour. La miniaturisation des réitérats et les

caractéristiques de l'unité minimale n'ont pas été observés étant donné le dépérissement du frêne et la rareté des sujets âgés dans la région.

Variations:

La première variation observée concerne l'orientation des branches (A2). Les jeunes arbres se développant dans des milieux plus fermés ont des branches à la fois plus grêles et plus horizontales qu'en milieu ouvert. Leurs extrémités sont néanmoins toujours redressées.

La deuxième variation concerne la dominance du tronc. Dans des milieux généralement ombragés, il arrive qu'on observe une perte occasionnelle de la dominance du tronc et la mise en place d'une ou de plusieurs fourches (figure A28). Si les conditions du milieu le permettent, un élément de la fourche finit par se redresser et par prendre le relais du tronc.

La troisième variation concerne le mode de formation des fourches. Chez le jeune plant réprimé ou chez l'arbre qui réitère totalement, la tête peut s'incliner légèrement au lieu que son apex avorte. Dans ce cas, elle poursuit sa croissance en partageant la dominance avec un axe d'origine subterminale plus dressé et plus long que les branches sous jacentes.

La quatrième variation observée sur le terrain concerne l'expression possible de réitération partielle sur les branches avant qu'il y ait réitération totale de l'unité architecturale à l'extrémité du tronc. Les branches hautes sur le jeune arbre ont alors une tendance à fourcher, chaque élément de la fourche portant les deux ordres de ramification caractéristiques (A3 et A4).

III.4.4. Architecture et mode de développement du caryer cordiforme, *Carya cordiformis* (Wang.) K. Koch

Structure:

La plantule est un monopode (A1) orthotrope à phyllotaxie spiralée et à croissance rythmique. Les premières feuilles de la plantule n'ont pu être observées mais celles du semis de quelques années (figures 18a et A40) sont composées de 5 folioles. Les feuilles portent à leur aisselle deux bourgeons sériaux.

Le jeune plant (figures 18b et A41) est constitué de deux catégories d'axes aux feuilles composées de 5 à 7 folioles, à phyllotaxie spiralée et à croissance rythmique. L'axe A1 est un sympode mixte orthotrope dont les modules, formés d'une à plusieurs unités de croissance, se terminent par un apex nécrosé. Ils dérivent les uns des autres par ramification subterminale à partir d'un bourgeon axillaire resté latent durant la période hivernale. Les axes A2 sont des monopodes orthotropes très courts à phyllotaxie spiralée. Ils sont situés en position acrotone sur les unités de croissance les plus longues et ont un développement différé.

Le très jeune arbre (figures 18c et A42) est constitué de trois catégories d'axes orthotropes aux feuilles composées de 7 à 9 folioles, à phyllotaxie spiralée et à croissance rythmique. L'axe A1 est un sympode mixte dont le dernier module est un long monopode. Il est ramifié rythmiquement. Les axes A2 et A3 sont des monopodes presque horizontaux dont la partie terminale est dressée. La structure des axes A2 varie selon leur position sur le tronc. Sur les unités de croissance les plus longues, les rameaux A2 sont longs et ramifiés (figure A43). Ils alternent avec des rameaux A2 plus courts, non ramifiés, portés par des unités de croissance plus courtes. Les rameaux A2 sont disposés de manière radiale autour du jeune tronc. Les rameaux A3 sont courts (figure A44) et portés par les axes A2, sur des unités de croissance acrotones séparées d'unités de croissance non ramifiées et plus courtes. Les axes A3 insérés

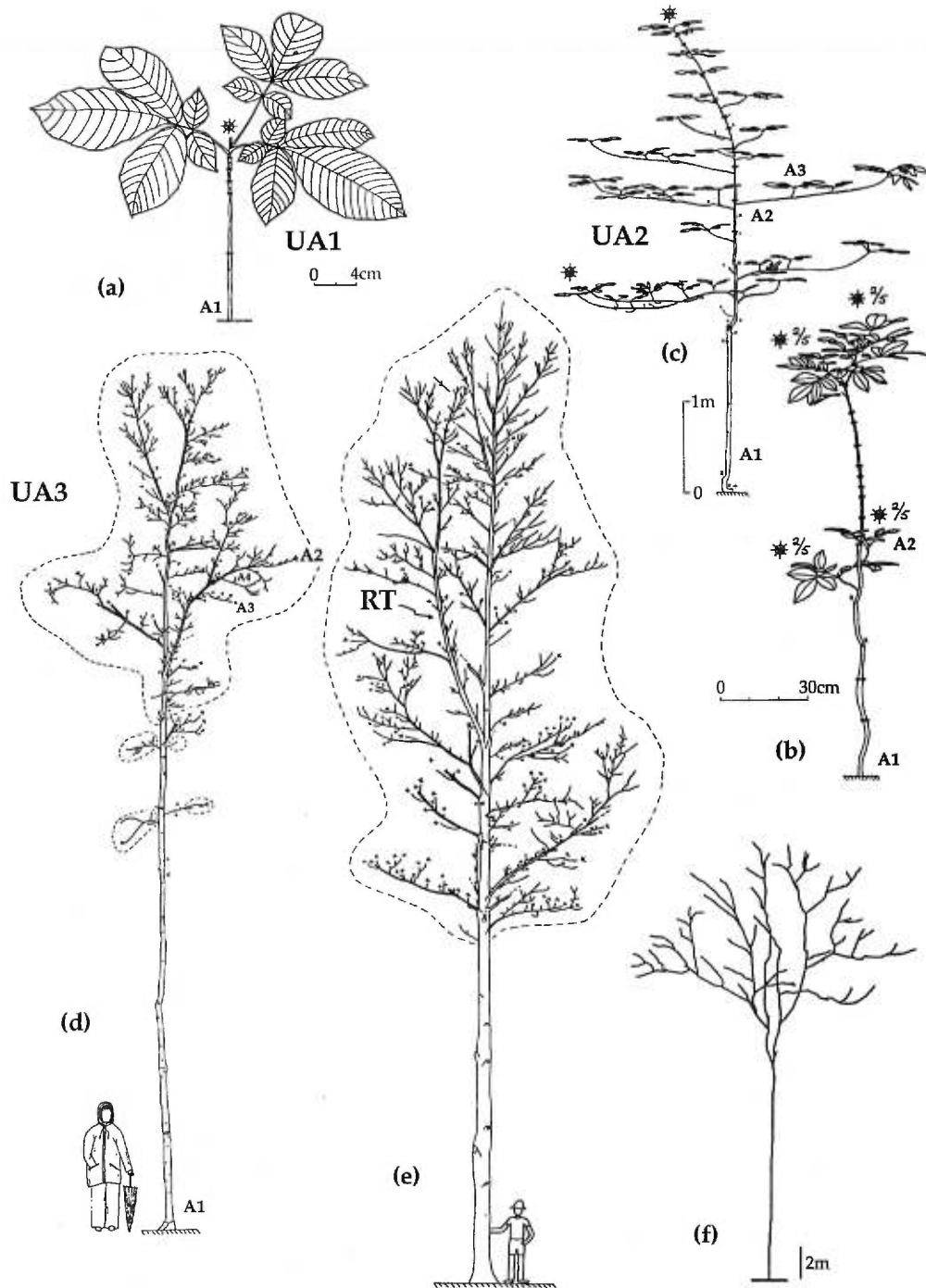
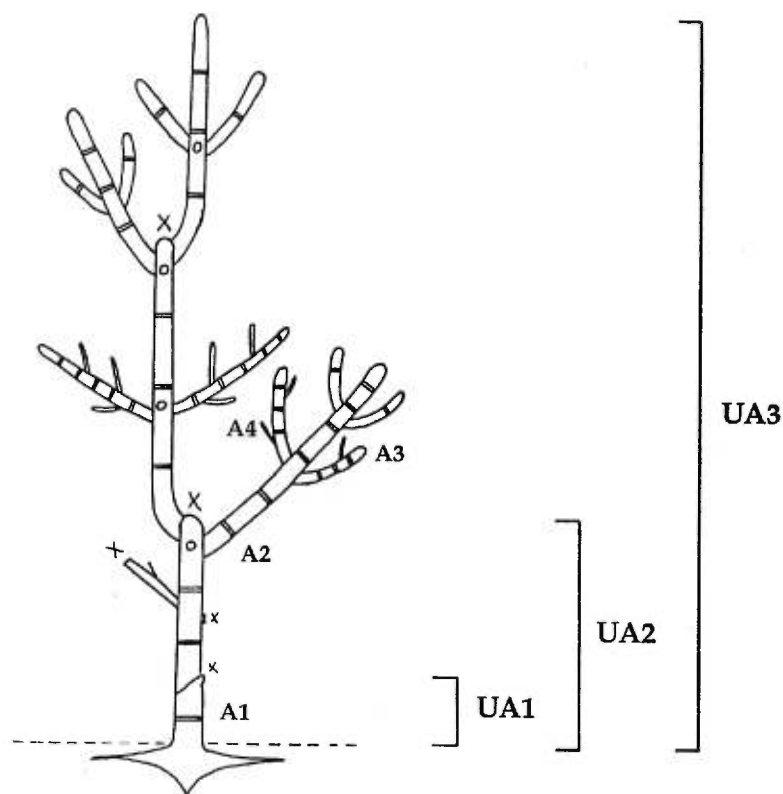


Figure 18.- *Carya cordiformis* (Wang.) K. Koch

(a): semis âgé de 6 ans à croissance monopodiale représentant l'unité architecturale de premier niveau (UA1), (b): jeune plant âgé de 15 ans et plus, haut d'environ 1,50m, dont le tronc résulte de l'empilement de 3 modules (ou UA1), (c): très jeune arbre d'environ 5m de haut dont la structure hiérarchisée à trois catégories d'axes représente l'unité architecturale de deuxième niveau (UA2), (d): jeune arbre d'environ 12m de haut dont la structure hiérarchisée à 4 catégories d'axes représente l'unité architecturale caractéristique de l'espèce, de troisième niveau (UA3), (e): arbre adulte à réitération totale limitée, haut d'environ 20m, (f): arbre adulte à réitération totale généralisée, haut d'environ 30m.



A1	A2	A3	A4
sympode mixte linéaire	sympode mixte divariqué	monopode	monopode
phyllotaxie spiralée	phyllotaxie spiralée	phyllotaxie spiralée	phyllotaxie spiralée
ramification rythmique, différée, acrotone et axile	ramification rythmique, différée, acrotone et axile	ramification rythmique, différée, acrotone et axile	non ramifié, rameau court
orthotrope	orthotrope	orthotrope	orthotrope
symétrie radiale	symétrie radiale	symétrie radiale	symétrie radiale
croissance en épaisseur forte	croissance en épaisseur faible	croissance en épaisseur très faible	peu ou pas de croissance en épaisseur
croissance indéterminée	croissance déterminée à long terme	croissance déterminée à moyen terme	croissance déterminée à court terme

Figure 19.- Description de l'unité architecturale (UA3) de *Carya cordiformis* (Wang.) K. Koch. X : avortement de l'apex, An : axe d'ordre n, UAn: unité architecturale de niveau n.

latéralement sont plus longs que ceux positionnés sur les faces ventrale et dorsale, ce qui confère à l'axe A2 une légère symétrie bilatérale.

Le jeune arbre (figures 18d et A45) est constitué de 4 catégories d'axes orthotropes dont les feuilles sont composées de 7 à 11 folioles. Le tronc (A1) est toujours un sympode mixte. Les axes A2 ont une structure variable selon leur position sur le tronc. Dans la partie basse, on retrouve les rameaux (A2) monopodiaux à deux catégories d'axes décrits au stade du très jeune arbre. Ils sont sénescents, plusieurs sont élagués. Plus haut sur le tronc, de grandes branches (A2) dressées (figure A46) alternent avec des rameaux plus courts; tous sont des sympodes divariqués. Les grandes branches ont un plus gros diamètre et forment avec le tronc un angle plus fermé. Elles sont insérées dans la partie subterminale des modules constituant le tronc. Elles sont composées de 3 catégories d'axes. Les rameaux A2, plus courts, ont un diamètre plus petit, un angle d'insertion sur le tronc plus ouvert et ils sont insérés sur les sections monopodiales du tronc. Ils ne sont composés que de deux catégories d'axes. L'ensemble des axes A2 sont disposés de manière radiale autour de l'axe A1. Le détail des caractéristiques du tronc et des différentes catégories d'axes qui composent les grandes branches est donné à la figure 19.

L'arbre pré-adulte, en début d'édification de la cime (figures 18e et A47), peut atteindre 20m de haut. Il présente un tronc unique bien différencié et trois types de branches. Dans la partie basse du tronc, on retrouve l'alternance des grandes branches à 3 catégories d'axes et des petites à 2 catégories tel que décrit au stade de jeune arbre. Dans la partie supérieure du tronc, quelques rares branches à 4 catégories d'axes alternent avec les deux types précédents. Ce sont des réitérats totaux qui reproduisent la structure du jeune arbre. Ils se démarquent des autres branches par leur grande longueur, leur fort diamètre et leur redressement prononcé. En nombre limité et de dimensions modestes, ils ne compétitionnent pas avec le tronc qui garde encore parfaitement sa linéarité.

L'arbre adulte (figures 18f et A48) peut atteindre 30m de haut. Il présente des branches maîtresses d'origine subterminale à l'extrémité de son tronc. Chacune est un réitérat total qui reproduit la structure du jeune arbre avec ses 4 catégories d'axes. Il n'y a pas de différenciation entre eux de sorte qu'ils forment une fourche et que la croissance en hauteur du tronc est définitivement interrompue. Chaque réitérat total fourche à son tour. La cime est constituée d'une succession de réitérats totaux dont les dimensions diminuent d'un à l'autre. Le stade de l'unité minimale n'a pas été observé. L'aptitude du caryer à réitérer favorise l'étalement de sa cime et une longue durée de vie.

Ontogenèse:

Le développement du caryer cordiforme est marqué par six grandes étapes. La première correspond à la mise en place de la première unité monopodiale décrite au stade de plantule. Elle représente le premier niveau d'organisation de l'espèce, l'unité architecturale de premier niveau, l'UA1.

La deuxième étape correspond à la duplication de l'UA1. L'apex de la première unité avorte et un bourgeon subterminal est à l'origine d'un relais qui reproduit la structure de l'UA1. Les UA1 se succèdent de façon linéaire et forment l'axe A1. En cours de succession, les UA1 acquièrent le potentiel de se ramifier latéralement d'axes différenciés du tronc. Les UA1 sont acrotones et produisent des axes latéraux A2 au niveau de leurs dernières unités de croissance.

La troisième étape du développement équivaut à l'intégration des UA1 dans une structure à croissance monopodiale. En fin d'UA1, les apex survivent. On ne devine plus les limites entre les UA1 que par une variabilité dans la structure des axes A2 et une rythmicité dans leur disposition, les plus longues branches rappelant les limites des UA1. Parallèlement, des rameaux A3 se forment sur les axes A2 les plus longs. Ceci complète l'édification d'une structure hiérarchisée à trois catégories d'axes, décrite au stade de très jeune arbre, qui

représente l'unité architecturale de niveau 2 (UA2). L'organisation de l'UA2 est conforme au modèle de Rauh (Hallé *et al.* 1978).

La quatrième étape correspond à la duplication de l'UA2. L'apex du jeune tronc avorte et une fourche se forme à partir de deux bourgeons subterminaux. Chaque élément de la fourche reproduit la structure de l'UA2. Un se redresse et prend le relais du tronc. L'autre s'affaisse légèrement et donne une branche à 3 catégories d'axes. L'empilement des UA2 conduit à l'édification d'une structure hiérarchisée à 4 catégories d'axes décrite au stade de jeune arbre. Elle représente l'unité architecturale de niveau 3 (UA3) qui est l'unité architecturale caractéristique de l'espèce (figures 18d et 19). Son organisation est apparentée au modèle de Koriba (Hallé *et al.* 1978).

La cinquième étape du développement consiste en la duplication de l'UA3. La mortalité de l'apex du tronc est suivi de la mise en place d'une fourche dont les éléments reproduisent la structure du jeune arbre avec ses 4 catégories d'axes. Un des deux éléments est plus long, il se redresse rapidement et prend le relais du tronc. L'autre, plus petit et plus rapidement divariqué dans son développement, demeure légèrement de côté. À ce stade, la réitération totale n'est pas encore généralisée dans la cime; les réitérats totaux se différencient suffisamment les uns des autres pour qu'un tronc unique se démarque et poursuive sa croissance en hauteur.

La sixième étape du développement survient avec la perte de différenciation entre les réitérats totaux et la persistance d'une fourche à l'extrémité du tronc. La cime de l'arbre adopte une structure de sympode mixte divariqué.

Variations:

La première variation observée concerne l'indice phyllotaxique. Sur l'ensemble des axes et à tous les stades de développement, l'indice peut varier de $\frac{3}{8}$ à $\frac{2}{5}$, pouvant parfois changer plusieurs fois le long d'un même axe (figure A43).

La deuxième variation observée concerne l'apparition et la persistance de fourches en sous bois par duplication des UA1. Il arrive qu'en fin d'UA1, deux axes subterminaux se forment et se partagent la dominance. Une fourche apparaît et se maintient jusqu'à ce qu'une différenciation entre les éléments permette le redressement de l'un, qui poursuit la croissance du tronc, et l'affaissement ou la mort de l'autre.

III.5. Discussion

En comparant l'architecture et le mode de développement des neuf espèces d'arbres (présente étude; Millet *et al.* en prép. b), la première constatation en est une de ressemblance. Toutes les espèces étudiées ont une structure composée d'axes équivalents, au sens de Oldeman (1973); chez une même espèce, l'ensemble des axes sont tous soit orthotropes, soit plagiotropes. Le développement des neuf espèces, ou au moins une partie de leur développement, est conforme au modèle de Rauh ou de Troll:

- *Ulmus americana*, *Fagus grandifolia* et *Tsuga canadensis*: modèle de Troll;
- *Tilia americana*: modèle de Troll qui évolue en modèle Rauh;
- *Betula populifolia*, *Populus tremuloides* et *Fraxinus americana*: modèle de Rauh;
- *Carya cordiformis* et *Acer saccharum*: modèle qui s'apparente à celui de Koriba avec sous-unités du modèle de Rauh.

Ces résultats vont dans le sens de l'observation de Oldeman (1973) qui avait reconnu en régions tempérées la fréquence de modèles peu spécialisés, aux axes équivalents, notamment les modèles de Rauh et de Troll. Le faible degré de différenciation entre les axes est considéré comme un élément de «souplesse» de la structure, favorisant une plus grande adaptabilité des architectures végétales en régions tempérées par rapport aux espèces des régions tropicales (Oldeman 1973).

Chez les neuf espèces étudiées, l'équivalence des axes concerne la phyllotaxie, l'orientation de la croissance primaire, la symétrie (bien que légèrement différente pour certains A2) et le mode de ramification; axile chez les espèces orthotropes et bilatérale chez les espèces plagiotropes. Les neuf espèces présentent une ramification différée, rythmique et acrotone. Au-delà de ces ressemblances, on remarque néanmoins des différences. Le tableau IV résume les quelques éléments divergents qui ressortent des analyses architecturales.

Espèce	Statut successional	Mode de croissance annuel	Phyllotaxie	Type de feuille	Orientation du A1 chez le jeune plant	Unité architecturale de l'espèce	Mode de croissance du tronc	Réitération totale dans la cime	Remplacement d'axes	Source
<i>Tsuga canadensis</i> (L.) Carr.	Fin de succession	≠	⊗		┌	┌ A5	┌			Millet et al., en prép.(a)
<i>Fagus grandifolia</i> Ehrh.		≠	⊖		┌	┌ A5	┌			Millet et al., en prép.(a)
<i>Acer saccharum</i> Marsh.		≠	⊕			┌ A4	┌			Millet et al., en prép.(b)
<i>Carya coralliformis</i> (Wang.) K. Koch	Mi-succession	≠	⊗			┌ A4	┌			présente étude
<i>Tilia americana</i> L.		×	⊖		┌	┌ A5	┌ →			Millet et al., en prép.(a)
<i>Fraxinus americana</i> L.		≠	⊕			┌ A4	┌			présente étude
<i>Ulmus americana</i> L.	Début de succession	×	⊖		┌	┌ A5	┌ →			Millet et al., en prép.(a)
<i>Populus tremuloides</i> Michx.		≠	⊗			┌ A4	┌			présente étude
<i>Betula populifolia</i> Marsh.		×	⊗			┌ A5	┌			présente étude

Tableau IV. Caractéristiques du mode de développement de neuf espèces d'arbres poussant sur sols mésiques dans le sud-ouest du Québec. ≠ : croissance monopodiale, × : croissance sympodiale, ⊗ : phyllotaxie spiralee, ⊖ : phyllotaxie alterne distique, ⊕ : phyllotaxie opposée décussée, ┌ : aiguille, ⊖ : feuille simple, ⊗ : feuille composée, ┌ : plagiotrope, | : orthotrope, An: axe ultime d'ordre n considérant que le tronc est A1, γ et ψ : tronc et branches orthotropes, γ et f : extrémité distale du tronc et branches plagiotropes, γ et ψ : alternance de phases de développement hiérarchique et polyarchique, ψ et f : développement hiérarchique, i: : peu ou pas de réitération totale dans la cime, ⊗ : sympode divariqué de réitérats totaux, ┌ : développement différé de branches A2 plagiotropes.

Un premier point divergent est bien sûr le fait que certaines espèces sont orthotropes et d'autres plagiotropes (orientation du A1 chez le jeune plant, tableau IV). Nous avons d'ailleurs discuté séparément les résultats des analyses des espèces plagiotropes (Millet *et al.* en prép. a ou chapitre II) en raison de l'influence particulière des modes d'autodifférenciation des axes sur la stratégie de croissance des espèces. Néanmoins, le caractère plagiotrope ou orthotrope des axes n'est pas un caractère qui discrimine les espèces selon leur statut successional. On retrouve des espèces orthotropes et des espèces plagiotropes autant en mi-succession qu'en fin de succession. Il est tout de même intéressant de noter qu'il n'y a pas d'espèces plagiotropes en début de succession. L'orthotropie a le plus souvent été associée à des conditions de luminosité intense et la plagiotropie à des conditions ombragées (Givnish 1984; Fournier 1979).

Un autre point divergent est le mode de croissance monopodial ou sympodial (tableau IV). Encore là, il ne s'agit pas d'un caractère qui discrimine les espèces selon leur statut successional. On retrouve des espèces monopodiales et des espèces sympodiales autant en début de succession qu'en mi-succession. En 1991, Édelin suggérait que le plan d'organisation (hiérarchique ou polyarchique) soit plus important que le mode de croissance monopodial ou sympodial pour rendre compte de la réalité architecturale d'une plante et du lien qu'elle peut entretenir avec l'environnement. La hiérarchie à l'intérieur du système ramifié se reflète dans la différenciation entre le tronc et les branches et assure la prédominance de l'allongement du tronc sur l'étalement des branches. Toutes les espèces observées ont un développement suffisamment hiérarchisé pour pousser en hauteur et mériter l'appellation d'arbre. Toutes les espèces sont également en mesure d'interrompre leur développement hiérarchique pour mettre en place une fourche (développement polyarchique) lorsque les conditions de croissance sont trop contraignantes. Toutefois, quelques-unes seulement ont comme caractéristique de leur mode de développement une alternance de phases hiérarchiques et polyarchiques lors de la croissance du tronc. Les ruptures de hiérarchie le long du tronc délimitent les unités architecturales. Le degré

variable de hiérarchie et d'intégration entre les unités a permis de déceler différents niveaux d'organisation (chaque niveau étant représenté par une unité architecturale). Un nombre variable de niveaux d'organisation a été retracé chez les espèces. L'alternance des plans d'organisation au cours de la croissance du tronc et le potentiel plus ou moins grand de réitération dans la cime sont les deux éléments qui ressortent de notre analyse et qui sont associés au statut successional des espèces (tableaux IV et V).

Chez les espèces de début de succession (*Populus tremuloides* et *Betula populifolia*), un plan d'organisation hiérarchique se maintient tout au long de l'ontogenèse; on observe un seul niveau d'organisation, très hiérarchisé. Le peuplier est un monopode et le bouleau un sympode au développement hiérarchisé semblable à celui d'un monopode. La hiérarchie ininterrompue du développement favorise une montée rapide du tronc. Le cycle de vie de l'arbre est complété avec le déploiement d'une unité architecturale unique (tableau V). La réitération totale est quasi inexistante. Les deux espèces bénéficient d'une stratégie de croissance axée sur l'efficacité et la croissance en hauteur.

Les espèces de mi-succession (*Ulmus americana*, *Fraxinus americana*, *Tilia americana* et *Carya cordiformis*) sont caractérisées par un développement hiérarchisé du jeune arbre et un potentiel de réitération dans la cime. Chez la majorité des espèces (tableaux IV et V), on observe un seul niveau d'organisation, très hiérarchisé, représenté par une unité architecturale unique (*Fraxinus americana*) ou une intégration progressive des UA1 à l'intérieur d'une UA2 qui devient hiérarchisée (*Ulmus americana* et *Tilia americana*). Le frêne est un monopode. L'orme et le tilleul sont des sympodes dont le développement devient hiérarchisé et semblable à celui d'un monopode (Millet *et al.* en prép. a ou chapitre II). Le caryer est différent. Il présente plusieurs niveaux d'organisation et par là se démarque des autres espèces (figure 19). Néanmoins, sa croissance est plus hiérarchisée que celle des espèces de fin de succession et son statut successional n'est pas pour autant remis en cause (voir la discussion plus loin sur la différence entre *Acer saccharum* et *Carya cordiformis*).

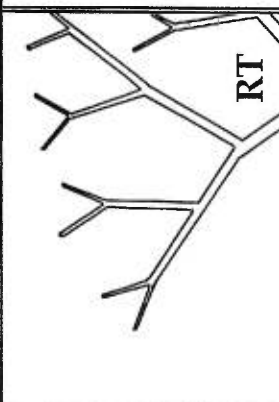
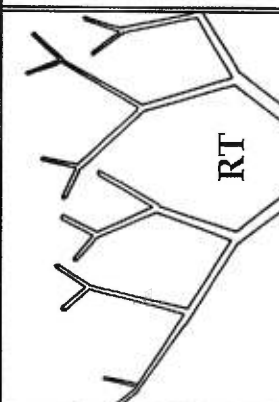
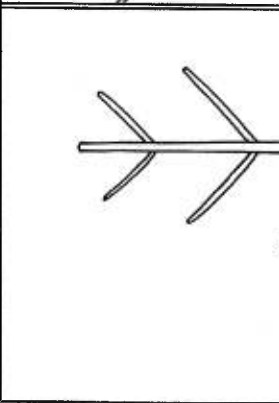
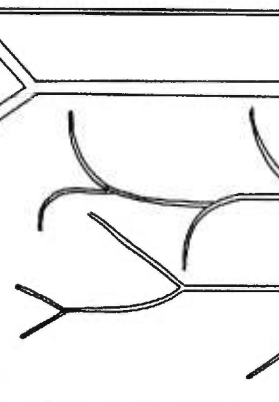
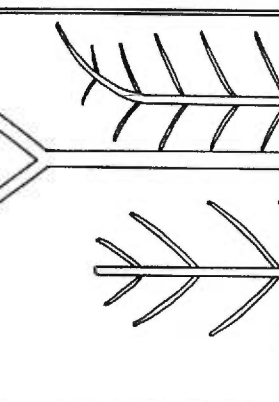
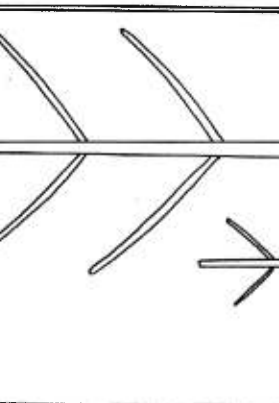
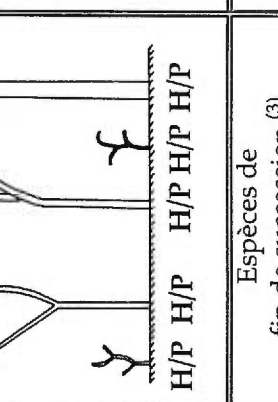
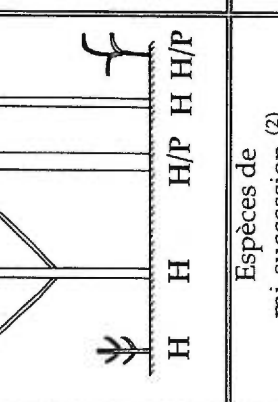
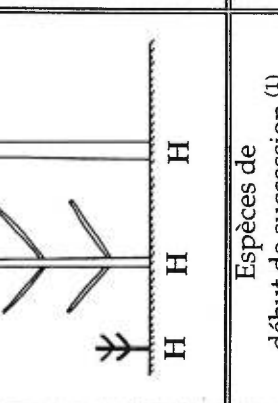
Arbre adulte	Jeune arbre	Jeune plant	Stade
			Espèces de succession (3)
			Espèces de mi-succession (2)
			Espèces de début de succession (1)

Tableau V. Alternance des phases de développement hiérarchique (H) et polyarchique (P) et réitération totale (RT) chez les espèces en fonction de leur statut successional. H/P: alternance des deux phases, (1): *Betula populifolia* et *Populus tremuloidea*, (2): *Ulmus americana*, *Fraxinus americana* et *Tilia americana*. *Carya cordiformis* fait exception puisqu'il présente une alternance des phases H et P tout au long de son développement, mais voir la discussion dans le texte sur la hiérarchie de son développement, (3): *Acer saccharum*, *Fagus grandifolia* et *Tsuga canadensis*. La pruche ne fait pas de RT à l'extrémité du tronc mais elle est dotée d'un mécanisme de remplacement de ses axes (réitération partielle).

La grande hiérarchie du développement des espèces de mi-succession favorise une montée rapide du tronc. Cependant, à la différence des espèces de début de succession, elles sont dotées de caractères susceptibles de favoriser une plus grande tolérance à l'ombre dans les premiers stades de croissance: une plagiotropie des axes chez le tilleul et l'orme, et de larges feuilles composées chez le frêne et le caryer. La plagiotropie des axes, dont celle de l'axe principal, permet un étalement latéral du feuillage sans toutefois nuire à la hiérarchie du système. Le redressement secondaire du tronc assure l'efficacité de l'allongement en hauteur (Millet *et al.* en prép. a ou chapitre II). Les larges feuilles composées permettent un grand étalement du feuillage tout en étant, pour la plante, moins coûteuses énergétiquement que des branches (Givnish 1978). Selon le même auteur, l'énergie peut ainsi être concentrée sur la croissance en hauteur de l'axe principal. Enfin, la réitération totale de l'unité architecturale est associée à une longue durée de vie de l'arbre et prolonge la période de floraison. La réitération totale favorise l'étalement latéral de la cime, ce qui augmente la compétitivité de l'espèce. Les quatre espèces de mi-succession bénéficient ainsi d'une stratégie de croissance axée sur une montée rapide du tronc, avec une certaine tolérance à l'ombre, et l'étalement de la cime dans les hauteurs.

Chez les espèces de fin de succession (*Acer saccharum*, *Fagus grandifolia* et *Tsuga canadensis*), on observe deux à trois niveaux d'organisation dans la structure du jeune arbre en plus de la réitération dans la cime (tableau V). L'alternance des phases de développement hiérarchiques et polyarchiques lors de la croissance du tronc est une caractéristique endogène du développement des espèces. Elle favorise une plus grande plasticité de la forme et permet régulièrement un plus grand étalement latéral du feuillage au détriment d'une croissance rapide en hauteur. La croissance en hauteur est moins privilégiée mais l'adaptation à des conditions variables de croissance et à une lumière déficiente est plus grande. La mise en place de l'unité architecturale caractéristique de l'espèce est suivie de la réitération qui permet une longue durée de vie de l'individu. Les trois espèces de fin de succession bénéficient d'une stratégie de croissance axée sur la

plasticité de la forme, une tolérance à l'ombre et une longue durée de vie. Chez l'érable et le frêne, la réitération totale dans la cime favorise son étalement latéral et augmente la compétitivité de l'espèce. Chez la pruche, la réitération partielle assure le renouvellement de la structure qui se maintient sous conditions d'extrême ombrage.

Un examen plus attentif du mode de développement des espèces de fin de succession et du caryer cordiforme révèle deux stratégies de croissance distinctes qui dépendent du caractère orthotrope ou plagiotrope des axes et dont l'influence sur l'écologie des espèces semble importante. Chez les espèces au développement hiérarchisé (*Betula populifolia*, *Populus tremuloides*, *Ulmus americana*, *Fraxinus americana* et *Tilia americana*), le caractère orthotrope ou plagiotrope des axes ne changeait pas le fait que la dominance apicale était toujours mise au profit de l'allongement du tronc (Millet *et al.*, en prép. a ou chapitre II). L'arbre dont les axes plagiotropes se redressent secondairement est tout à fait comparable à l'arbre aux axes orthotropes. Chez les espèces à plusieurs niveaux d'organisation cependant (*Carya cordiformis*, *Acer saccharum*, *Fagus grandifolia* et *Tsuga canadensis*), tout dépendant de l'orthotropie ou de la plagiotropie des axes, la dominance apicale est régulièrement, soit partagée entre deux éléments de fourche, soit transférée d'un module à un autre. La grande différence entre ces deux situations tient de leur influence sur la dynamique de croissance du tronc.

Chez les espèces orthotropes (*Acer saccharum* et *Carya cordiformis*), la phase de développement polyarchique qui survient entre deux UA1 ou deux UA2 se traduit par la mise en place d'une fourche. Le futur relais du tronc partage d'abord la dominance apicale avec un ou plusieurs axes avant de s'imposer. Bien que la fourche puisse représenter une adaptation de la forme à des conditions particulières de croissance, elle n'est généralement qu'une solution temporaire. Avec elle, la différenciation d'un tronc unique est compromise. La fourche doit être résorbée, par le redressement d'un de ses éléments, pour qu'il y ait reprise d'une croissance efficace du tronc. Si la fourche persiste trop longtemps, sous

conditions d'extrême ombrage par exemple, la reprise de la croissance du tronc peut être entravée. Le caryer et l'érable profitent alors de la lumière des trouées pour reprendre une croissance hiérarchique orthotrope et, conséquemment, un allongement efficace de leur tronc. En somme, la dominance apicale profite toujours, en tout ou en partie, au développement des relais du tronc, ce qui représente un avantage pour la croissance en hauteur. Cependant, l'ajustement de la forme à des conditions d'extrême ombrage implique le plus souvent la mise en place de fourches qui empêchent, au moins temporairement, la différenciation du tronc.

Chez les espèces plagiotropes (*Fagus grandifolia* et *Tsuga canadensis*), la phase de développement polyarchique qui survient entre deux modules se traduit par un transfert de la dominance apicale entre ces deux modules. Ce transfert n'implique pas nécessairement la formation d'une fourche et la perte de différenciation entre le tronc et les branches. La forme latente, sous conditions d'extrême ombrage, a une croissance en hauteur ralentie mais le tronc peut demeurer linéaire, bien différencié. Son extrémité plagiotrope peut persister longtemps dans cette position tout en continuant de profiter pour son développement de la dominance apicale. Mais la tête n'a pas besoin de se redresser pour qu'il y ait reprise de la montée du tronc. Le potentiel de dédifférenciation des axes (Millet *et al.*, en prép. a ou chapitre II) donne à la structure de l'arbre une grande souplesse qui facilite l'alternance des deux fonctions: développement latéral et développement en hauteur. La dominance apicale peut profiter en alternance aux deux fonctions sans que la hiérarchie globale du système soit défaite. Elle peut en effet favoriser le développement d'un axe terminal, qui prendra plus tard un rôle de branche, avant d'être transférée au module suivant (Millet *et al.* en prép. a ou chapitre II). L'ajustement de la forme à des conditions d'extrême ombrage, par une augmentation de la persistance de la plagiotropie de la tête et l'empilement successif de modules, donne une structure permanente qui ne nuit pas à la différenciation du tronc. La croissance en hauteur est toutefois moins efficace chez ces espèces que chez les espèces orthotropes, mais la tolérance à l'ombre est augmentée.

Notre interprétation appuie les conclusions de Canham (1988) selon lesquelles le hêtre (*Fagus grandifolia*) est mieux adapté à des conditions stables d'ombrage et l'érable à sucre (*Acer saccharum*) à des conditions variables avec un développement favorisé par la lumière des trouées. Canham est arrivé à ces conclusions en étudiant des caractères quantitatifs du développement, tels le taux de croissance des axes ou l'indice de recouvrement des feuilles, et en comparant les différences pour chaque espèce en fonction des conditions de l'environnement. Notre analyse nous permet de mettre en relation les deux stratégies avec les caractéristiques architecturales et développementales des deux espèces et d'apparenter la pruche du Canada au hêtre à grandes feuilles, d'une part, et le caryer cordiforme à l'érable à sucre, d'autre part. On peut ordonner les quatre espèces selon leur tolérance à l'ombre et l'efficacité de leur croissance en hauteur dans la lumière des trouées, de la plus héliophile à la plus sciaphile, de la façon suivante: *Carya cordiformis*, *Acer saccharum*, *Fagus grandifolia* et *Tsuga canadensis*.

Le classement des espèces selon leur statut successional (Bergeron *et al.* 1988; Brisson *et al.* 1988; Domon *et al.* 1986) sépare le caryer des trois autres espèces. L'étude de l'alternance des plans d'organisation et de la réitération ne permet pas de faire une distinction évidente entre le caryer cordiforme et l'érable à sucre. Néanmoins, les observations sur le terrain révèlent un plus grand degré de hiérarchie dans l'architecture du caryer. Comparativement à l'érable, ses branches sont généralement plus courtes, plus rapidement divariquées et s'élaguent rapidement. Il est difficile d'observer plusieurs A3 consécutifs le long d'un axe A2 et encore plus difficile d'observer plusieurs A4 consécutifs le long d'un axe A3. Le développement du tronc est clairement privilégié par rapport au développement et au maintien des branches. Le recours à des méthodes quantitatives de description de l'architecture des deux espèces permettrait de marquer la différence entre elles. Mais pour le moment, il est surtout intéressant de noter que l'érable (*Acer saccharum*) est plus apparenté au caryer (*Carya cordiformis*) pour sa stratégie de croissance qu'il ne l'est du hêtre (*Fagus grandifolia*) ou de la pruche (*Tsuga canadensis*).

III.6. Conclusion

Notre étude démontre un lien fonctionnel entre l'architecture de neuf espèces d'arbres et leur statut successional dans la forêt feuillue tempérée du sud-ouest du Québec. Les espèces présentant une plus grande fréquence dans l'alternance des plans d'organisation de leur structure (hiérarchiques et polyarchiques) sont les espèces les plus tolérantes à l'ombre et les plus dominantes dans les dernières étapes de la succession de la forêt. En contre partie, les espèces au développement le plus hiérarchisé dominent les sites les plus éclairés en début de succession.

Cette règle est valable pour les espèces que nous avons étudié sur sols mésiques en forêt feuillue tempérée. D'autres études sont nécessaires pour déterminer si elle peut s'appliquer dans d'autres contextes. Mais nous pensons que pour bien comprendre la dynamique successionale, l'important n'est pas tant d'assigner des caractères aux statuts successionnels des espèces mais plutôt de comparer les architectures des espèces entre elles dans un milieu choisi. C'est ainsi qu'il ressort de notre étude que le degré d'intégration des unités architecturale dans la structure d'un arbre est une composante importante de la dynamique successionale.

III.7. Remerciements

Nous tenons à remercier F. Hallé et L. Brouillet pour leur révision du manuscrit et leurs commentaires constructifs. Merci également à D. Mailhot, à M. Billette et à tous les propriétaires de lots privés qui ont eu l'amabilité de nous donner accès à leur terre pour nos travaux d'observation. L'accès aux parcs régionaux de la Communauté urbaine de Montréal, à l'Arboretum Morgan et au Boisé Papineau de Laval nous ont permis de compléter les travaux de terrain et de valider les modèles. L'étude a été possible grâce à une bourse d'étude de l'Université de Montréal (FES) à J. Millet, à une subvention de recherche CRSNG (A8328) à A. Bouchard et au soutien financier de l'UMR 5554 du CNRS. R. Desjardins a réalisé la figure 3.

III.8. Références

- Barbour, M.G., J.H. Burk & W.D. Pitts. 1987. *Terrestrial Plant Ecology*. Second Ed. The Benjamin / Cummings Publishing Cie, Inc. 634 p.
- Barthélémy, D. 1990. *Levels of organization and repetition phenomena in seeds plants*. Acta biotheoretica, 39: 309-323.
- Barthélémy, D., C. Édelin & F. Hallé. 1989. *Architectural concepts for tropical trees*. In: Tropical forests. Botanical dynamics, speciation and diversity. Holm-Nielsen, L.B., I.C. Nielsen et H. Balslev (Eds) Academic Press, Londres: 89-100.
- Bégin, C. 1991. *Analyse architecturale et dendroécologique d'une pessière à lichens à la limite des forêts*. Thèse de doctorat. Université Laval, Québec. 159 p.
- Bergeron, Y., A. Bouchard & A. Leduc. 1988. *Les successions secondaires dans les forêts du Haut-Saint-Laurent, Québec*. Naturaliste Can., 115: 19-38.
- Borchert, R. & N.A. Slade. 1981. *Bifurcation ratios and the adaptative geometry of trees*. Bot. Gaz. 142(3): 394-401.
- Bouchard, A., Y. Bergeron, C. Camiré, P. Gangloff & M. Garyépy. 1985. *Proposition d'une méthodologie d'inventaire et de cartographie écologique: le cas de la M.R.C. du Haut-Saint-Laurent*. Cah. Géogr. Qué. 29(76): 79-95.
- Brisson, J., Y. Bergeron & A. Bouchard. 1988. *Les successions secondaires sur sites mésiques dans le Haut-Saint-Laurent, Québec, Canada*. Can. J. Bot. 66(6): 1192-1203.
- Canham, C.D. 1988. *Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps*. Ecology, 69(3): 786-795.
- Domon, G., A. Bouchard, Y. Bergeron & C. Gauvin. 1986. *La répartition et la dynamique des principales espèces arborescentes du Bois-de Saraguay, Montréal (Québec)*. Can. J. bot. 64(5): 1027-1038.

- Édelin, C. 1977. *Images de l'architecture des conifères*. Thèse de doctorat en Sc. Biologiques, Université des Sciences et Techniques du Languedoc. 146 p.
- Édelin, C. 1984. *L'architecture monopodiale. L'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale*. Thèse, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier. 258 p.
- Édelin, C. 1991. *Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation*. In: *L'Arbre: Biologie et Développement*, Édelin, C. (Ed.), Naturalia Monspelienisia, Actes du 2 ième Colloque international sur l'Arbre: 127-154.
- Fournier, A. 1979. *Is architectural radiation adaptative?* Mémoire de D.E.A., Univ. Montpellier II. 51 p.
- Genoyer, P. 1994. *Contribution à l'étude de la régénération d'arbres traumatisés*. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II, Montpellier. 191 pp.
- Givnish, T.J. 1984. *Leaf and canopy adaptations in tropical forests*. In: E. Medina, H.A. Mooney & C. Vasquez-Yanes (eds.), *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. Dr. Junk, The Hague: 51-84.
- Givnish, T.J. 1978. *On the adaptation significance of compound leaves: With particular reference to tropical rain trees*. In: P.B. Tomlinson and M.H. Zimmerman, eds., *Tropical Trees as Living System*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 351-380.
- Goethe. 1790. *La métamorphose des plantes*. Traduction française par Henriette Bibeau (1975), TRIADES, Paris. 272 p.
- Grandtner, M.M. 1966. *La végétation forestière du Québec méridional*. Les Presses de l'Univ. Laval, Québec, 216 p.
- Grime, J.P. 1977. *Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory*. *American Naturalist*, 111: 1169-1194.
- Hallé, F. 1986. *Modular growth in seed plants*. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B 313: 77-87.

- Hallé, F. & R.A.A. Oldeman. 1970. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson et Cie. Paris. 178 p.
- Hallé, F., R.A.A. Oldeman & P.B. Tomlinson. 1978. *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Springer-Verlag. 441 p.
- Honda, H. & J.B. Fisher. 1979. *Ratio of tree branch lengths: the equitable distribution of leaf clusters on branches*. Proc. Nat. Acad. Sci., 76: 3875-3879.
- Horn, H.S. 1971. *The adaptive geometry of trees*. Princeton University Press, Princeton. 129 p.
- Loup, C. 1994. *Essai sur le déterminisme de la variabilité architecturale des arbres; le cas de quelques espèces tropicales*. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II, Montpellier. 412 pp.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Millet, J., A. Bouchard & C. Édeline (sous presse). *Plant succession and tree architecture: an attempt at reconciling two scales of analysis of vegetation dynamics*. Acta Biotheoretica. (équivalent au chapitre I de la thèse)
- Millet, J., A. Bouchard & C. Édeline (en prép. a). *Mode de développement plagiotrope et statut successional de quatre espèces d'arbres de milieu tempéré*. (équivalent au chapitre II de la thèse)
- Millet, J. & D. Ouellet. 1992. *Architecture et dynamique de croissance de l'érable à sucre (Acer saccharum Marsh.)*. Rapport interne. Forêts Canada. Québec. 88 p.
- Millet, J., D. Ouellet & C. Édeline (en prép. b). *Avortement spontané de l'apex chez l'érable à sucre (Acer saccharum Marsh.)*.

- Nicolini, É. & Y. Caraglio. 1994. *L'influence de divers caractères architecturaux sur l'apparition de la fourche chez le Fagus sylvatica, en fonction de l'absence ou de la présence d'un couvert*. Can. J. bot. 72: 1723-1734.
- Nozeran, R. 1986. *Le mouvement morphogénétique spécialement chez les végétaux supérieurs pérennes*. Naturalia Monspeliensia. Colloque international sur l'Arbre: 415-430.
- Oldeman, R.A.A. 1973. *Trois journées d'étude sur la morphogenèse des arbres*. Rapport de mission au lab. de physiologie végétale, Clermont-Ferrand. lier au 3 fév.'73. Office de la recherche scientifique et technique outre-mer. Centre ORSTOM de Cayenne. 12 p.
- Oldeman, R.A.A. 1974. *Architecture de la forêt guyanaise*. O.R.S.T.O.M. ed., Mémoire n° 73, 204 p.
- Oldeman, R.A.A. 1979. *Quelques aspects quantifiables de l'arborigénèse et de la sylvigénèse*. Oecologia Plantarum, 14, 2: 1-24.
- Oldeman, R.A.A. 1989. *Biological implications of Leguminous tree architecture*. In: Stirton & Zarucchi (Eds.). «Advances in Legume Biology». St. Louis, Monogr. System. Botany Missouri Bot. Garden, 29: 17-34.
- Oldeman, R.A.A. & J. van Dijk. 1991. *Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees*. In: Gomez-Pompa, Whitmore and Hadley (Eds.). «Rain forest regeneration and management». Man and the Biosphere Series, 6, Paris, Unesco and Carnforth (UK), Parthenon Books, chap.2: 21-65.
- Pickett, S.T.A., S.L. Collins & J.J. Armesto. 1987. *A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession*. Vegetatio, 69: 109-114.
- Prosperi, J., C. Édelin & G. Michaloud. 1995. *Modalités d'occupation de l'espace aérien par les héli-épiphytes: le rôle de la réitération caulinaire*. Rev. Ecol. (Terre Vie), Vol.50: 167-187.

- Rowe, J.S. 1972. *Les régions forestières du Canada*, Service canadien des forêts, Publ. n° 1300F, Canada, 172 p.
- Steingraeber, D.A. 1982. *Heterophylly and neof ormation of leaves in sugar maple (Acer saccharum)*. American Journal of Botany, 69(8): 1277-1282.
- Steingraeber, D.A., L.J. Kascht & D.H. Franck. 1979. *Variation of shoot morphology and bifurcation ratio in sugar maple (Acer saccharum) saplings*. American Journal of Botany, 66(4): 441-445.
- Van Andel, J., J.P. Bakker & A.P. Grootjans. 1993. *Mechanisms of Vegetation Succession - A review of concepts and perspectives*. Acta Botanica Neerlandica, 42(4): 413-433.
- Whitney, G.G. 1976. *The bifurcation ratio as an indicator of adaptative strategy in woody plant species*. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 103(2): 67-72.
- Yamamura, Y., A. Ishida & Y. Hori. 1993. *Differences in sapling architecture between Fagus crenata and Fagus japonica*. Ecol. Res., 8(2): 235-239.
- Zimmermann, M.H. & C.L. Brown. 1971. *Trees; structure and function*. Springer-Verlag.

Conclusion générale

La révision des théories entourant le phénomène de succession végétale et des moyens utilisés pour étudier ses mécanismes et comparer entre elles les espèces impliquées a mis en évidence l'intérêt d'une approche dynamique du développement de l'arbre. La méthode d'analyse architecturale des arbres proposée par Hallé et Oldeman (1970; Hallé et al. 1978) et développée par la suite en régions tropicales et tempérées (Édelin 1977, 1984, 1991; Barthélémy 1988; Caraglio & Édelin 1990; Atger 1992; Coudurier 1992; Sanoja 1992; ; Comte 1993; Drénou 1994; Loubry 1994; Loup 1994; Genoyer 1994; Prosperi *et al.* 1995; Bancilhon 1969; Cao Kunfang 1995; Froebe & Gleißner 1992/1993; Gleißner 1996; Koop 1989; Kuiper 1988, 1994; Peters 1992, 1997; Roloff 1989; Roux 1968), offre l'opportunité d'étudier le développement de l'arbre selon une approche dynamique et globale. L'analyse de neuf espèces de la forêt feuillue tempérée du sud-ouest du Québec a révélé que l'alternance des plans d'organisation (hiérarchiques et polyarchiques) lors de la croissance du tronc et le potentiel de réitération dans la cime de l'arbre adulte sont les deux principaux caractères reliés au statut successional des espèces.

Les espèces de début de succession (*Betula populifolia* Marsh. et *Populus tremuloides* Michx.) présentent une architecture hiérarchisée tout au long de leur ontogenèse. La hiérarchie du système ramifié favorise une montée rapide du tronc. Le potentiel de réitération totale dans la cime est très limité. À l'opposé, les espèces de fin de succession (*Acer saccharum* Marsh., *Fagus grandifolia* Ehrh. et *Tsuga canadensis* (L.) Carr.) présentent une architecture à plusieurs niveaux d'organisation. L'alternance des phases de développement hiérarchiques et polyarchiques confère à l'arbre une plus grande plasticité de la forme, au détriment de la vitesse d'allongement du tronc. La réitération dans la cime est abondante. Elle favorise son étalement latéral et une prolongation de la durée de vie de l'arbre. Les espèces de mi-succession (*Ulmus americana* L., *Fraxinus americana* L., *Tilia americana* L. et *Carya cordiformis* (Wang.) K. Koch) se situent entre ces deux modes de croissance. Elles présentent à la fois une grande hiérarchie dans la structure du jeune arbre et un potentiel de réitération dans la cime.

D'autre part, deux stratégies de croissance ont été distinguées chez les espèces de fin de succession. L'une est associée à la plagiotropie et au potentiel d'autodifférenciation des axes chez le hêtre et la pruche. Elle favorise chez ces espèces l'étalement du feuillage à l'ombre tout en assurant le maintien de la différenciation du tronc et la poursuite de la croissance en hauteur. L'autre est associée à l'orthotropie des axes et à la prédominance de l'axe le plus long et le plus dressé comme relais du tronc. Rencontrée chez l'érable à sucre, elle favorise la croissance en hauteur et permet à l'espèce de profiter efficacement de la lumière des trouées.

Nos résultats mettent en évidence des liens fonctionnels entre des composantes dynamiques de la croissance des arbres et leur statut successional. Il serait intéressant de pouvoir comparer ces résultats en effectuant des études semblables dans un même contexte de forêt tempérée mais impliquant d'autres espèces, de même que dans des contextes biogéographiques différents. Néanmoins, nous savons déjà qu'une part de la dynamique de croissance d'un arbre est d'origine endogène et que l'analyse architecturale permet de déceler ce qui est propre à l'espèce. Nous savons également, et ceci nous est confirmé par notre étude, que la dynamique de croissance de l'arbre est reliée à la dynamique du développement de la forêt. Le rapprochement des deux échelles d'organisation permet de comprendre le phénomène de succession végétale sous un angle nouveau.

La poursuite des travaux en architecture des arbres pourra permettre entre autres d'explorer plus à fond les rapports entre la diversité des formes chez une même espèce et les conditions du milieu. Si la fourche peut à la fois faire partie intégrante du mode de développement d'une espèce et révéler une profonde déficience en ressources chez une autre, on comprendra que la forme considérée isolément ne peut révéler en soi l'état de santé d'un individu. Mais si elle est considérée en rapport avec le mode de développement caractéristique de l'espèce, elle peut devenir un outil de diagnostic important. Il serait particulièrement intéressant, dans le contexte des études sur les successions végétales, de pouvoir interpréter les formes de

croissance en vue de pouvoir faire des prévisions éclairées de l'évolution de la forêt. La prévision du remplacement d'une espèce par une autre ne peut plus être basée uniquement sur des rapports de nombre et de hauteur des sujets.

Non seulement cette thèse permet de comprendre sous un autre angle la forêt décidue de l'est de l'Amérique du Nord, surtout celle de la vallée du Saint-Laurent, mais elle ouvre de nouvelles avenues de recherche autant sur les aspects théoriques qu'appliqués.

Bibliographie

- Alberch, P. 1993. *La logique des formes*. Science et Vie, hors série, no.184 (sept.1993): 84-93.
- Atger, C. 1992. *Essai sur l'architecture racinaire des arbres*. Thèse de Doctorat, Univ. Montpellier II. 287 pp.
- Bancilhon, L. 1969. *Étude expérimentale de la morphogénèse et plus spécialement de la floraison d'un groupe de Phyllanthus (Euphorbiacées) à rameaux dimorphes*. Ann. Sci. Nat. (Bot.), sér.12, 10: 127-224.
- Barbour, M.G., J.H. Burk & W.D. Pitts. 1987. *Terrestrial Plant Ecology*. Second Ed. The Benjamin / Cummings Publishing Cie, Inc. 634 pp.
- Barthélémy, D. 1988. *Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales: le concept de floraison automatique*. Thèse de doctorat. Univ. des Sciences et Techniques du Languedoc. Montpellier. 262 pp.
- Barthélémy, D. 1990. *Levels of organization and repetition phenomena in seeds plants*. Acta Biotheoretica, 39: 309-323.
- Barthélémy, D., C. Édeline & F. Hallé. 1989. *Architectural concepts for tropical trees*. In: Tropical forests. Botanical dynamics, speciation and diversity. Holm-Nielsen, L.B., I.C. Nielsen et H. Balslev (Eds) Academic Press, Londres: 89-100.
- Barthélémy, D., C. Édeline & F. Hallé. 1989b. *Some architectural aspects of tree ageing*. Ann. Sci. For., 46 suppl.: 194s-198s.
- Bégin, C. 1991. *Analyse architecturale et dendroécologique d'une pessière à lichens à la limite des forêts*. Thèse de doctorat. Université Laval, Québec. 159 pp.
- Bergeron, Y., A. Bouchard & A. Leduc. 1988. *Les successions secondaires dans les forêts du Haut-Saint-Laurent, Québec*. Naturaliste Can., 115: 19-38.
- Boojh, R. & P.S. Ramakrishnan. 1982a. *Growth strategy of trees related to successional status. I. Architecture and extension growth*. Forest Ecology and Management, 4: 359-374.

- Boojh, R. & P.S. Ramakrishnan. 1982b. *Growth strategy of trees related to successional status. II. Leaf dynamics*. Forest Ecology and Management, 4: 375-386.
- Borchert, R. & N.A. Slade. 1981. *Bifurcation ratios and the adaptative geometry of trees*. Bot. Gaz. 142(3): 394-401.
- Bouchard, A., Y. Bergeron, C. Camiré, P. Gangloff & M. Garyépy. 1985. *Proposition d'une méthodologie d'inventaire et de cartographie écologique: la cas de la M.R.C. du Haut-Saint-Laurent*. Cah. Géogr. Qué. 29(76): 79-95.
- Brisson, J., Y. Bergeron & A. Bouchard. 1988. *Les successions secondaires sur sites mésiques dans le Haut-Saint-Laurent, Québec, Canada*. Can. J. Bot. 66(6): 1192-1203.
- Canham, C.D. 1988. *Growth and canopy architecture of shade tolerant trees: response to canopy gaps*. Ecology, 69(3): 786-795.
- Cao Kunfang. 1995. *Fagus dominance in Chinese montane forests*. Wageningen, PhD thesis AUW (ISBN 90-5485-330-1).
- Caraglio, Y. & C. Édelin. 1990. *Architecture et dynamique de croissance du platane. Platanus hybrida Brot. (Platanaceae)*. Bull. Soc. bot. Fr. 137, Lettres bot. (4/5): 279-291.
- Castro e Santos, A. de. 1980. *Essai de classification des arbres tropicaux selon leur capacité de réitération*. Biotropica, 12(3): 187-194.
- Chanson, B. 1993. *Déformation de maturation: hétérogénéités angulaires en fonction du plan d'organisation des arbres*. Acta bot. Gallica, 140(4): 395-401.
- Clements, F.E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Inst. Washington Publ. 242.
- Cody, M.L. 1974. *Optimization in ecology*. Science, 183: 1156-1164.

- Connell, J.H. & RO. Slatyer. 1977. *Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization*. The American Naturalist, 111(982): 1119-1144.
- Corner, E.J.H. 1949. *The Durian Theory, or the origin of the modern tree*. Ann. Bot., N.S., 13, 52:367-414.
- Corner, E.J.H. 1953, 1954. *The Durian Theory extended I, II, III*. Phytomorphology, 3:465-475. 4: 152-165, 263-274.
- Coudurier, T. 1992. *Sur la place des lianes dans la forêt Guyanaise*. Thèse de Doctorat. Univ. Sc. Tech. du Languedoc, Montpellier. 262 pp.
- Cremers, G. 1983. *Architecture de quelques lianes d'Afrique tropicale. 1*. Candollea, 28: 249-280.
- Cremers, G. 1984. *Architecture de quelques lianes d'Afrique tropicale. 2*. Candollea, 29: 57-110.
- Cremers, G. & C. Édelin. 1995. *Étude de l'architecture aérienne de quelques plantes tropicales à ramification basitone: vers une révision du modèle de Tomlinson*. Can. J. bot. 73: 1480-1503.
- Comte, L. 1993. *Rythmes de croissance et structures spatiales périodiques d'arbres tropicaux; exemple de cinq espèces de forêt équatoriale*. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II, Montpellier. Vol.1: 449 pp., Vol.2: 333pp.
- Cowles, H.C. 1899. *The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan*. The Botanical Gazette, 27: 95-117, 167-202, 281-308, 361-391.
- Dansereau, P. 1946. *L'érablière laurentienne II. Les successions et leurs indicateurs*. Canadian Journal of Research, C, 24: 235-291.
- Dauget, J.M. 1986. *Application des méthodes architecturales aux coraux, quelques traits communs aux formes vivantes fixées*. Thèse de Doctorat. Univ. de Montpellier II. 245 pp.

- De Foresta, H. 1983. *Le spectre architectural: application à l'étude des relations entre architecture des arbres et écologie forestière*. Bull. Mus. Natn. Histo Nat., Paris, 4 ième série, 5(3): 295-302. B Adansonia.
- De Reffye, Ph., C. Édelin, M. Jeager & C. Cabart. 1986. *Simulation de l'architecture des arbres*. Naturalia monspeliensia - Colloque international sur l'Arbre, sept. 1985, Montpellier: 223-240.
- De Reffye, Ph., P. Dinouard & D. Barthélémy. 1991. *Modélisation et simulation de l'architecture de l'orme du Japon Zelkova serrata (Thunb.) Makino (Ulmaceae): la notion d'axe de référence*. In: L'Arbre: Biologie et Développement, Édelin, C. (Ed.), Naturalia Monspeliensia, Actes du 2 ième Colloque international sur l'Arbre: 251-266.
- Domon, G., A. Bouchard, Y. Bergeron & C. Gauvin. 1986. *La répartition et la dynamique des principales espèces arborescentes du Bois-de Saraguay, Montréal (Québec)*. Can. J. Bot. 64(5): 1027-1038.
- Doyon, F., A. Bouchard & D. Gagnon (en prép.). *Étude comparative entre le statut successional et le comportement de production des espèces arborescentes du Haut-Saint-Laurent, Québec*. (manuscrit soumis)
- Drénou, C. 1994. *Approche architecturale de la sénescence des arbres; le cas de quelques Angiospermes tempérées et tropicales*. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II, Montpellier. 263 pp.
- Drury, W.H. & I.C.T. Nisbet. 1973. *Succession*. Journal of the Arnold Arboretum, 54(3): 331-368.
- Durand, M. 1993. *Ramification d'une plante sympodiale: l'orme (Ulmus campestris L.)*. Mémoire de D.E.A., Univ. Montpellier II. 33 p. + annexes.
- Édelin, C. 1977. *Images de l'architecture des conifères*. Thèse de doctorat en Sc. Biologiques, Université des Sciences et Techniques du Languedoc. 146 pp.

- Édelin, C. 1981. *Quelques aspects de l'architecture végétative des conifères*. Bull. Soc. bot. Fr., 128, Lettres bot., 1981(3): 177-188.
- Édelin, C. 1984. *L'architecture monopodiale. L'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale*. Thèse, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier. 258 pp.
- Édelin, C. 1986. *Stratégie de réitération et édification de la cime chez les conifères*. In: C.R. Colloque International «L'Arbre», 9-14 sept. 1985. Naturalia Monspeliensia, n° hors série:139-158.
- Édelin, C. 1991. *Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation*. In: L'Arbre: Biologie et Développement, Édelin, C. (Ed.), Naturalia Monspeliensia, Actes du 2 ième Colloque international sur l'Arbre: 127-154.
- Egler, F.E. 1954. *Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old-field development*. Vegetatio, 4:412-417.
- Fisher, J.B. & D.E. Hibbs. 1982. *Plasticity of tree architecture: specific and ecological variations found in Aubréville's model*. American Journal of Botany, 69(5): 690-702.
- Fournier, A. 1979. *Is architectural radiation adaptative?* Mémoire de D.E.A., Univ. Montpellier II. 51 pp.
- Froebe, H. A. & P. Gleißner. 1992/1993. *Wie entwickeln Bäume ihre charakteristische Kronenform?* Alma Mater Aquensis, 29: 181-197.
- Genoyer, P. 1994. *Contribution à l'étude de la régénération d'arbres traumatisés*. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II, Montpellier. 191 pp.
- Givnish, T.J. 1978. *On the adaptation significance of compound leaves: With particular reference to tropical rain trees*. In: P.B. Tomlinson and M.H. Zimmerman, eds., Tropical Trees as Living System, Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 351-380.

- Givnish, T.J. 1984. *Leaf and canopy adaptations in tropical forests*. In: E. Medina, H. A. Mooney & C. Vasquez-Yanes (eds.), *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*, Dr. Junk, The Hague: 51-84.
- Gleason, H.A. 1926. *The individualistic concept of the plant association*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53: 1-20.
- Gleißner, P.F. 1996. *Das Verzweigungsmuster ausgewählter Laubbaumarten und seine Veränderung durch nicht-pathogene Schädigungen*. Aachen, Dr. Thesis Technische Hochschule.
- Glen-Lewin, D.C., R.K. Peet & T.T. Veblen (Eds.). 1992. *Plant Succession: Theory and Prediction*. Population and Community Biology Series. Chapman & Hall. London. 352 pp.
- Goethe. 1790. *La métamorphose des plantes*. Traduction française par Henriette Bibeau (1975), TRIADES, Paris. 272 pp.
- Grandtner, M.M. 1966. *La végétation forestière du Québec méridional*. Les Presses de l'Univ. Laval, Québec, 216 pp.
- Grime, J.P. 1977. *Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory*. *American Naturalist*, 111: 1169-1194.
- Hallé, F. 1986. *Modular growth in seed plants*. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B 313: 77-87.
- Hallé, F. 1986b. *Deux stratégies pour l'arborescence: gigantisme et répétition*. *Naturalia monspeliensia - Colloque international sur l'Arbre*, 1986: 159-170.
- Hallé, F. 1991. *Le bois constituant le tronc peut-il être de nature racinaire? Une hypothèse*. In: Édelin, C. (ed.). *L'Arbre, biologie et développement*. *Naturalia monspeliensia*, n° hors sér.: 97-111.
- Hallé, F. & C. Édelin. 1986. *L'analyse architecturale des arbres*. 6 ième Colloque sur les recherches fruitières - Bordeaux, 10-11 déc. 1986. 15 pp.

- Hallé, F. & F.S.P. Ng. 1981. *Crown construction in mature Dipterocarp trees*. The Malaysian Forester, 44(2-3): 222-233.
- Hallé, F. & R.A.A. Oldeman. 1970. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson et Cie. Paris. 178 pp.
- Hallé, F., R.A.A. Oldeman & P.B. Tomlinson. 1978. *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Springer-Verlag. 441 pp.
- Hamilton, C.W. 1985. *Architecture in Neotropical Psychotria L. (Rubiaceae): Dynamics of Branching and its Taxonomic Significance*. American Journal of Botany, 72(7): 1081-1088.
- Hibbs, D.E. 1981. *Leader growth and the architecture of three North American hemlocks*. Can. J. bot. 59: 476-480.
- Hightshoe, G.L. 1988. *Native trees, shrubs, and vines for urban and rural America; a planting design manual for environment designers*. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Ho, M. & P. Saunders (Eds). 1984. *Beyond Neo-Darwinism*. London, Academic Press.
- Honda, H. 1971. *Description of the form of trees by the parameters of the tree-like body: effects of the branching angle and the branch length on the shape of the tree-like body*. J. Theoret. Biol., 31: 331-338.
- Honda, H. & J.B. Fisher. 1979. *Ratio of tree branch lengths: the equitable distribution of leaf clusters on branches*. Proc. Nat. Acad. Sci., 76: 3875-3879.
- Horn, H.S. 1971. *The adaptative geometry of trees*. Princeton University Press, Princeton. 129 p.
- Horn, H.S. 1983. *Succession*. In: W.B. Saunders (Ed.). *Theoretical ecology: principles and applications*. Philadelphia. p. 253-271.

- Horton, R.E. 1945. *Erosial development of streams and their drainage basins: hydrophysical approach to quantitative morphology*. Bull. Geol. Soc. Am., 56: 275-370.
- Jeannoda-Robinson, V. 1977. *Contribution à l'étude de l'architecture des herbes*. Thèse de Doctorat, Univ. Montpellier II. 87 pp.
- Kauffman, S. 1993. *The origins of orders*. New York, Oxford University Press.
- Koop, H. 1989. *Forest dynamics: SILVI-STAR, a comprehensive monitoring system*. Heidelberg, Springer, 229 p.
- Kuiper, L.C. 1988. *The structure of natural Douglas-fir forests in western Washington and western Oregon*. Wageningen Agricultural University. Papers 88-5.
- Kuiper, L.C. 1994. *Architectural analysis of Douglas-fir forests*. Wageningen, Dr. Thesis Agricultural University Wageningen, ISBN 90-5485-254-2.
- Küppers, M. 1985. *Carbon relations and competition between woody species in a central European hedgerow. IV. Growth form and partitioning*. Oecologia (Berlin), 66: 343-352.
- Küppers, M. 1989. *Ecological significance of above-ground architectural patterns in woody plants: a question of cost-benefit relationships*. T.R.E.E., vol. 4, no. 12: 375-379.
- Loubry, D. 1994. *Déterminisme du comportement phénologique des arbres en forêt tropicale humide de Guyane française (5°lat.N.)*. Thèse de Doctorat, Université Paris 6, Paris. 394 pp.+ annexes.
- Loup, C. 1994. *Essai sur le déterminisme de la variabilité architecturale des arbres; le cas de quelques espèces tropicales*. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II, Montpellier. 412 pp.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

- MacMahon, J.A. 1981. *Successional processes: comparisons among biomes with special reference to probable roles of and influences on animals*. In: Forest succession: concept and application. Shugart, H.H., D.B. Botkin et S.D. West (Eds). New York. Springer-Verlag: 207-304.
- Marie-Victorin, Fr. 1995. *Flore laurentienne*. 3ième éd. (rev. par L. Brouillet et I. Goulet). Les Presses de l'Université de Montréal, Montréal. 1083 pp.
- Marks, P.L. 1975. *On the Relation between Extension Growth and Successional Status of Deciduous Trees of the Northeastern United States*. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 102 (4): 172-177.
- McCormick, J. 1968. *Succession*. Via 1: 22-35, 131-132. Philadelphia, PA. Graduate School of Fine Arts, Univ. of PA.
- Millet, J., A. Bouchard & C. Édelin. (en préparation). *Rapports entre le mode de développement architectural des arbres et le statut successional des espèces en forêt feuillue tempérée*. (équivalent au chapitre III de la thèse)
- Millet, J., A. Bouchard & C. Édelin. (en prép. a). *Mode de développement plagiotrope et statut successional de quatre espèces d'arbres de milieu tempéré*. (équivalent au chapitre II de la thèse)
- Millet, J., A. Bouchard & C. Édelin. (sous presse). *Plant succession and tree architecture: an attempt at reconciling two scales of analysis of vegetation dynamics*. Acta Biotheoretica. (équivalent au chapitre I de la thèse)
- Millet, J. & D. Ouellet. 1992. *Architecture et dynamique de croissance de l'érable à sucre (Acer saccharum Marsh.)*. Rapport interne. Forêts Canada. Québec. 88 pp.
- Millet, J., D. Ouellet & C. Édelin. (en prép. b). *Avortement spontané de l'apex chez l'érable à sucre (Acer saccharum Marsh.)*.

- Millington, W.F. 1963. *Shoot tip abortion in Ulmus americana*. Amer. Jour. Bot. 50 (4): 371-378.
- Mutch, R.W. 1970. *Wildland fires and ecosystems - A hypothesis*. Ecology, 51: 1046-1051.
- Nicolini, E. 1991. *Le hêtre Fagus sylvatica L.: quelques aspects de son architecture*. In: Architecture, structure, mécanique de l'arbre. Troisième séminaire interne. Montpellier, févr.1991. Laboratoire de mécanique et de génie civil. Université de Montpellier II: 38-63.
- Nicolini, É. & Y. Caraglio. 1994. *L'influence de divers caractères architecturaux sur l'apparition de la fourche chez le Fagus sylvatica, en fonction de l'absence ou de la présence d'un couvert*. Can. J. Bot. 72: 1723-1734.
- Noy-Meir, I. & E. Van Der Maarel. 1987. *Relation between community theory and community analysis in vegetation science: some historical perspectives*. Vegetatio, 69: 5-15.
- Nozeran, R. 1978. *Réflexions sur les enchaînements de fonctionnements au cours du cycle des végétaux supérieurs*. Bull. Soc. bot. Fr., 125: 263-280.
- Nozeran, R. 1986. *Le mouvement morphogénétique spécialement chez les végétaux supérieurs pérennes*. Naturalia Monspeliensia. Colloque international sur l'Arbre: 415-430.
- Oldeman, R.A.A. 1973. *Trois journées d'étude sur la morphogenèse des arbres*. Rapport de mission au lab. de physiologie végétale, Clermont-Ferrand. lier au 3 fév.'73. Office de la recherche scientifique et technique outre-mer. Centre ORSTOM de Cayenne. 12 pp.
- Oldeman, R.A.A. 1974. *Architecture de la forêt guyanaise*. O.R.S.T.O.M. ed., Mémoire n° 73, 204 pp.
- Oldeman, R.A.A. 1979. *Quelques aspects quantifiables de l'arborigénèse et de la sylvigénèse*. Oecologia Plantarum, 14, 2: 1-24.

- Oldeman, R.A.A. 1989. *Biological implications of Leguminous tree architecture*. In: Stirton & Zarucchi (Eds.). «Advances in Legume Biology». St. Louis, Monogr. System. Botany Missouri Bot. Garden, 29: 17-34.
- Oldeman, R.A.A. 1990. *Forests: elements of sylvology*. Berlin Heidelberg New-York, Springer-Verlag ed. 624 pp.
- Oldeman, R.A.A. 1994. *Sur les écosystèmes forestiers: quatre principes sylvologiques*. L'Italia Forestale e Montana, 49, 1: 1-16.
- Oldeman, R.A.A. & A.H.M. Sieben-Binnekamp. 1994. *Timber trees: architecture and ecology*. In: R.R.B. Leaky & A.C. Newton (Eds.). «Tropical trees: the potential for domestication and the rebuilding of forest resources», pp. 25-33. London, HMSO.
- Oldeman, R.A.A. & J. van Dijk. 1991. *Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees*. In: Gomez-Pompa, Whitmore and Hadley (Eds.). «Rain forest regeneration and management». Man and the Biosphere Series, 6, Paris, Unesco and Carnforth (UK), Parthenon Books, chap.2: 21-65.
- Oohata, S. & T. Shedei. 1971. *Studies on the branching structure of trees I. bifurcation ratio of trees in Horton's law*. Jap. J. Ecol., 21: 7-14.
- Oosterhuis, L. & R.A.A. Oldeman. 1982. *Architectural approach to analysis of North American temperate deciduous forests*. Can. J. For. Res. 12: 835-847.
- Peters, R. 1992. *Ecology of beech forests in the Northern hemisphere*. Wageningen, Dr. thesis Sc UAW, publ. by the author, ISBN 90-5485-012-4.
- Peters, R. 1997. *Beech Forests*. Geobotany Series 24. Dordrecht, Kluwer.
- Pickett, S.T.A., S.L. Collins & J.J. Armesto. 1987. *A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession*. Vegetatio, 69: 109-114.

- Prosperi, J., C. Édelin & G. Michaloud. 1995. *Modalités d'occupation de l'espace aérien par les héli-épiphytes: le rôle de la réitération caulinaire*. Rev. Ecol. (Terre Vie), Vol.50: 167-187.
- Ramaroson-Ramparany, L. 1978. *Contribution à l'étude architecturale de quelques espèces ligneuses des régions tempérées*. Thèse de doctorat. Univ. Sc. Tech. du Languedoc, Montpellier. 115 pp.
- Resnik, D. 1994. *The rebirth of rational morphology: process structuralism's philosophy of biology*. Acta Biotheoretica, 42: 1-14.
- Roloff, A. 1989. *Kronenentwicklung und Vitalitätsbeurteilung ausgewählter Baumarten der gemäßigten Breiten*. Schriften d.Forst.Fak.Univ.Göttingen u.d. Niedersächs. Forstl. Vers. Anstalt, 93. Frankfurt am Main, J.D. Sauerländer's Verlag.
- Rollet, B. 1979. *Application de diverses méthodes d'analyse de données à des inventaires forestiers détaillés levés en forêt tropicale*. Oecol. Plant. 14(3): 319-344.
- Roux, J. 1968. *Sur le comportement des axes aériens chez quelques plantes à rameaux végétatifs polymorphes: le concept de rameau plagiotrope*. Ann. Sci. Nat. (Bot.) sér.12, 9: 109-255.
- Rowe, J.S. 1972. *Les régions forestières du Canada*, Service canadien des forêts, Publ. n° 1300F, Canada, 172 pp.
- Sanoja, E. 1985. *Contribution à la définition des arbres pionniers des tropiques humides*. Mémoire de D.E.A., Univ. Montpellier II. 46 pp.
- Sanoja, E. 1992. *Essai d'application de l'architecture végétale à la systématique; l'exemple de la famille des Vochysiaceae*. Thèse de Doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier. 404 pp.
- Shugart, H.H. & D.C. West. 1980. *Forest Succession models*. BioScience, 30: 308-313.

- Soumoy, L., B. Thiébaud & I. Sérey. 1996. *Développement de quelques Fagaceae japonaises; germination, modèle architectural et systématique*. Can. J. Bot. 74: 1248-1259.
- Steingraeber, D.A. 1982. *Heterophylly and neof ormation of leaves in sugar maple (Acer saccharum)*. American Journal of Botany, 69(8): 1277-1282.
- Steingraeber, D.A., L.J. Kascht & D.H. Franck. 1979. *Variation of shoot morphology and bifurcation ratio in sugar maple (Acer saccharum) saplings*. American Journal of Botany, 66(4): 441-445.
- Stevens, G.C. & A.L. Perkins. 1992. *The branching habits and life history of woody plants*. Am. Nat. 139(2): 267-275.
- Thiébaud, B. 1982. *Observations sur le développement de plantules de Hêtre (Fagus sylvatica) cultivées en pépinière, orthotropie et plagiotropie*. Can. J. Bot. 60: 1292-1303.
- Thiébaud, B. & S. Puech. 1984. *Développement du hêtre commun: morphologie et architecture de l'arbre. 2 ième partie: le développement des arbres*. Rev. forest. franç. 36(1): 45-58.
- Tilman, D. 1985. *The resource-ratio hypothesis of plant succession*. American Naturalist, 125: 827-852.
- Tomlinson, P.B. 1982. *Chance and design in the construction of plants*. In: SATTLER, R. (ed). «Axioms and principles of plant construction». Martinus Nijhoff / Dr W. Junk Publishers: 162-186.
- Van Andel, J., J.P. Bakker & A.P. Grootjans. 1993. *Mechanisms of Vegetation Succession - A review of concepts and perspectives*. Acta Botanica Neerlandica, 42(4): 413-433.
- Vester, H. 1997. *The Trees and the Forest. The role of tree architecture in canopy development; a case study in secondary forests (Araracuara, Colombia)*. Ponsen & Looijen B.-V., Wageningen. 180 pp.
- Whitney, G.G. 1976. *The bifurcation ratio as an indicator of adaptative strategy in woody plant species*. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 103(2): 67-72.

Yamamura, Y., A. Ishida & Y. Hori. 1993. *Differences in sapling architecture between Fagus crenata and Fagus japonica*. Ecol. Res., 8(2): 235-239.

Zimmermann, M.H. & C.L. Brown. 1971. *Trees; structure and function*. Springer-Verlag.

Annexe

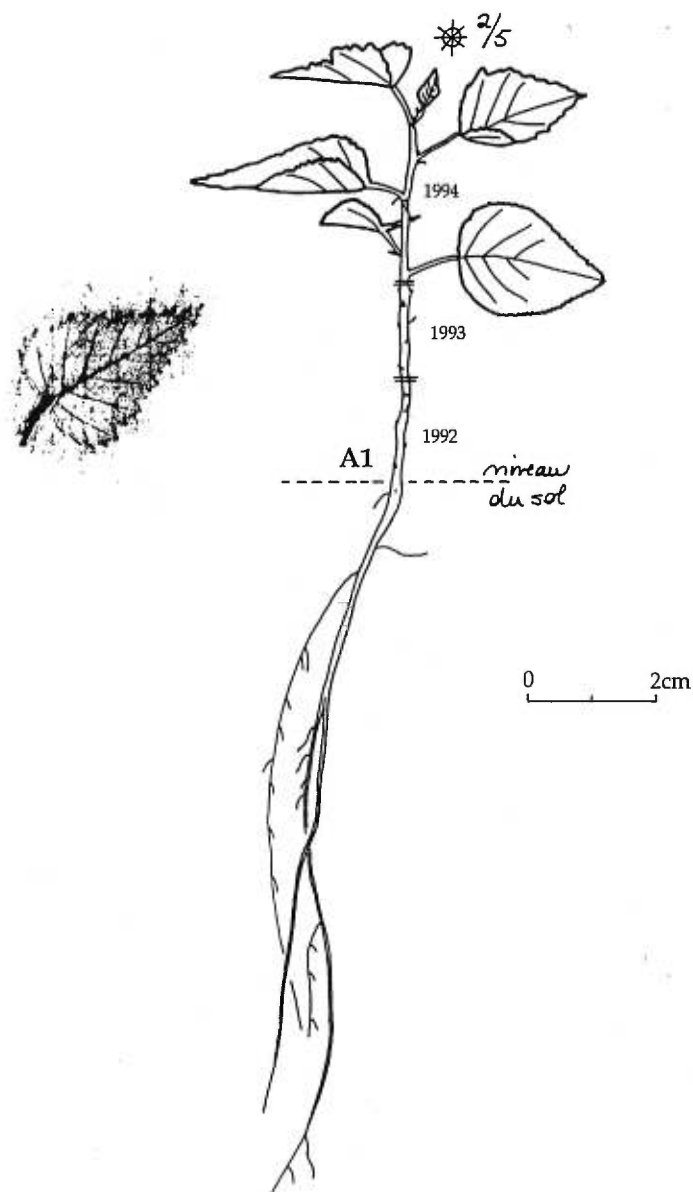


Figure A1.- *Betula populifolia*, individu 1. Semis âgé de trois ans. Milieu ouvert, Chemin Neuf, Cazaville. 11 juillet 1994.

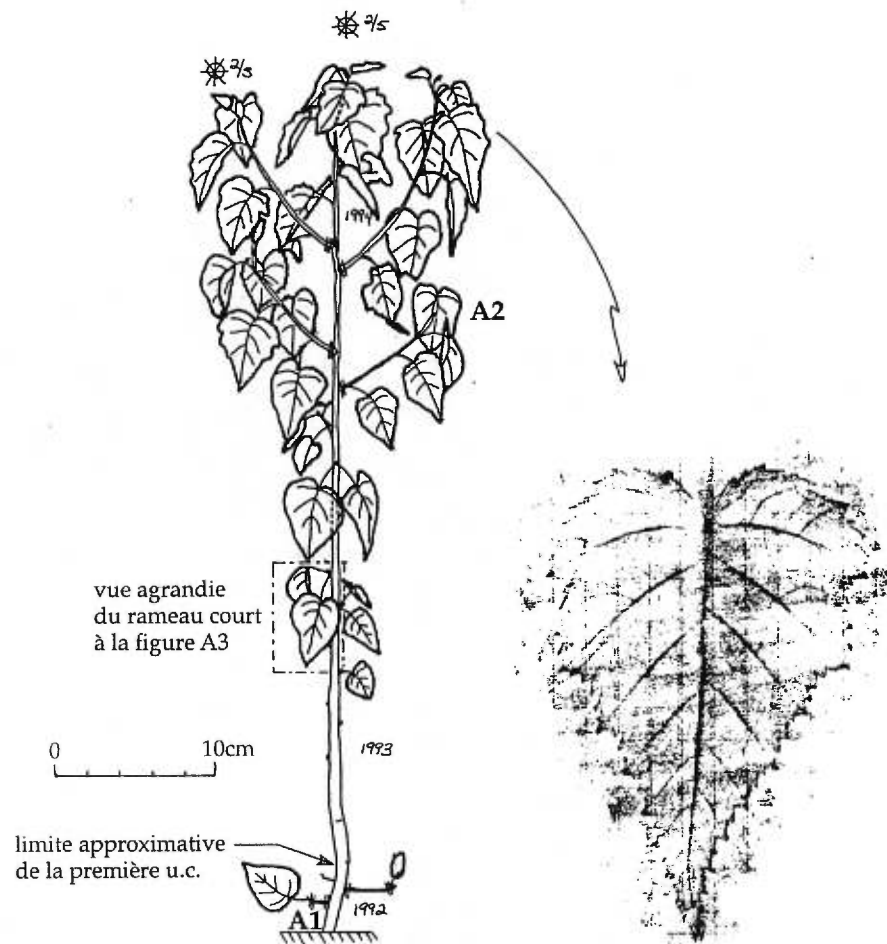


Figure A2.- *Betula populifolia*, individu 6. Jeune plant âgé de trois ans. Milieu ouvert, Chemin Neuf, Cazaville. 12 juillet 1994.

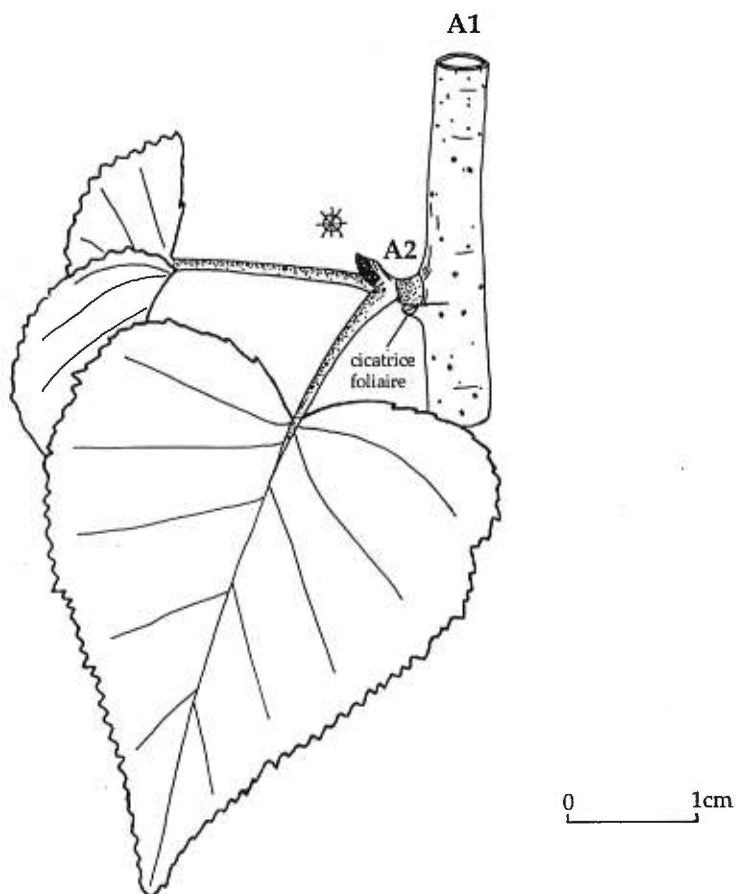


Figure A3.- *Betula populifolia*, individu 6. Détail d'un rameau court (A2) d'un an (voir position sur le jeune plant à la figure A2). 12 juillet 1994.

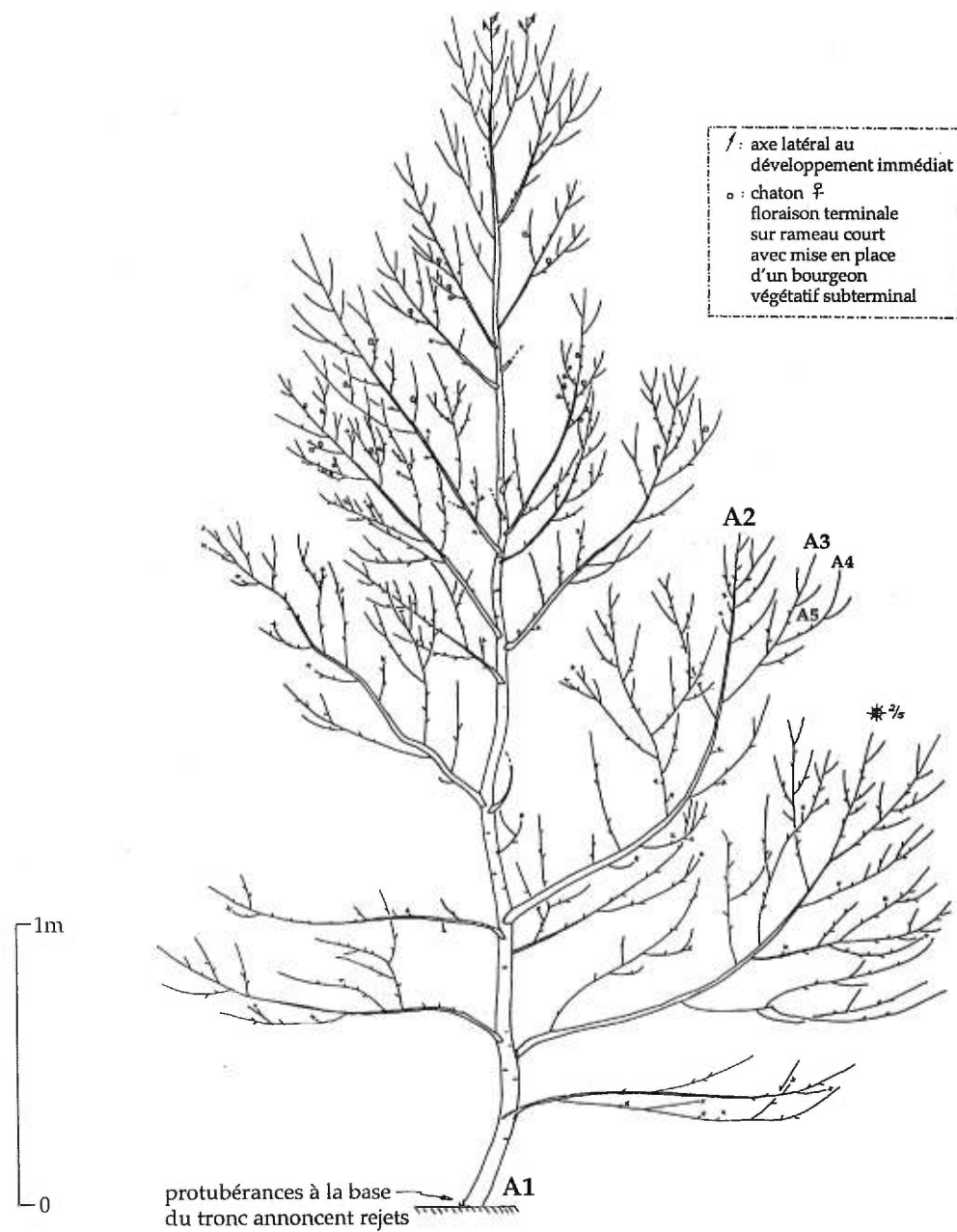


Figure A4.- *Betula populifolia*, individu 9. Jeune arbre d'environ 4m de haut. Friche, Route 132, Dundee. 12 juillet 1994.

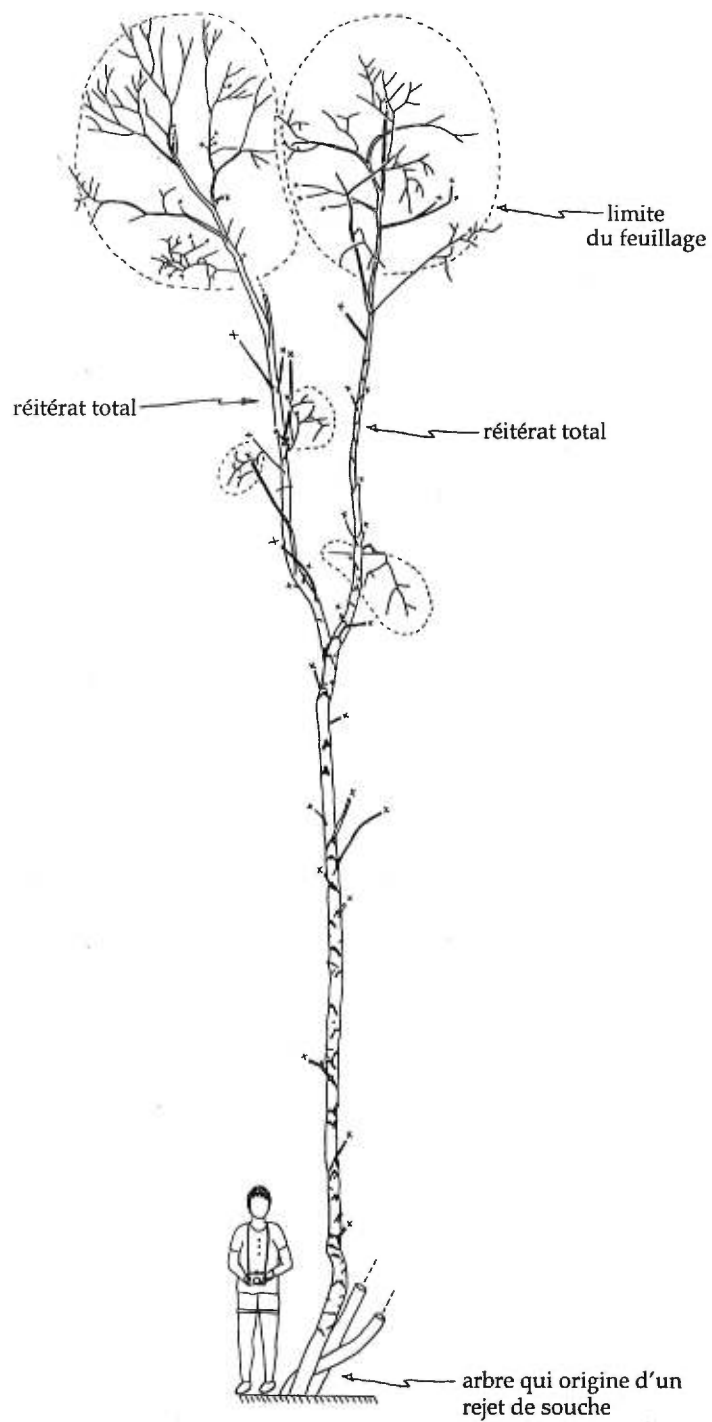


Figure A5.- *Betula populifolia*, individu 10. Arbre adulte d'environ 12m de haut. Bétulaie, Chemin Neuf, Cazaville. 15 juillet 1994.

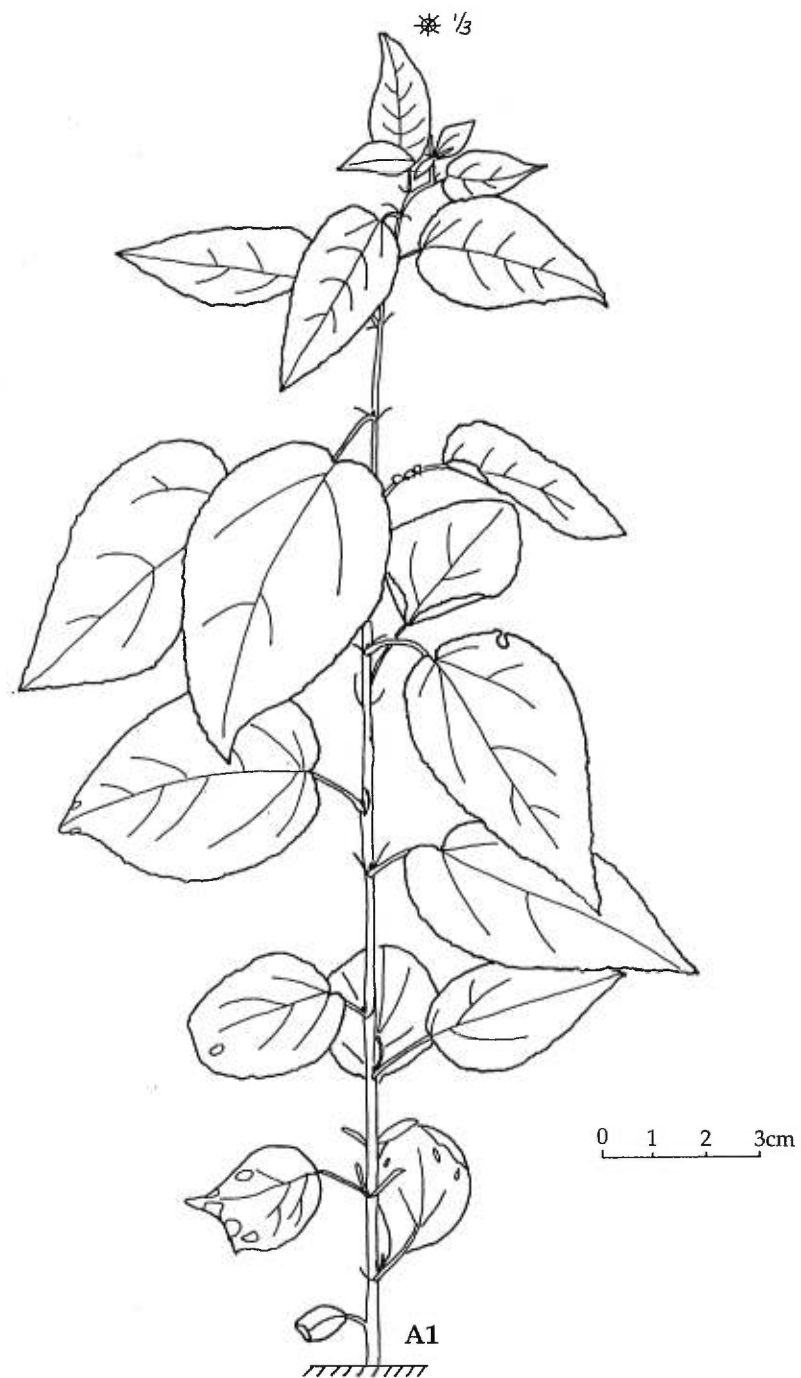


Figure A6.- *Populus tremuloides*, individu 1. Drageon de l'année. Milieu ouvert, Chemin Neuf, Cazaville. 14 juillet 1993.

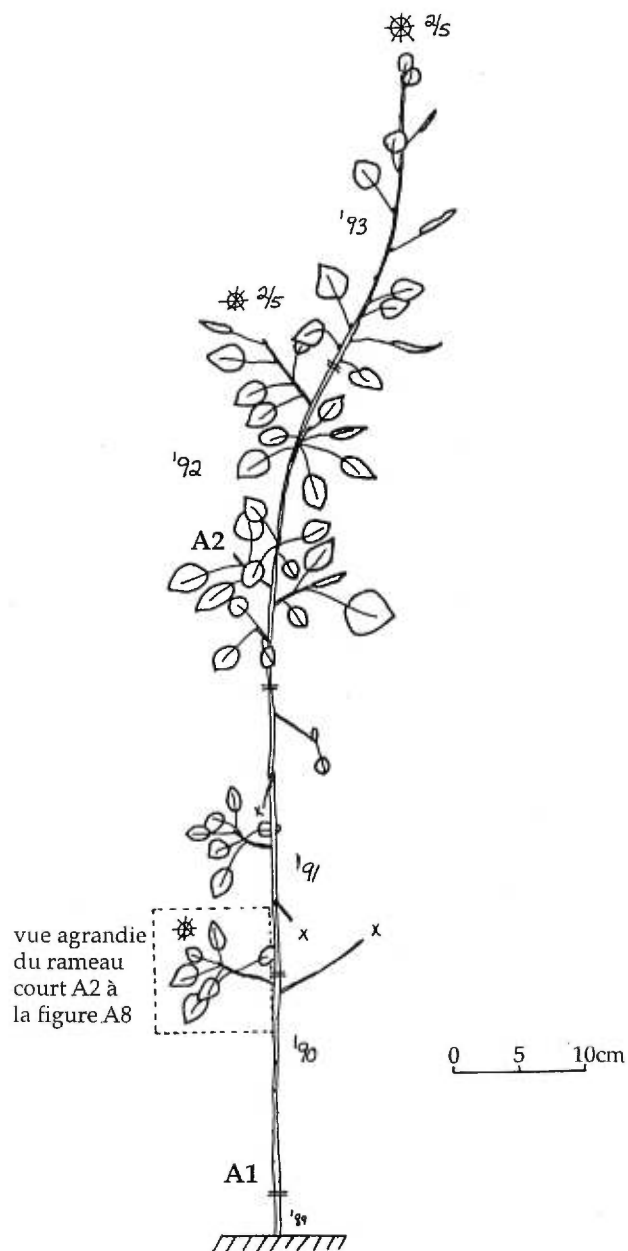


Figure A7.- *Populus tremuloides*, individu 2. Jeune plant âgé de 5 ans. Milieu ouvert, Chemin Neuf, Cazaville. 14 juillet 1993.

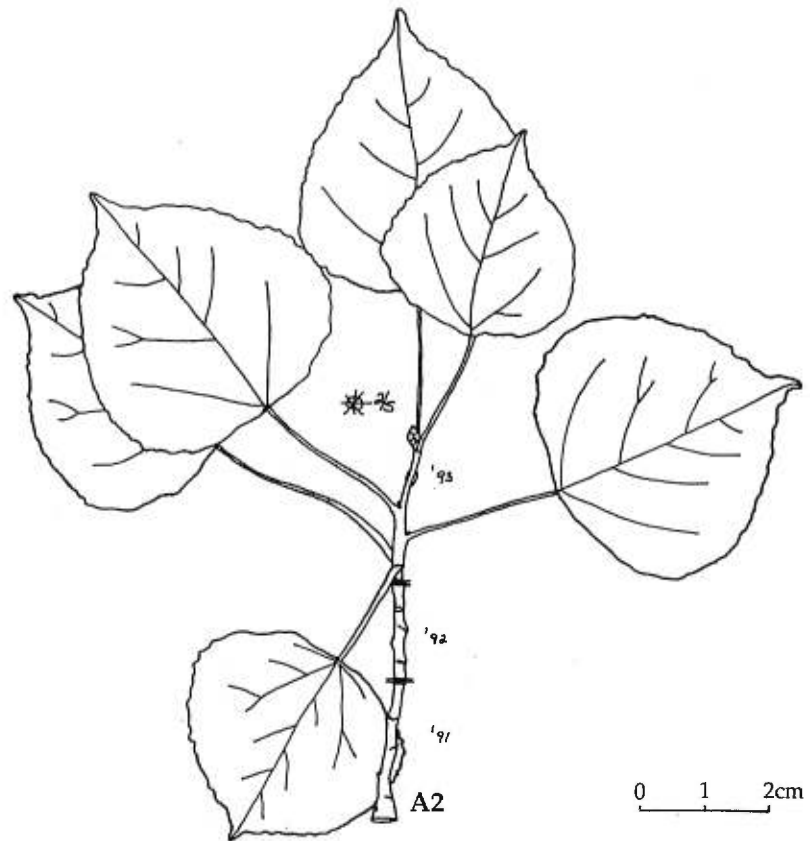


Figure A8.- *Populus tremuloides*, individu 2. Détail d'un rameau court (A2) de 3 ans (voir position sur le jeune plant à la figure A7). 14 juillet 1993.

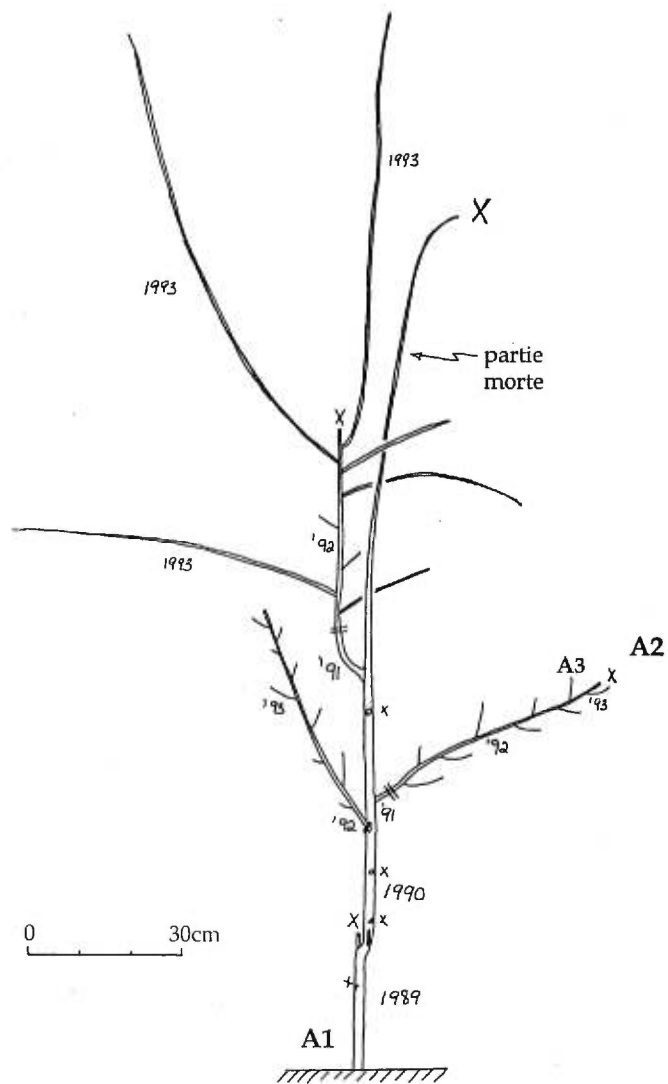
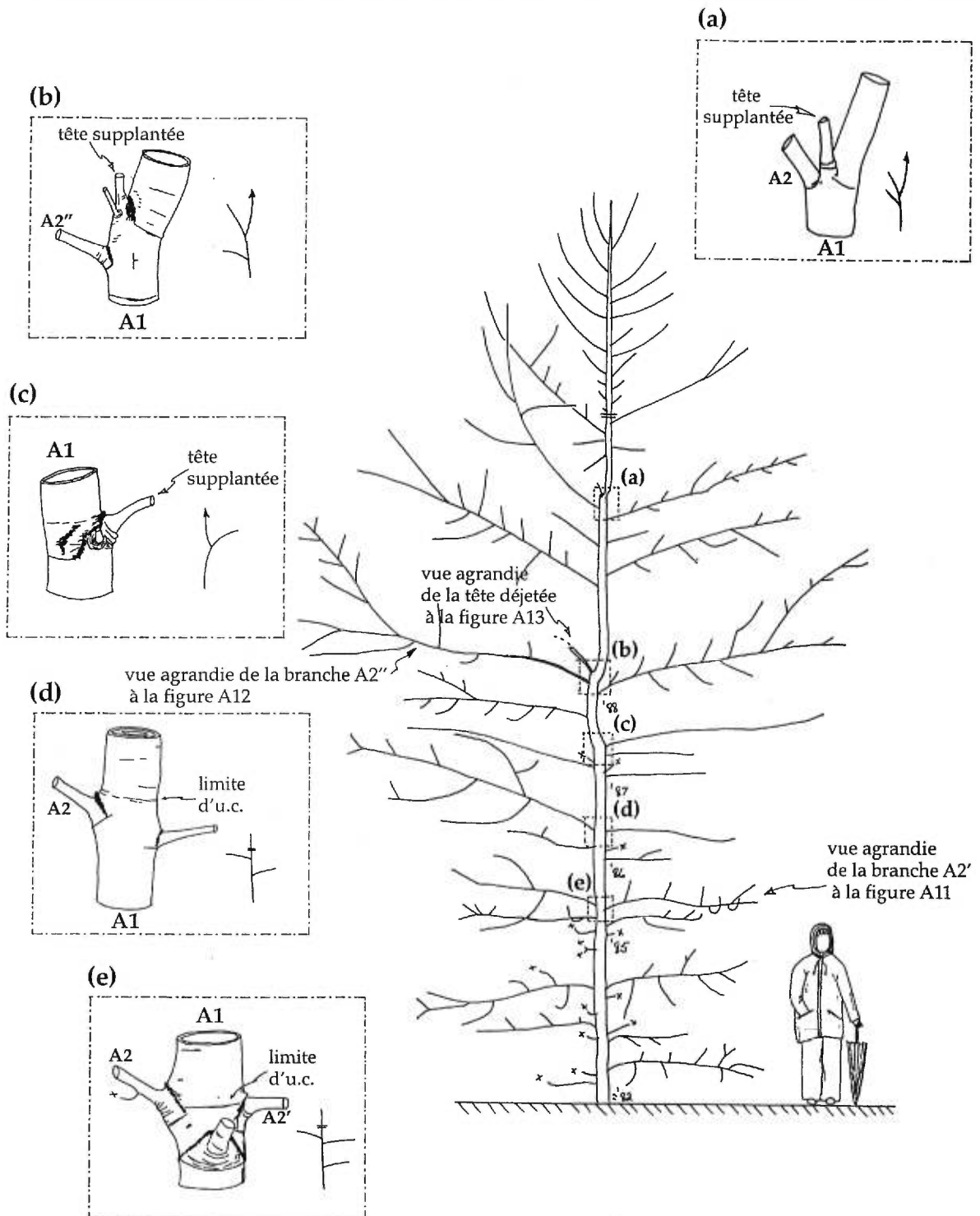


Figure A9.- *Populus tremuloides*, individu 5. Jeune plant à structure sympodiale divariquée, âgé de 5 ans. Boisé-de-la-Réparation. 24 juin 1993.



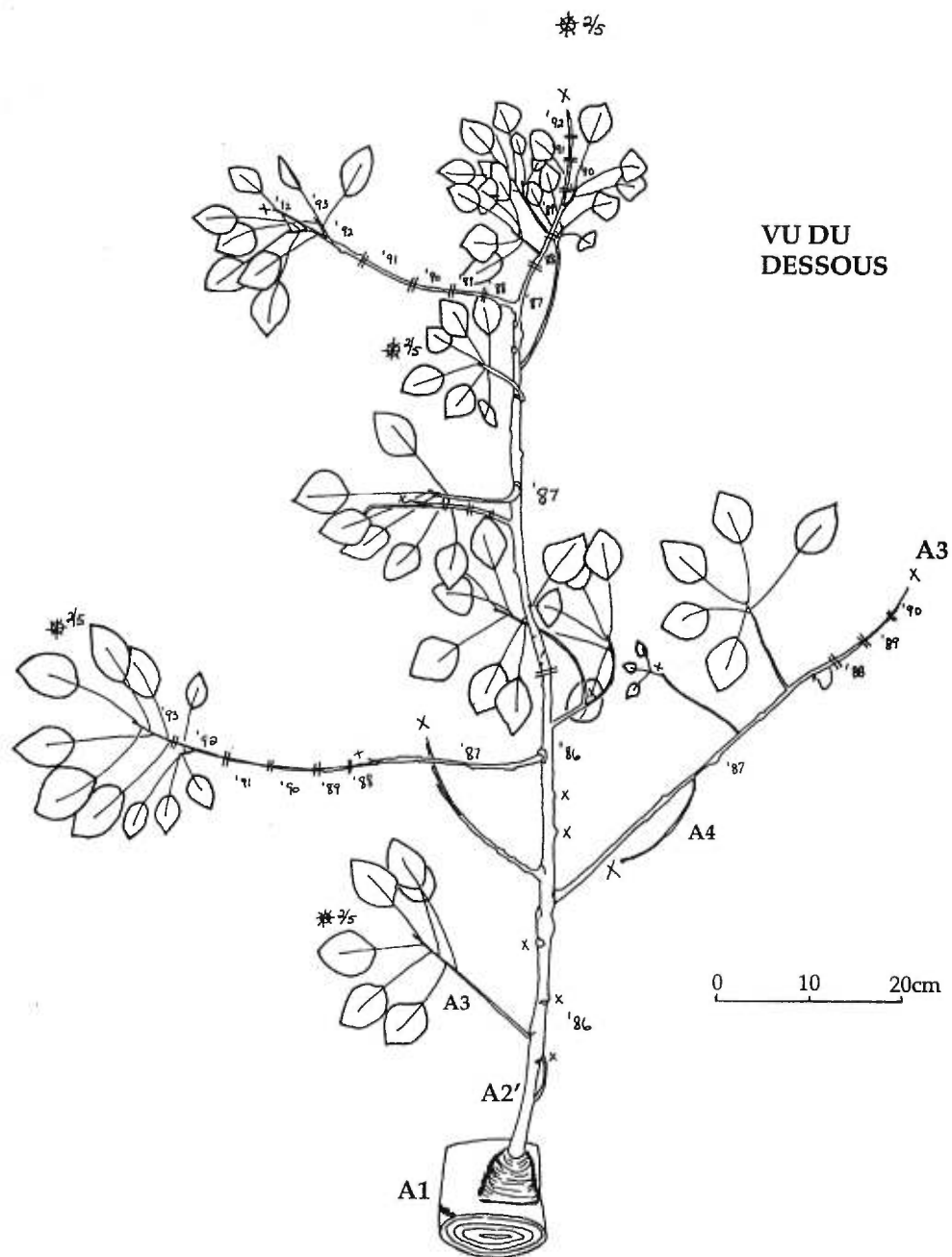


Figure A11.- *Populus tremuloides*, individu 3. Détail d'une branche (A2') vue du dessous (voir position sur le jeune arbre à la figure A10). 15 juillet 1993.

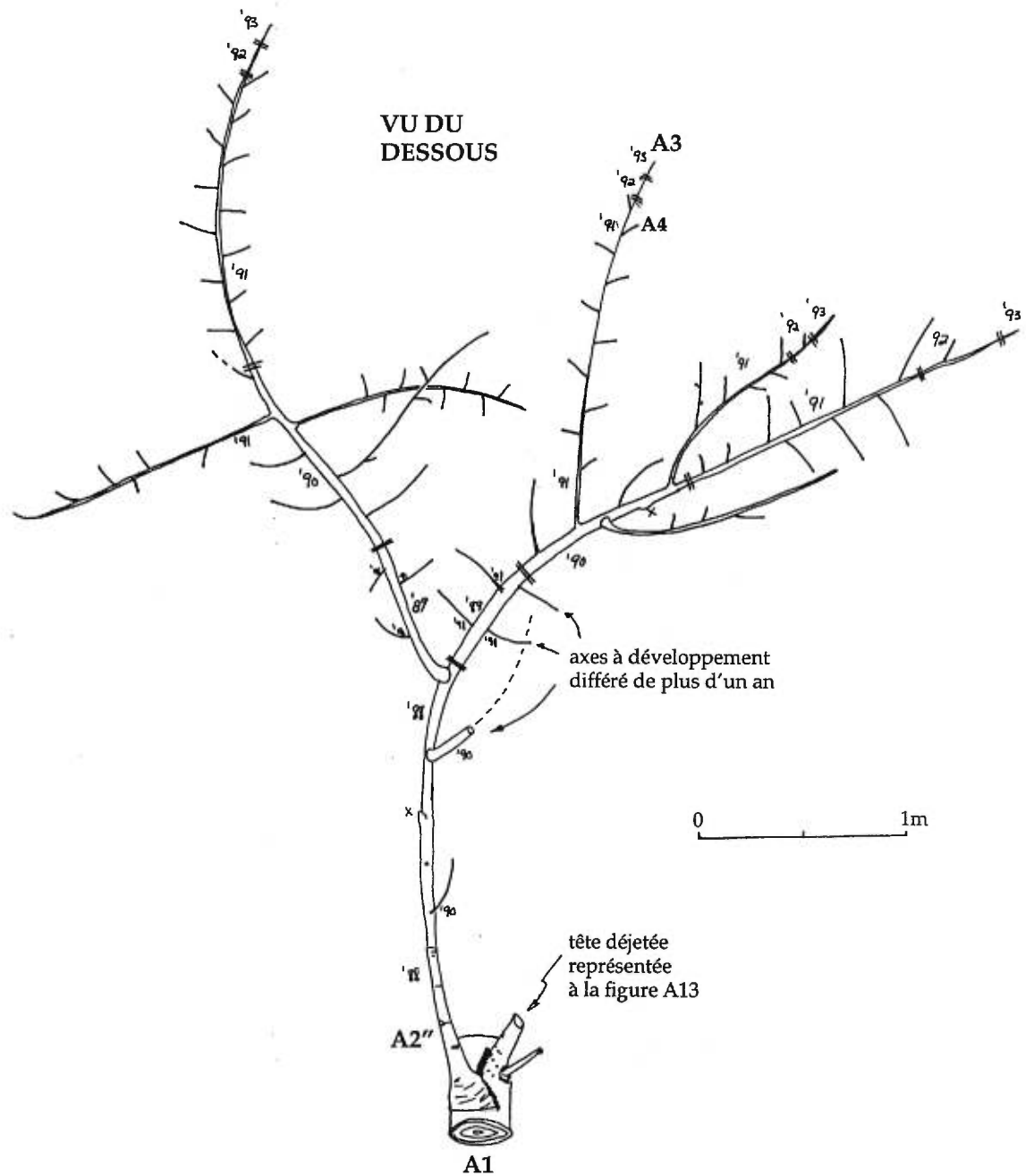


Figure A12.- *Populus tremuloides*, individu 3. Détail d'une branche (A2'') vue du dessous (voir position sur le jeune arbre à la figure A10). 15 juillet 1993.

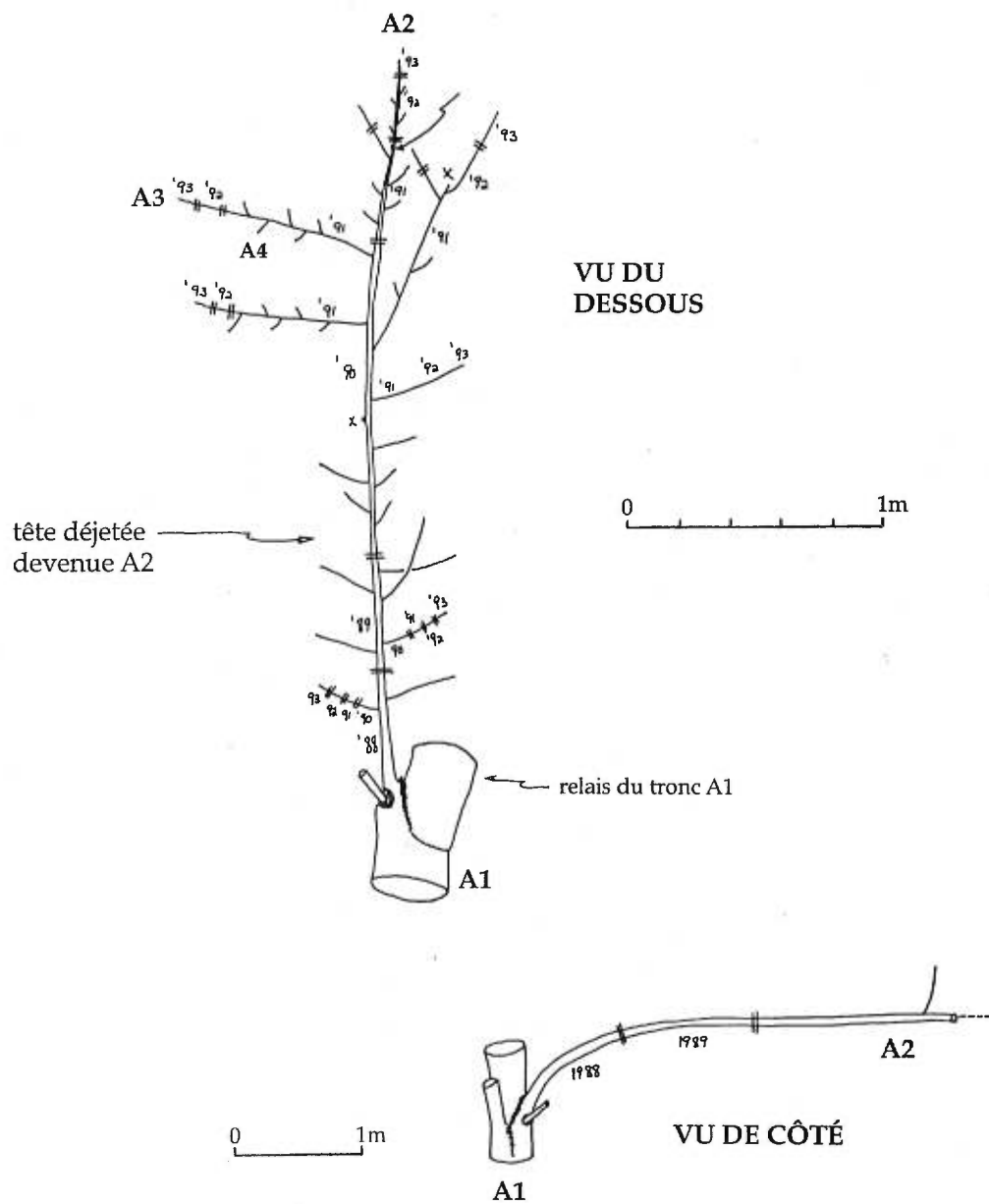


Figure A13.- *Populus tremuloides*, individu 3. Détail d'une tête déjetée devenue branche, vue du dessous (voir position sur le jeune arbre à la figure A10). 16 juillet 1993.

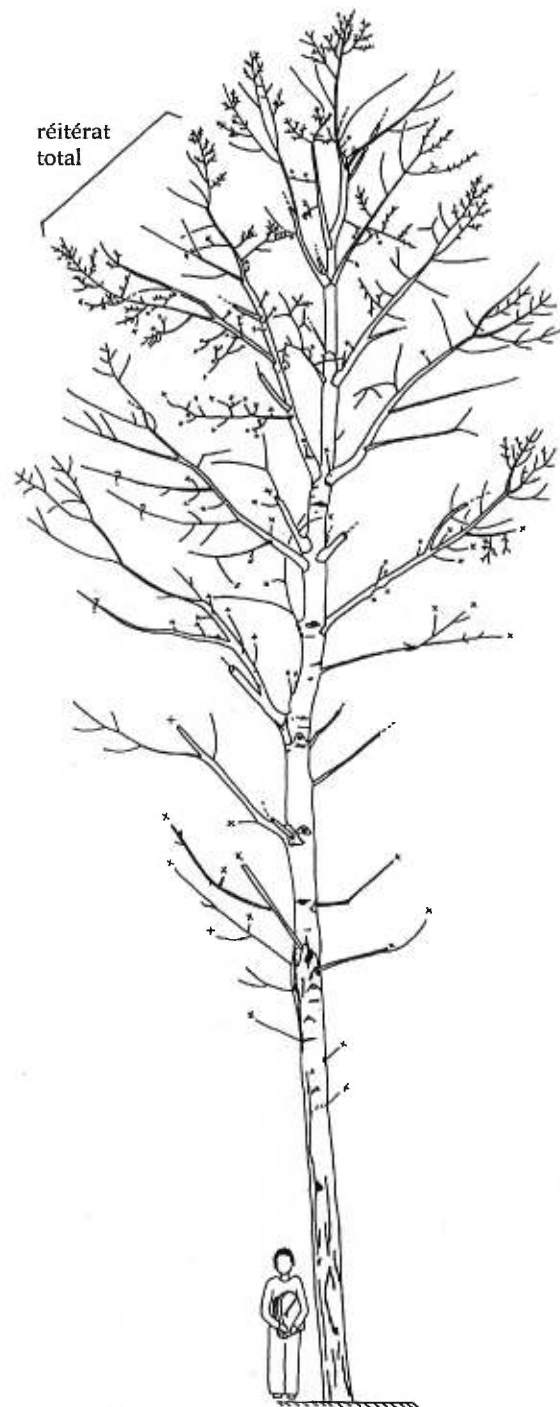


Figure A14.- *Populus tremuloides*, individu 4. Arbre adulte d'environ 20m de haut. Chemin Cooper, Saint-Anicet. 20 juillet 1993.

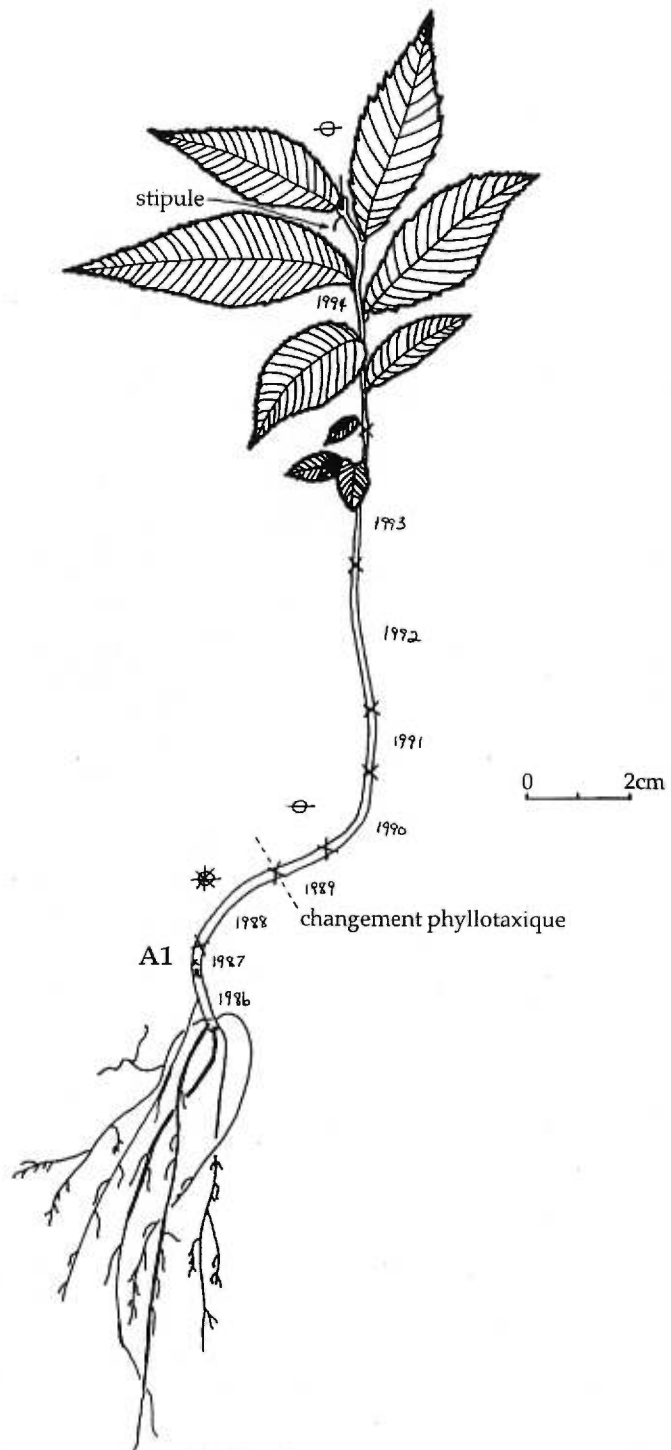


Figure A15.- *Ulmus americana*, individu 1. Jeune plant orthotrope âgé de 9 ans. Chemin des Prairies, Saint-Anicet. 25 mai 1994.

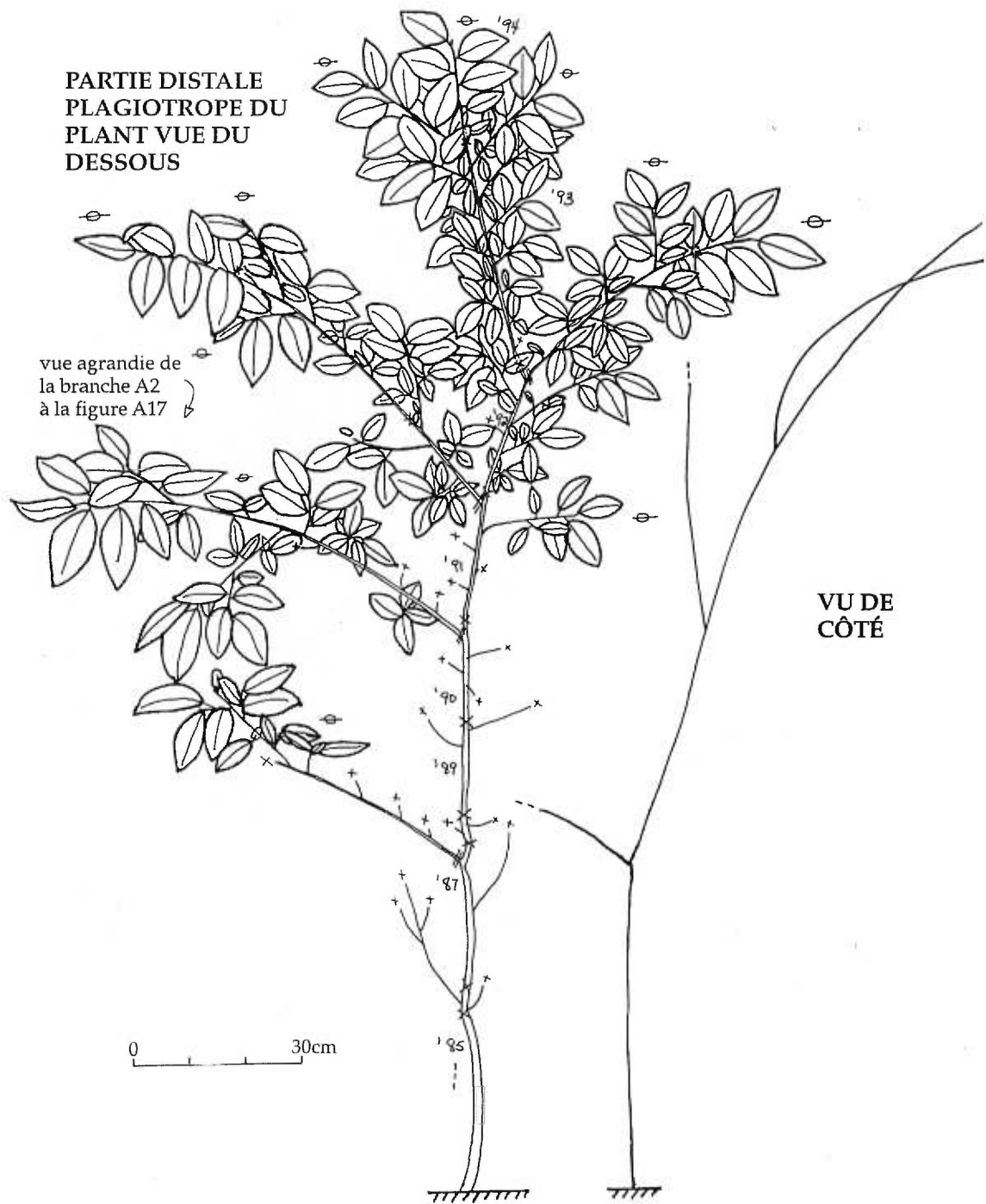


Figure A16.- *Ulmus americana*, individu 2. Jeune plant d'environ 2m de haut, âgé d'une quinzaine d'années. Sous les trembles, Chemin de la 3ième Concession, Godmanchester. 6 juin 1994.

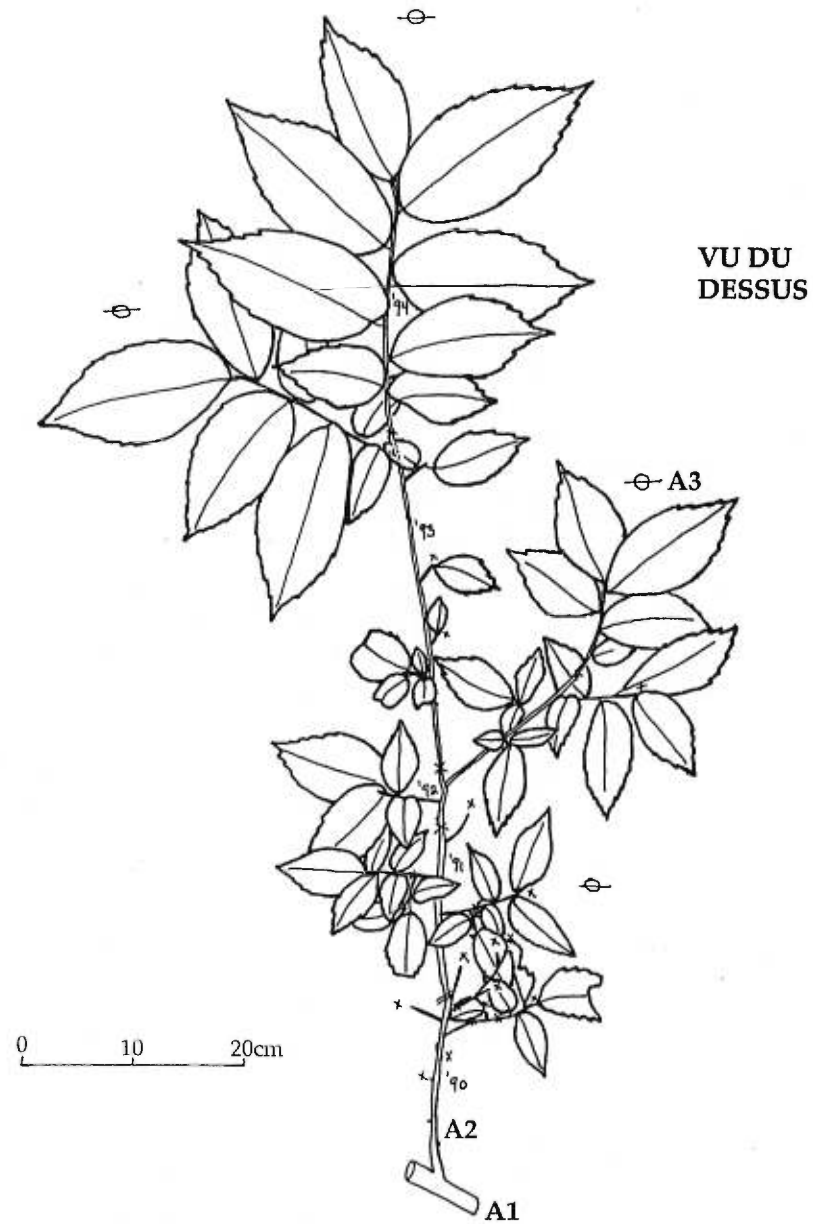


Figure A17.- *Ulmus americana*, individu 2. Détail d'un rameau latéral (A2) âgé de 5 ans, vu du dessus (voir position sur le jeune plant à la figure A16). 8 juin 1994.

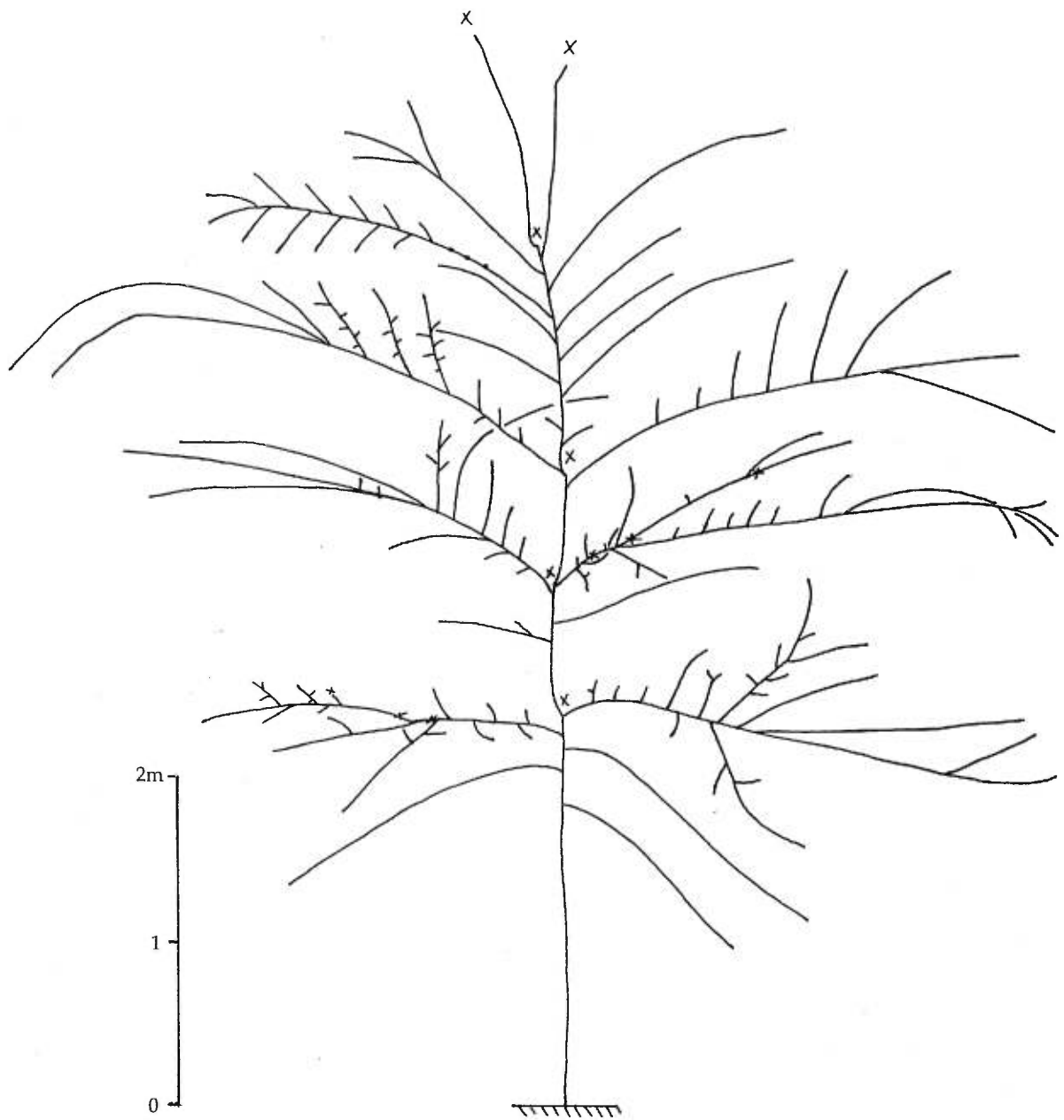
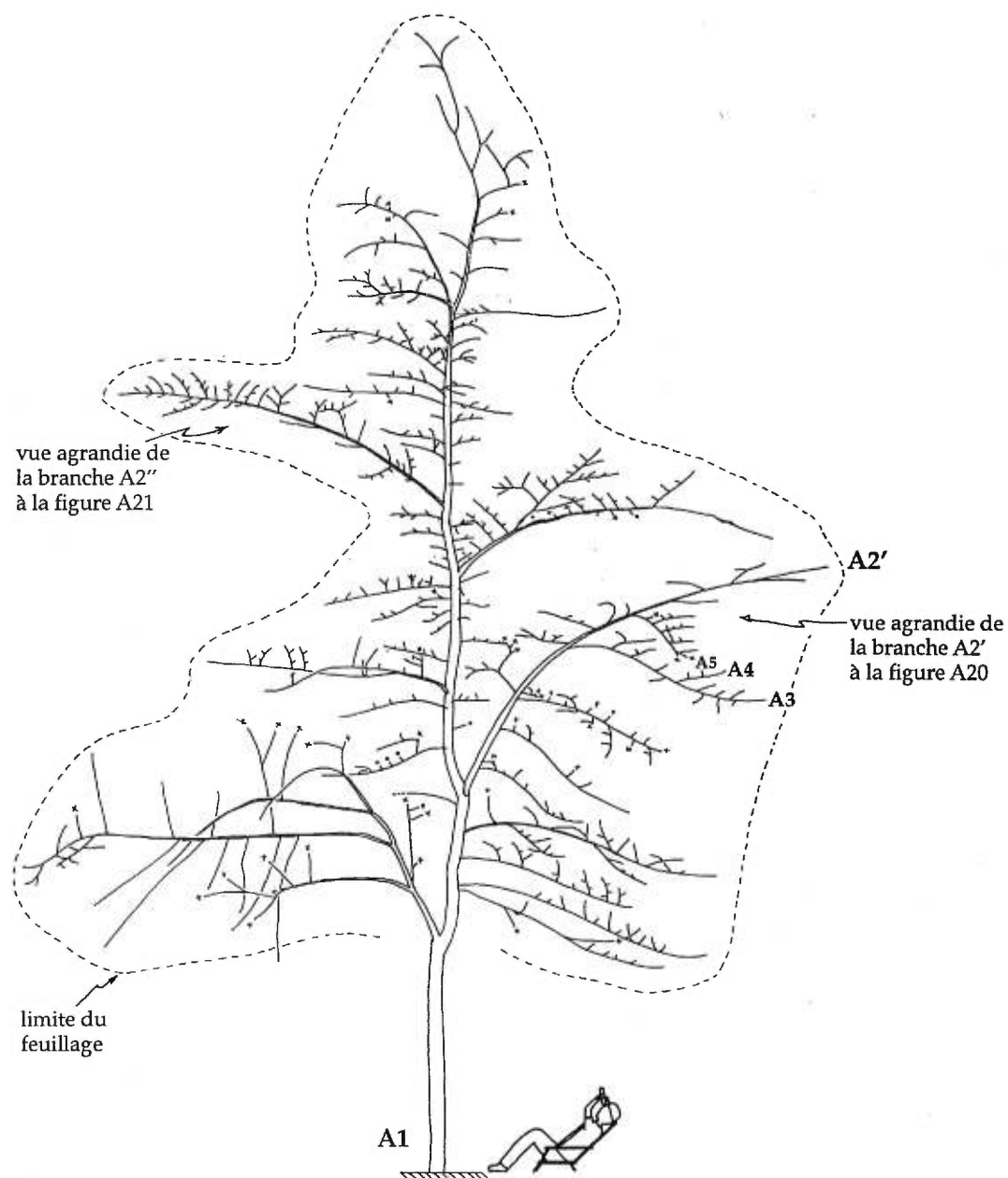


Figure A18.- *Ulmus americana*, individu 12. Croquis d'un jeune arbre de 5 à 6m de haut avec des branches (A2) à symétrie axiale. Bord de route, Chemin Cooper, Saint-Anicet. 8 juin 1994.



note: cas extrême de jeune orme dont les sympodes de l'axe A1 sont visibles par déviations prononcées du tronc

Figure A19.- *Ulmus americana*, individu 6. Jeune arbre d'environ 10m de haut. Boisé, Chemin des Prairies, Saint-Anicet, 15 juin 1994.

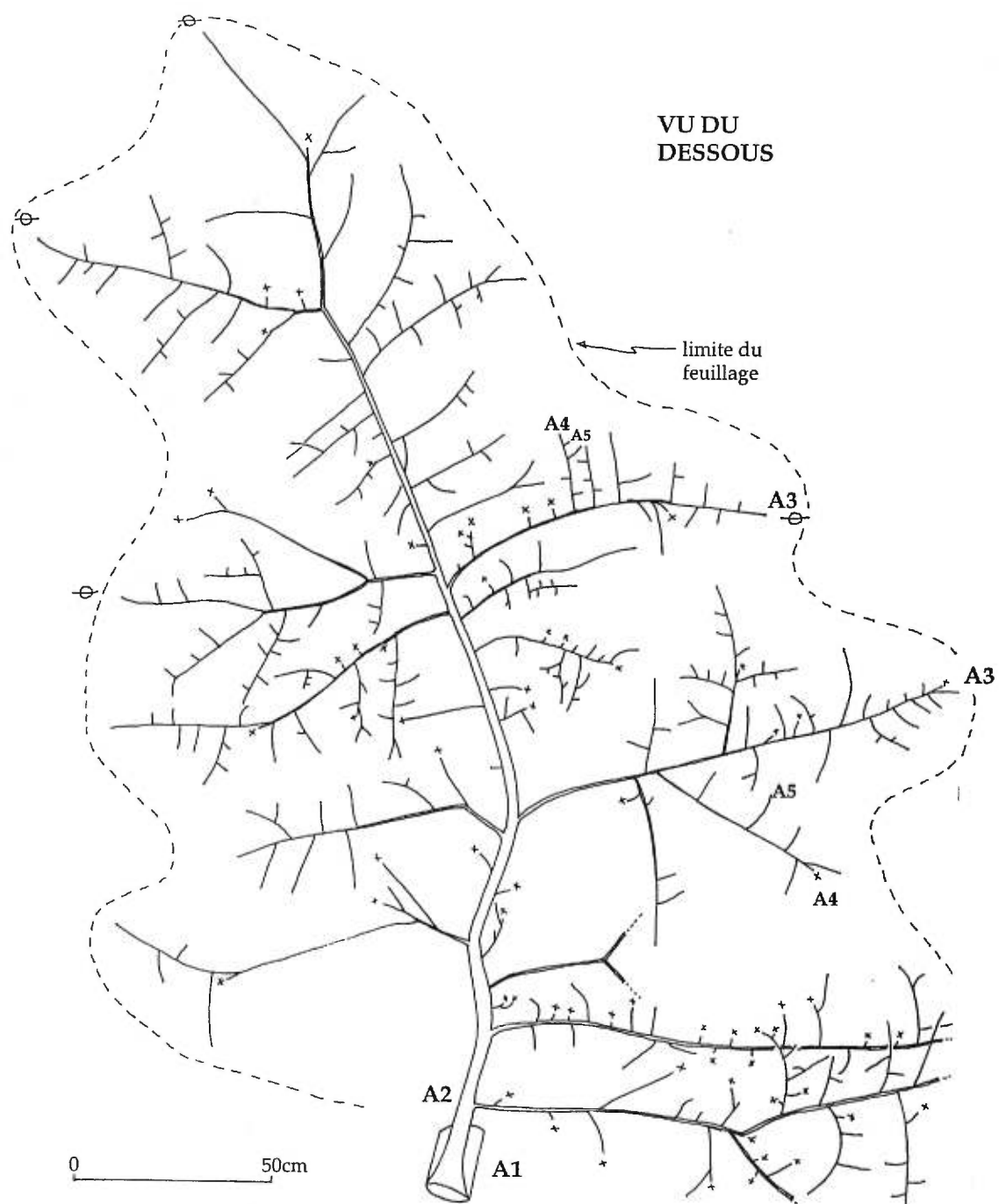


Figure A20.- *Ulmus americana*, individu 6. Détail d'une branche (A2') vue du dessous (voir position sur le jeune arbre à la figure A19). 15 juin 1994.

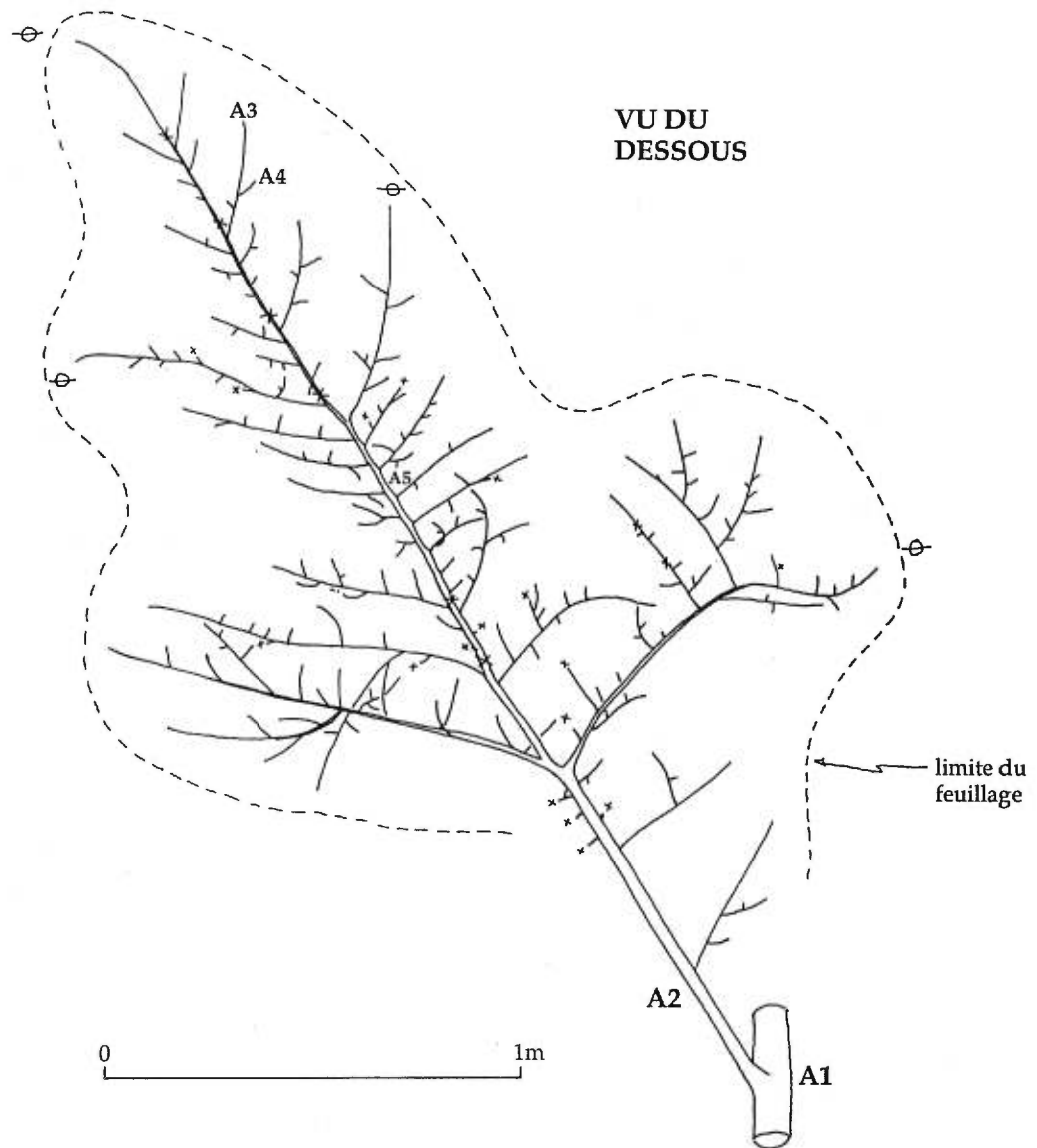


Figure A21.- *Ulmus americana*, individu 6. Détail d'une branche (A2'') vue du dessous (voir position sur le jeune arbre à la figure A19). 16 juin 1994.

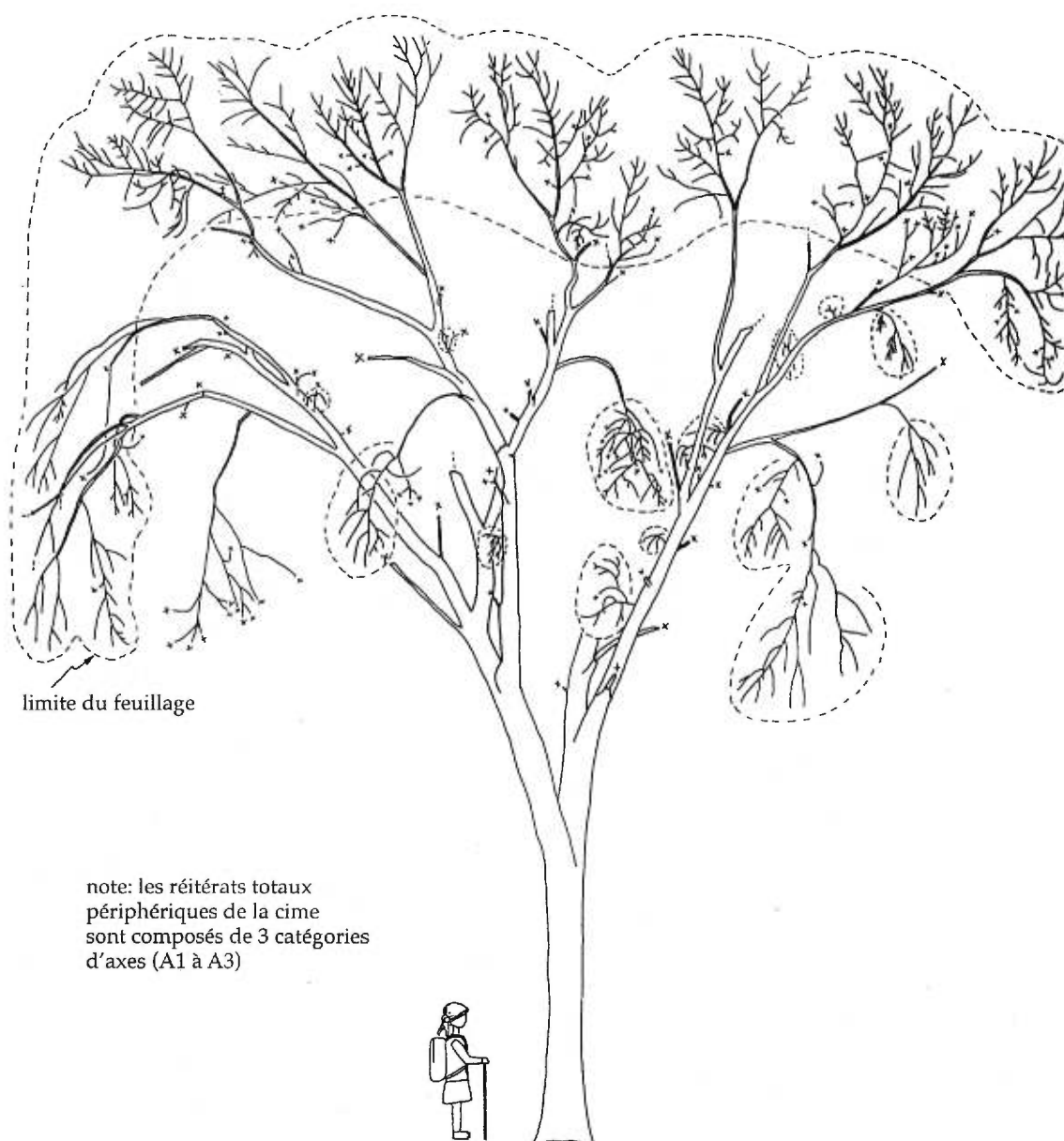


Figure A22.- *Ulmus americana*, individu 16. Arbre adulte d'environ 15m de haut.
Milieu ouvert, Pointe Fraser, Dundee. 11 août 1994.

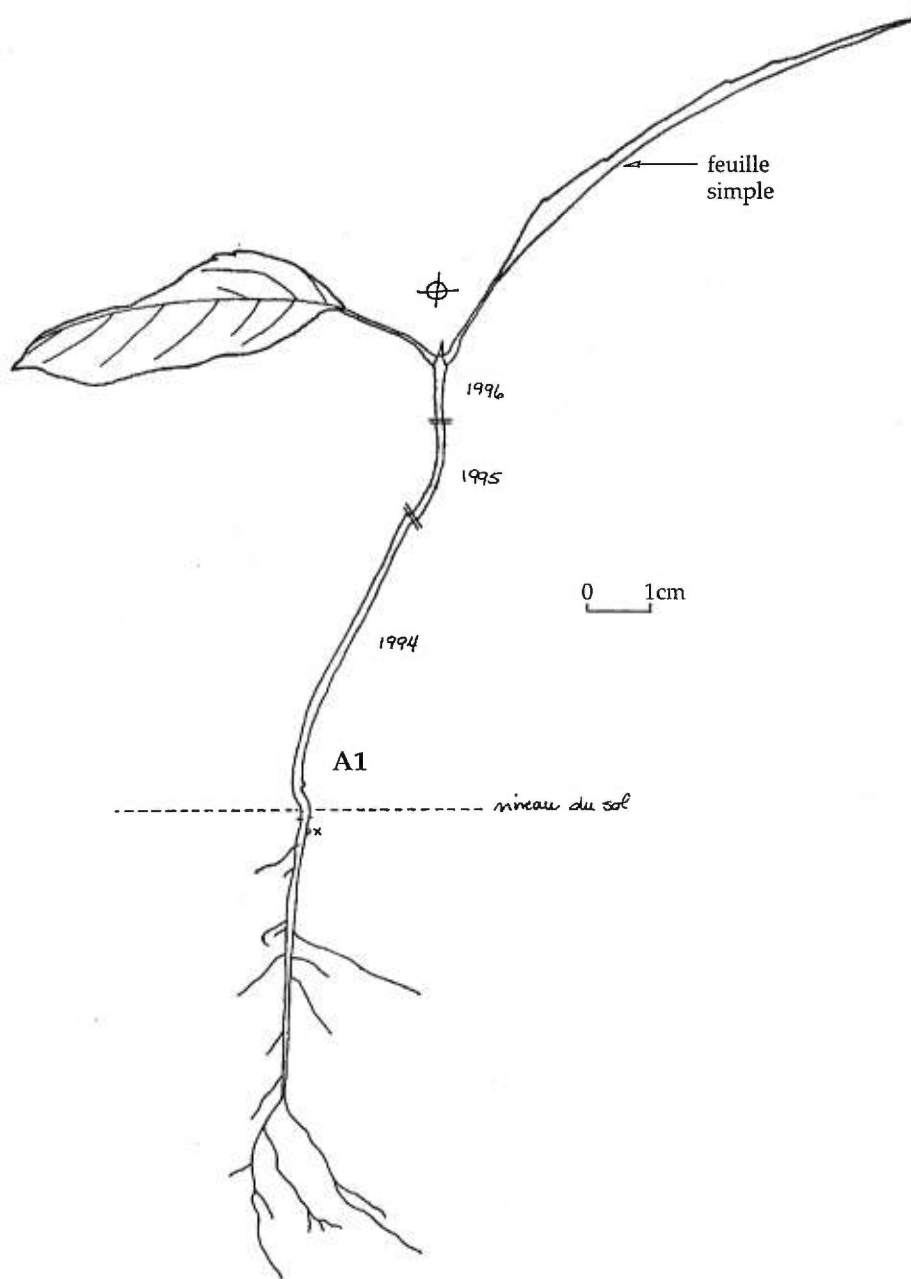


Figure A23.- *Fraxinus americana*, individu 14. Semis âgé de trois ans. Arboretum Morgan. 11 juin 1996.

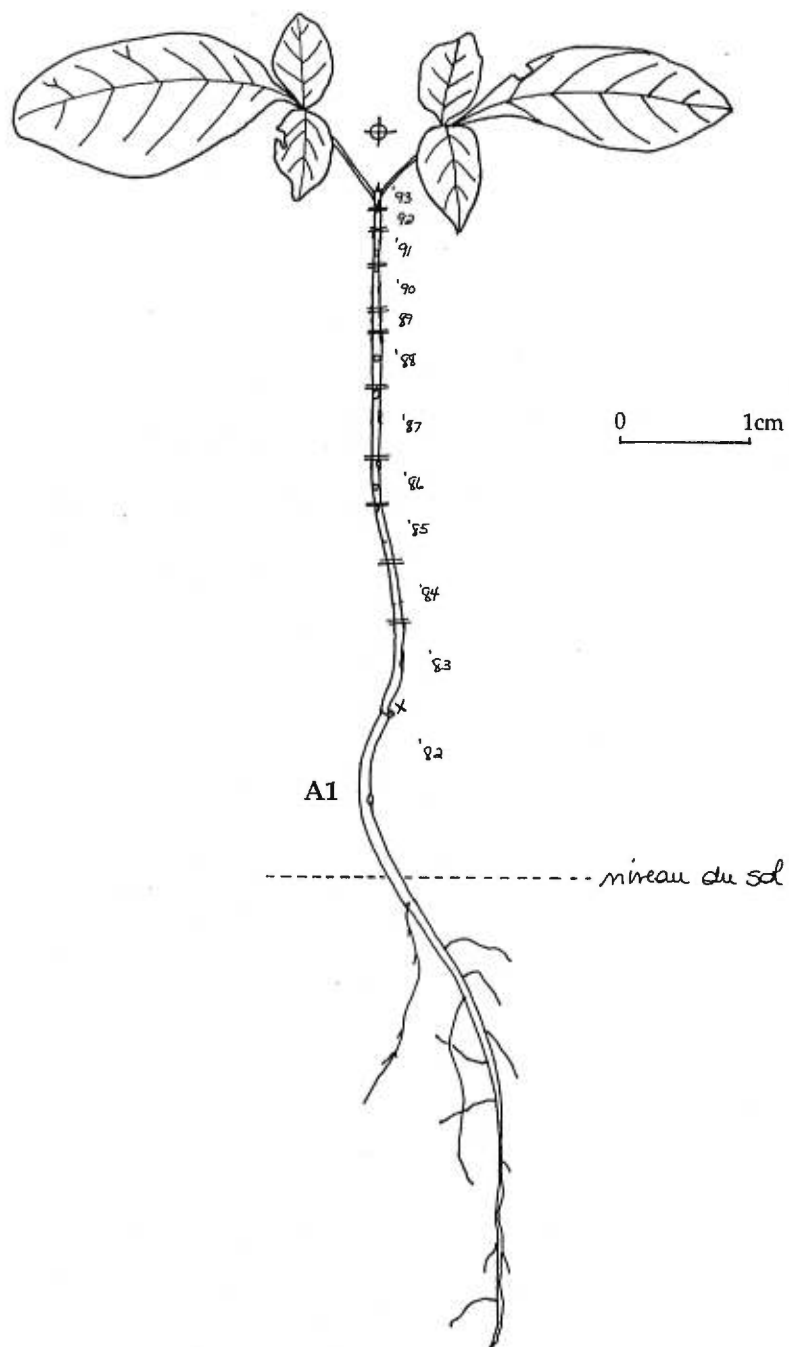


Figure A24.- *Fraxinus americana*, individu 1. Semis âgé d'environ 12 ans. Bois-de-Saraguay. 14 septembre 1993.

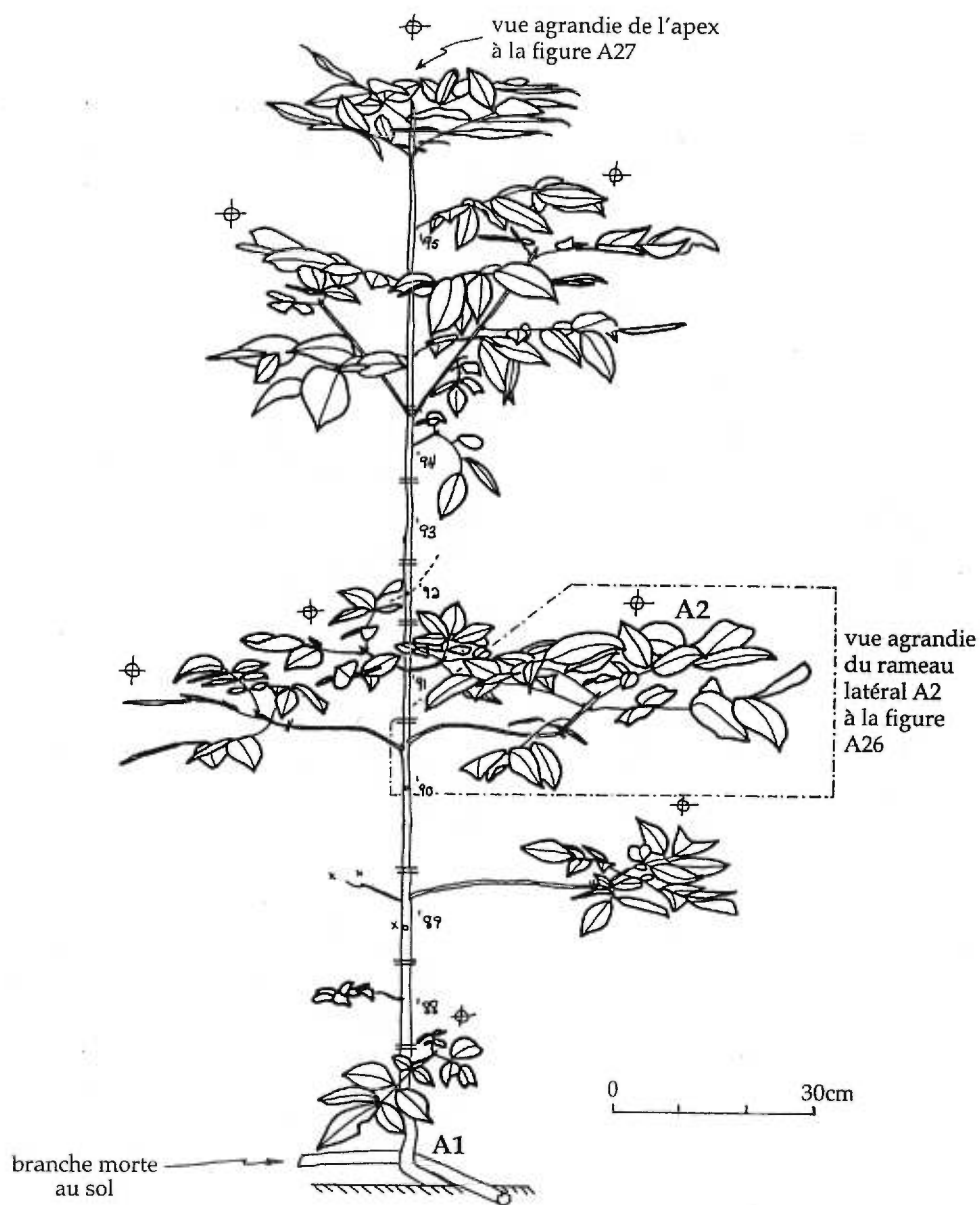


Figure A25.- *Fraxinus americana*, individu 3. Jeune plant d'environ 2m de haut, âgé d'au moins 10 ans. Chemin Curran, Godmanchester. 27 juin 1995.

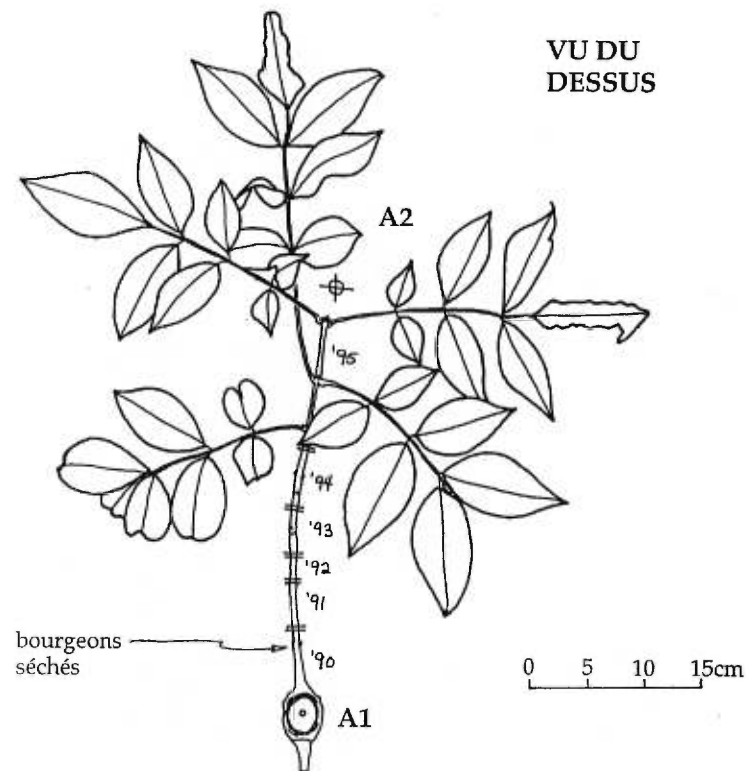


Figure A26.- *Fraxinus americana*, individu 3. Détail d'un rameau latéral (A2) vu du dessus (voir position sur le jeune plant à la figure A25). 28 juin 1995.

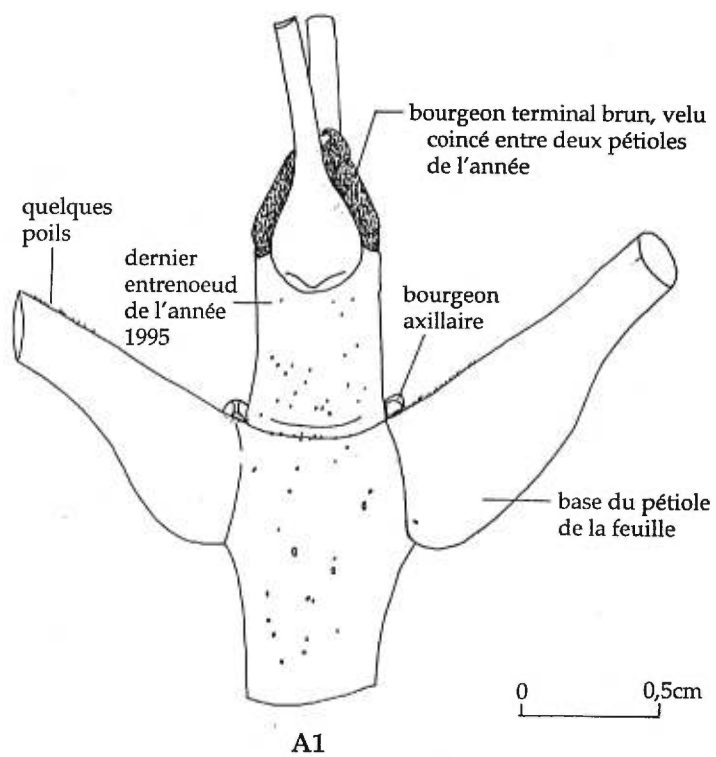


Figure A27.- *Fraxinus americana*, individu 3. Détail de l'apex (voir position sur le jeune plant à la figure A25). 28 juin 1995.

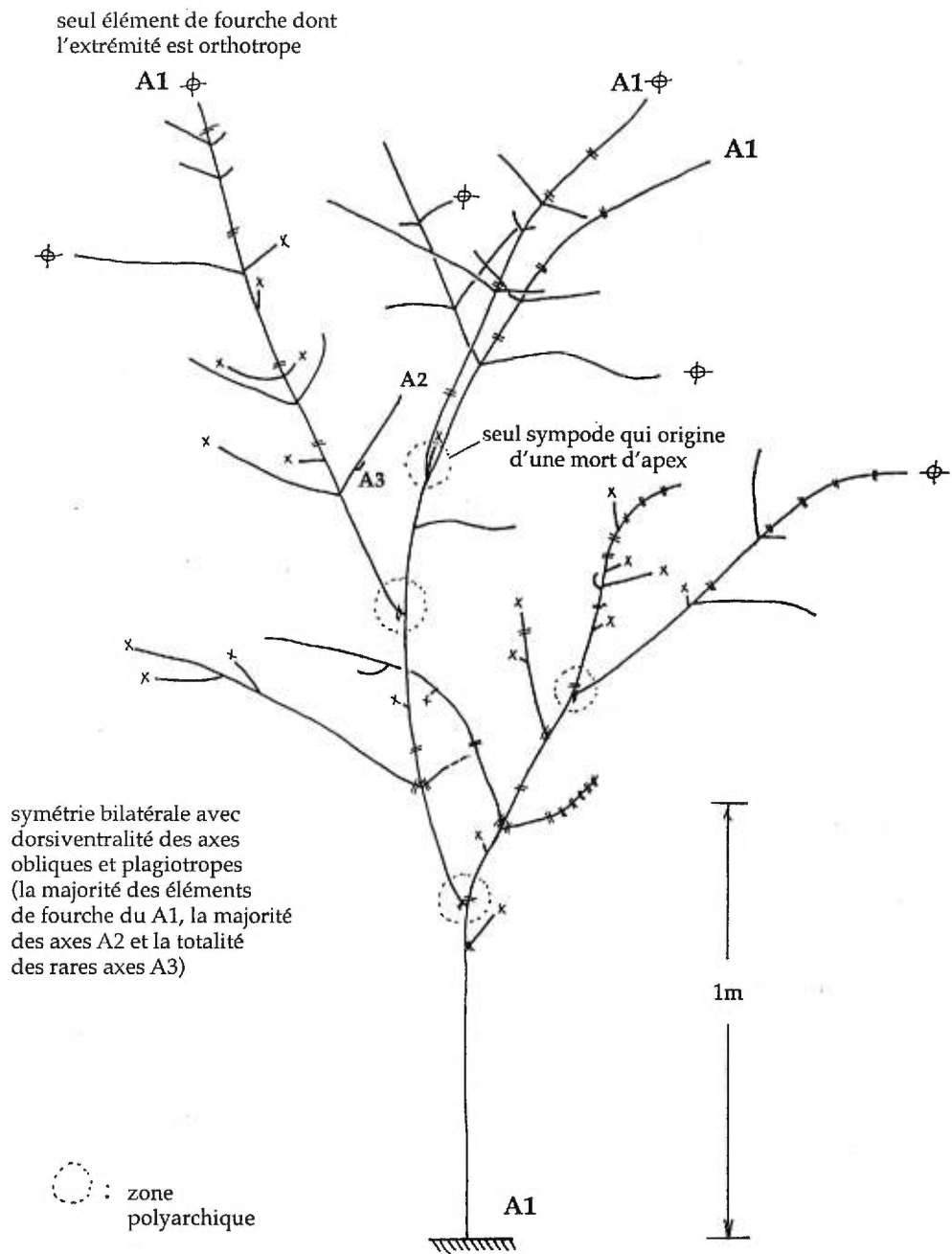


Figure A28.- *Fraxinus americana*, individu 15. Croquis d'un jeune plant à structure sympodiale divariquée. Boisé Papineau. 30 août 1993.

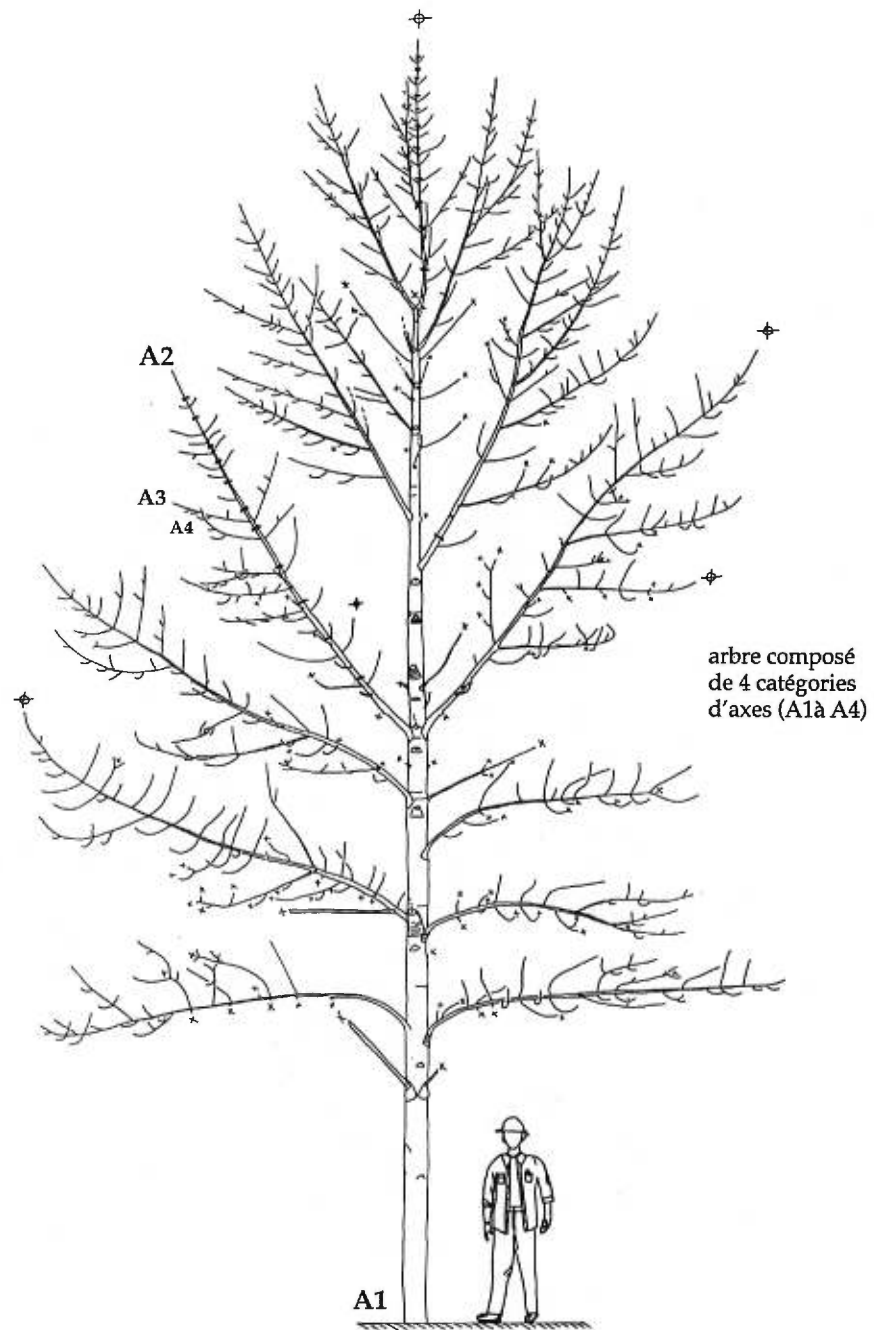


Figure A29.- *Fraxinus americana*, individu 10. Jeune arbre d'environ 10m de haut. Bord de route, Chemin Curran, Saint-Anicet. 18 juillet 1995.

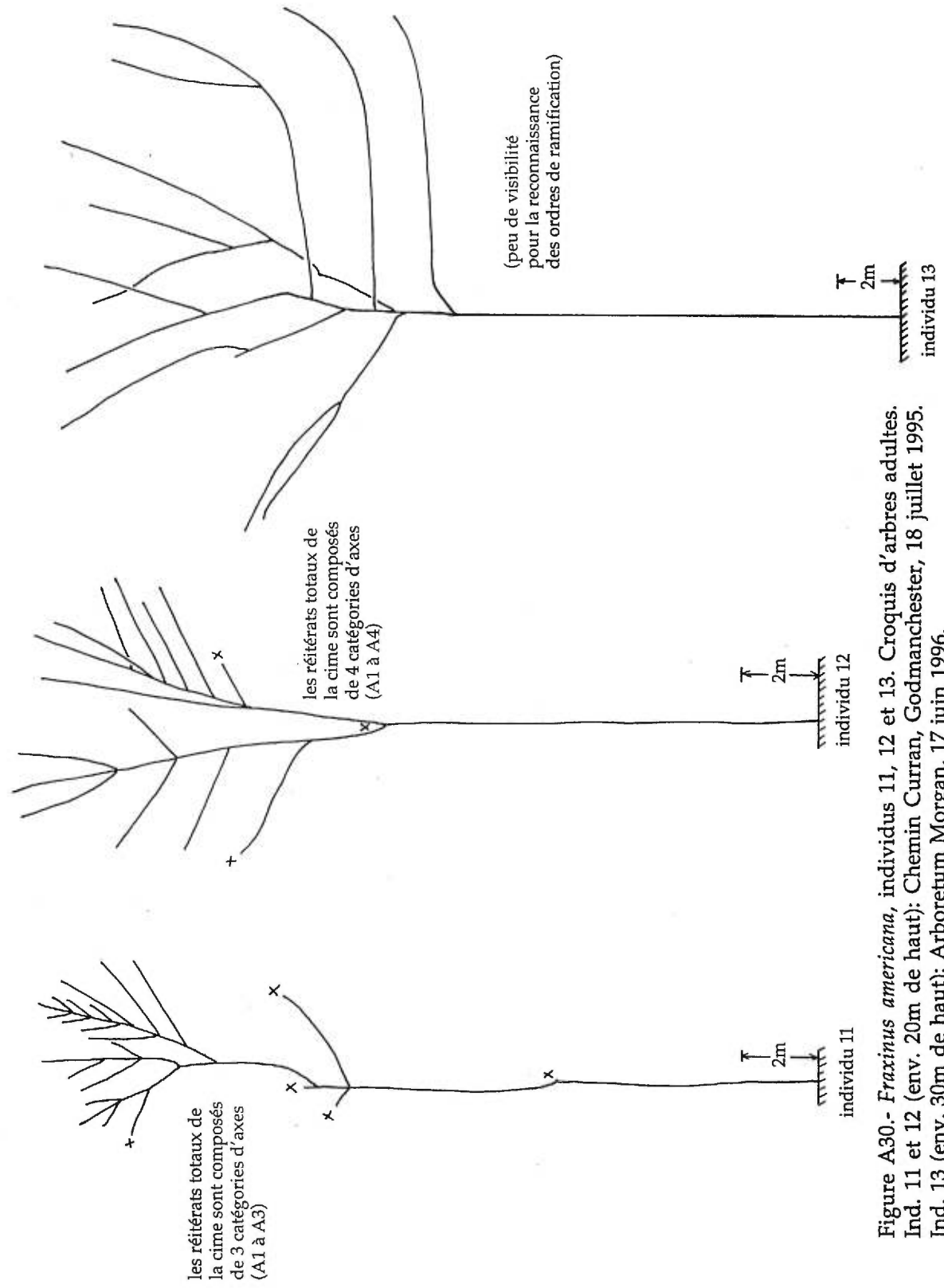


Figure A30.- *Fraxinus americana*, individus 11, 12 et 13. Croquis d'arbres adultes. Ind. 11 et 12 (env. 20m de haut): Chemin Curran, Godmanchester, 18 juillet 1995. Ind. 13 (env. 30m de haut): Arboretum Morgan, 17 juin 1996.

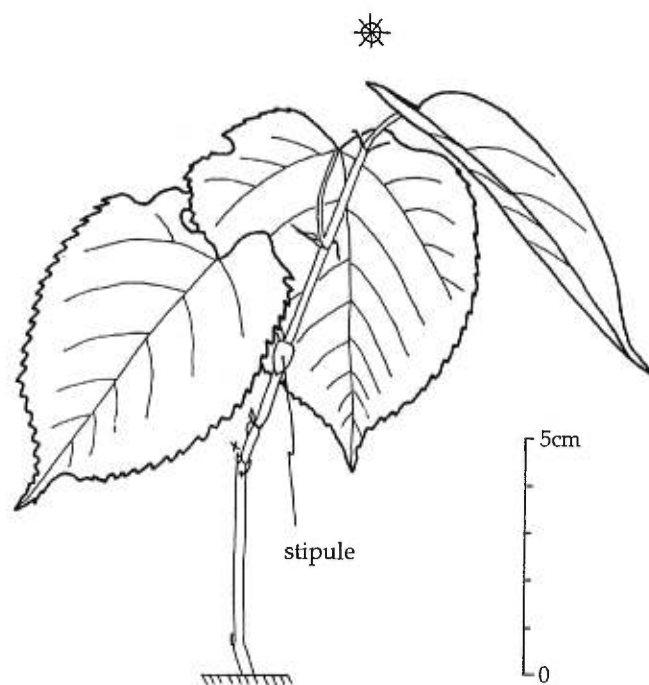


Figure A31.- *Tilia americana*, individu 14. Semis orthotrope. Bord de route, Chemin Curran, Saint-Anicet. 23 mai 1994.

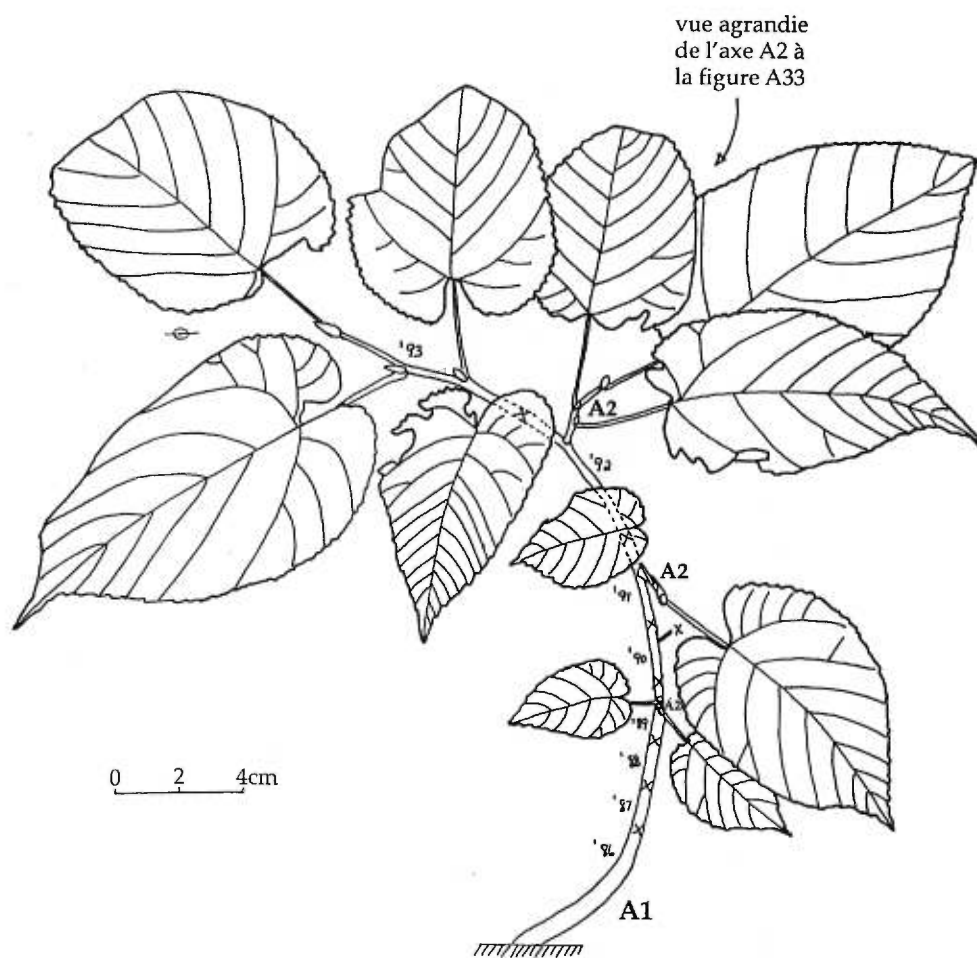


Figure A32.- *Tilia americana*, individu 1. Jeune plant d'au moins huit ans.
Bordure de sentier, Chemin Curran, Saint-Anicet. 4 août 1993.

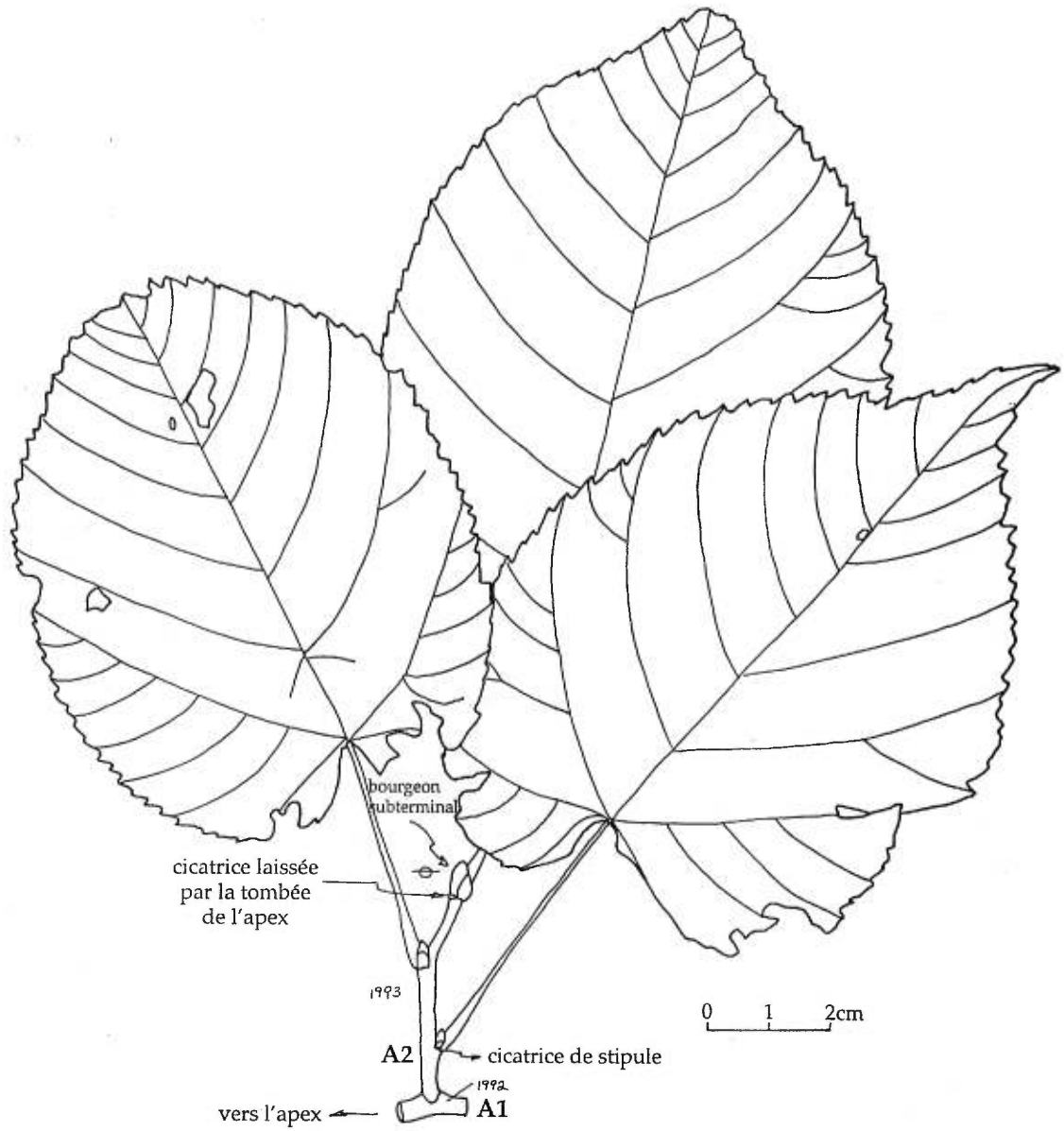


Figure A33.- *Tilia americana*, individu 1. Détail d'un rameau latéral (A2) d'un an (voir position sur le jeune plant à la figure A32). 4 août 1993.

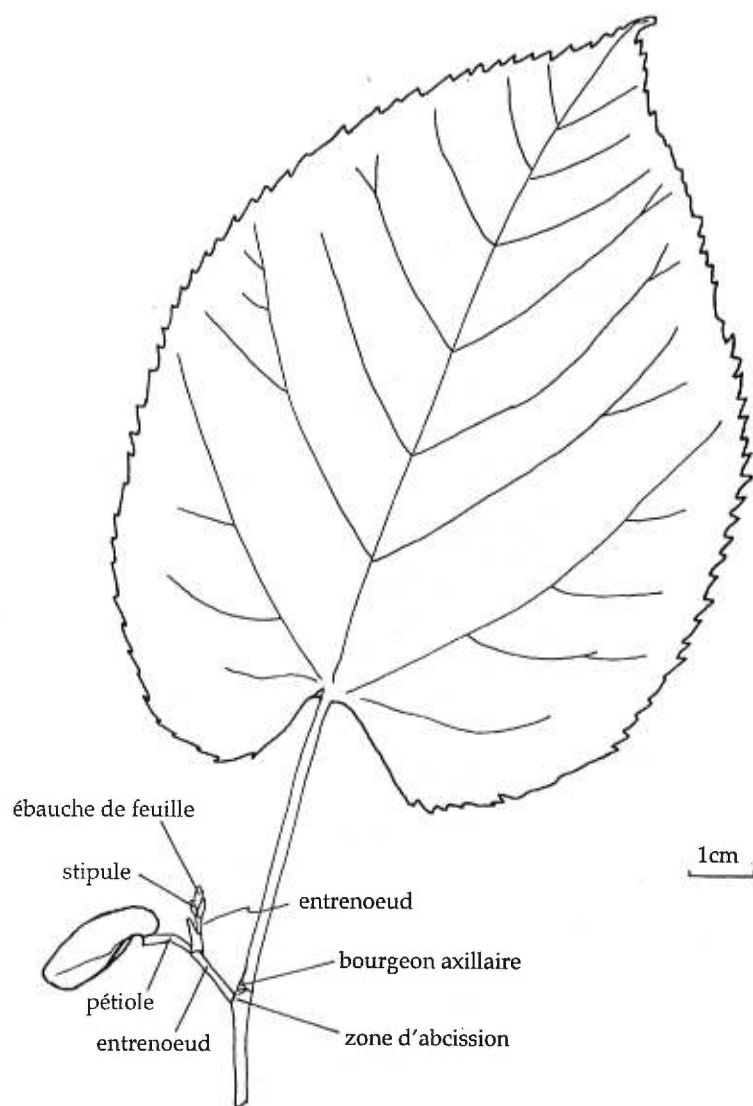
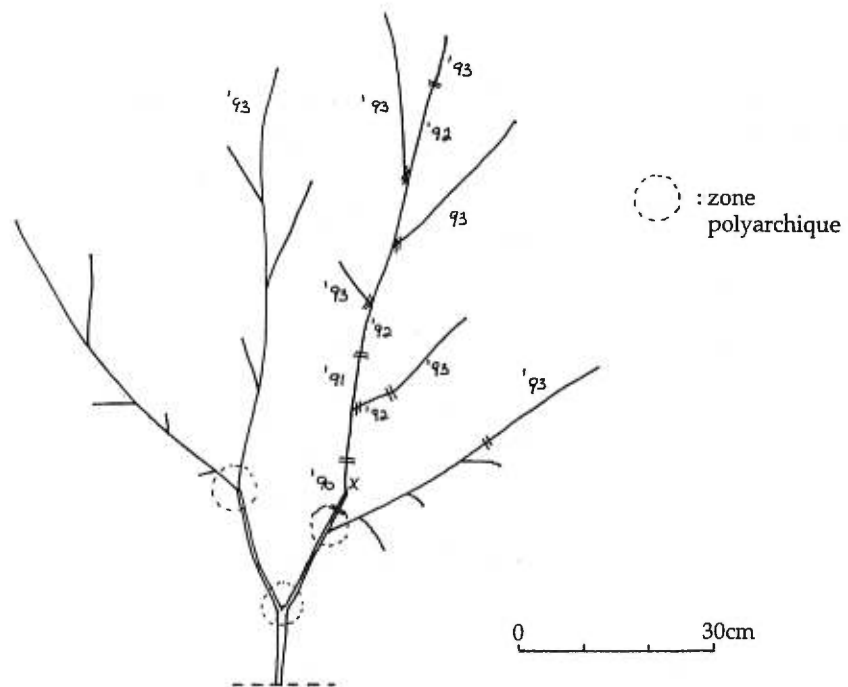


Figure A34.- *Tilia americana*, individu 16. Détail d'un apex. Cap Saint-Jacques. 26 mai 1993.



note: trouvé sous quelques arbres en bordure de sentier

Figure A35.- *Tilia americana*, individu 17. Croquis d'un jeune plant à structure sympodiale divariquée. Cap Saint-Jacques. 26 mai 1993.

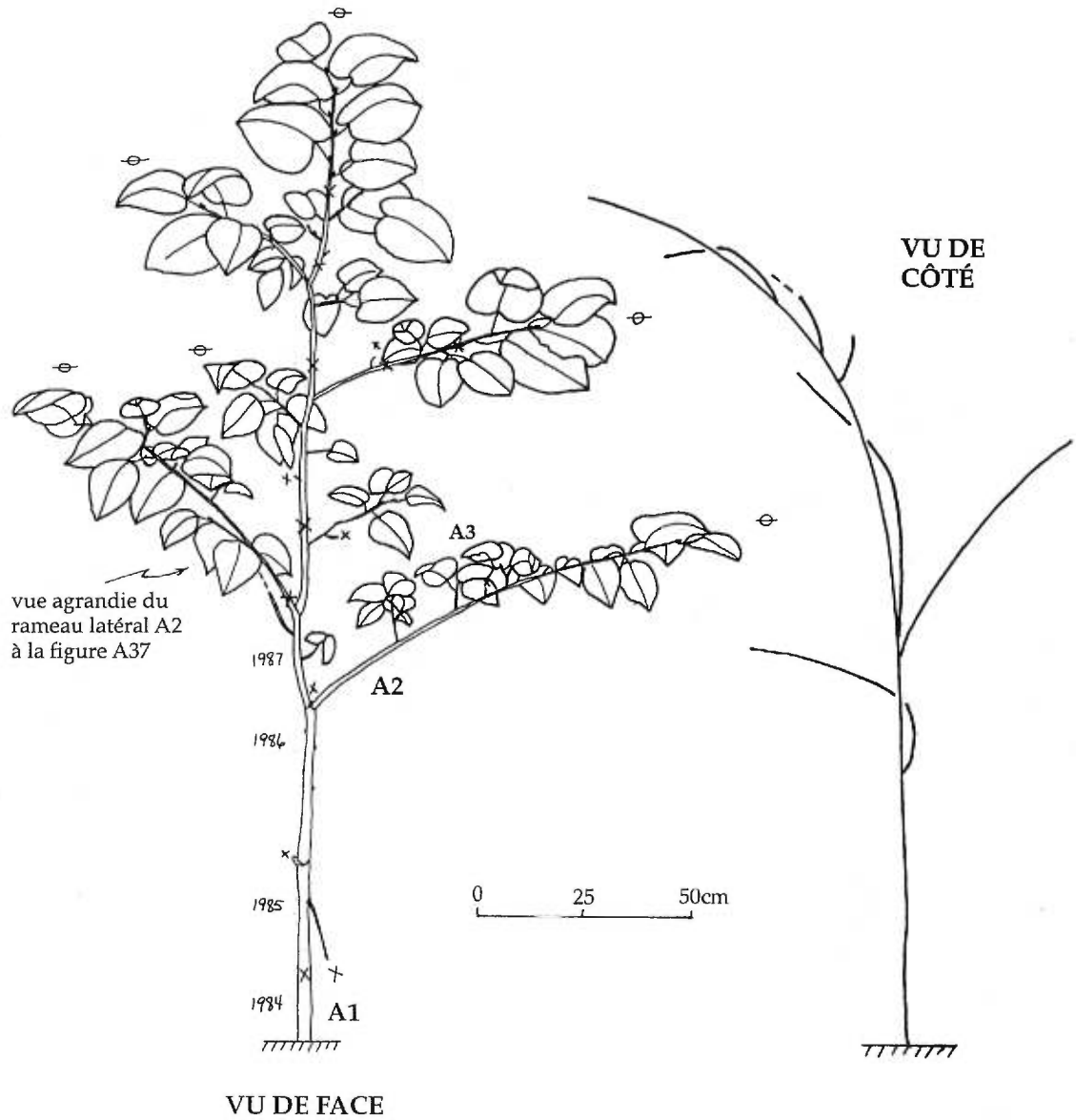


Figure A36.- *Tilia americana*, individu 2. Jeune plant d'environ 2m de haut. Bordure de sentier, chemin Curran, Saint-Anicet. 4 août 1993.

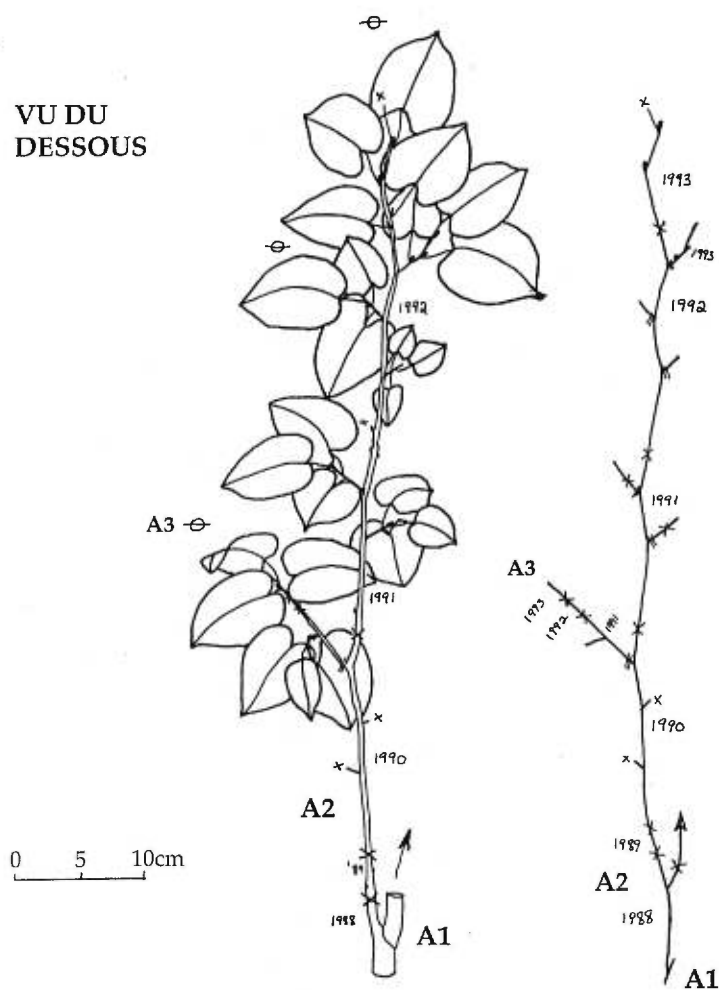


Figure A37.- *Tilia americana*, individu 2. Détail d'un rameau latéral (A2) vu du dessous (voir position sur le jeune plant à la figure A36). 5 août 1993.

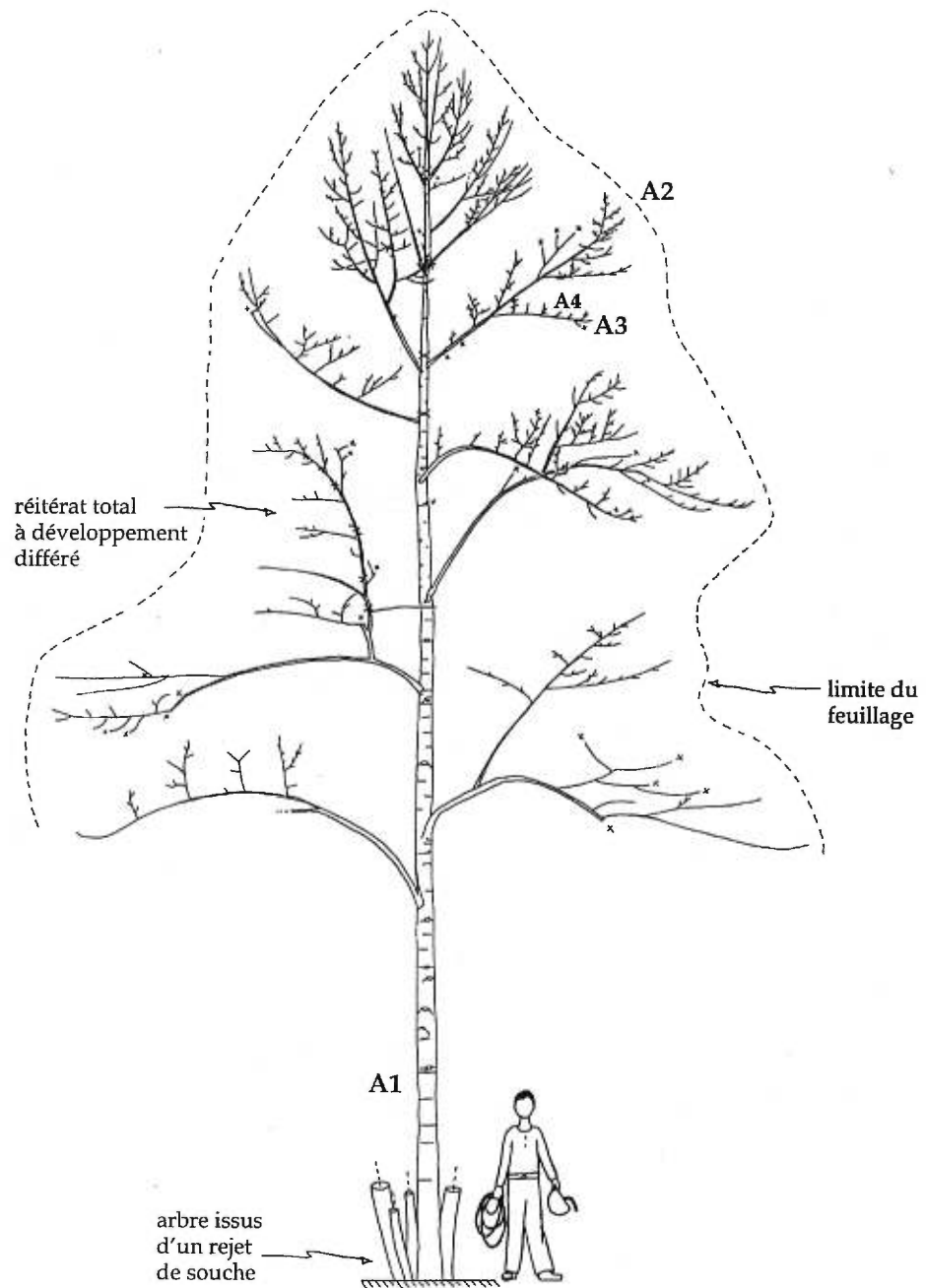


Figure A38.- *Tilia americana*, individu 15. Jeune arbre de 12m de haut. Bord de route, Chemin Curran, Godmanchester. 24 mai 1994.

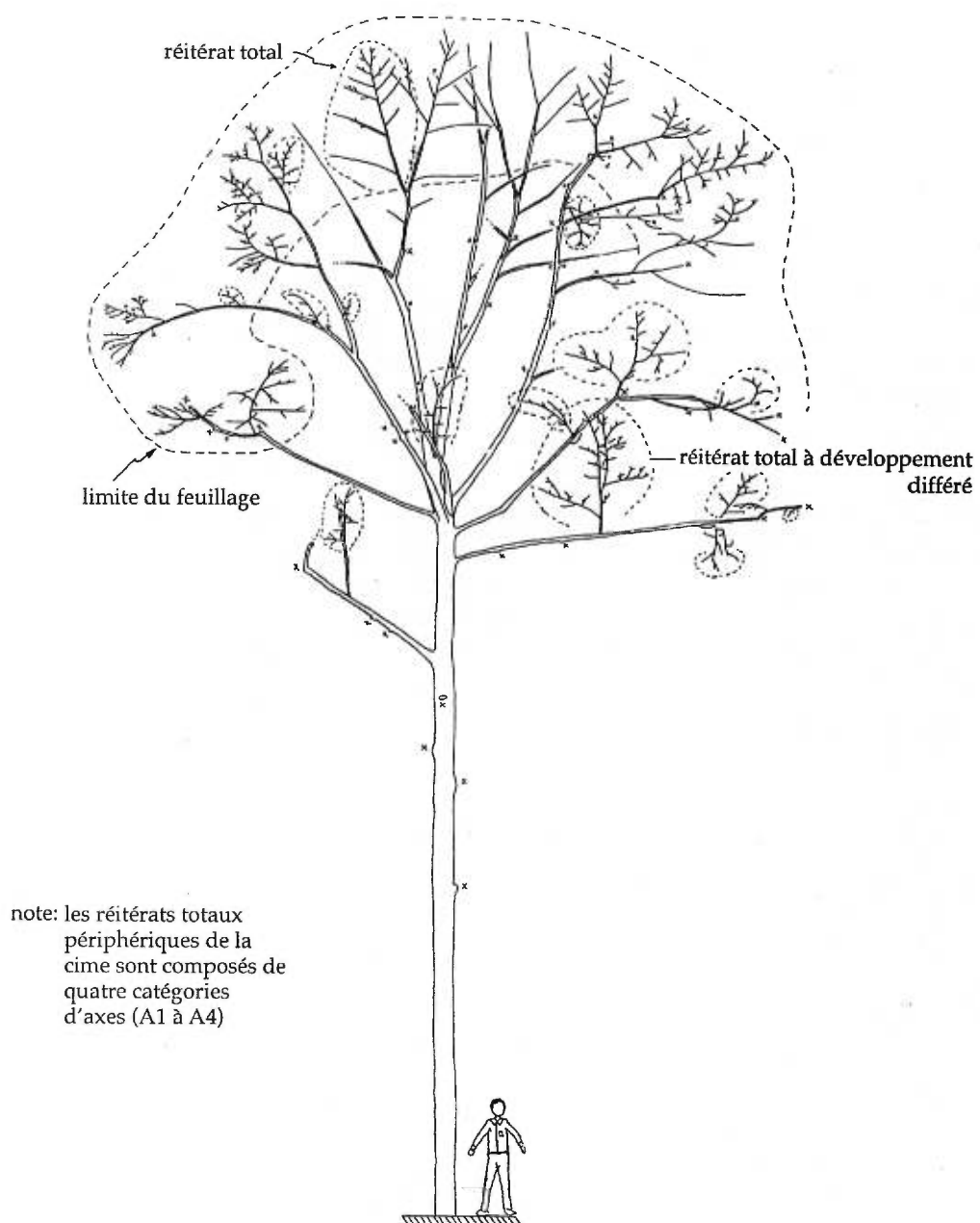


Figure A39.- *Tilia americana*, individu 13. Arbre adulte d'environ 20m de haut. Chemin Curran, Godmanchester, 8 août 1994.

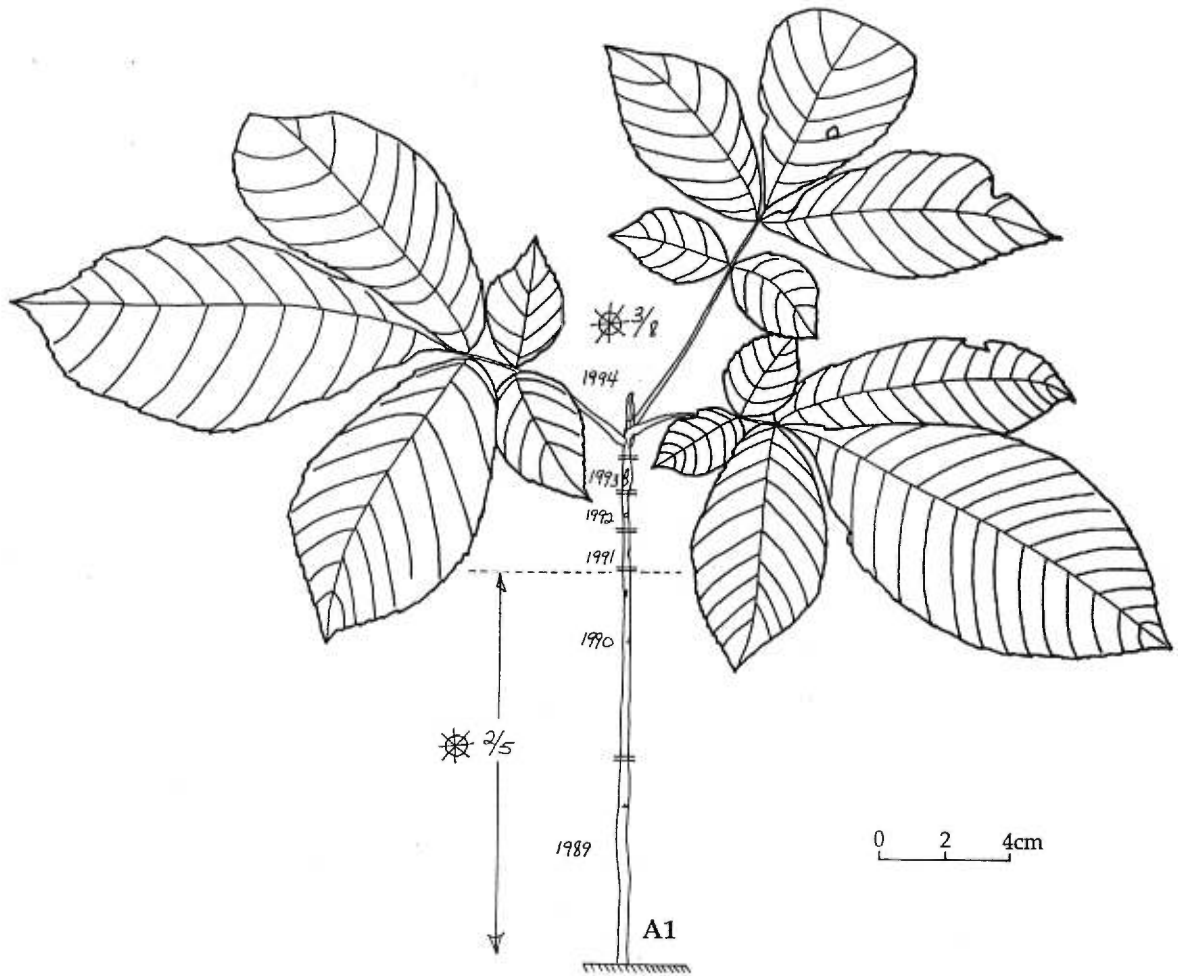


Figure A40.- *Carya cordiformis*, individu 5. Semis âgé de 6 ans. Chemin Curran, Saint-Anicet. 16 août 1994.

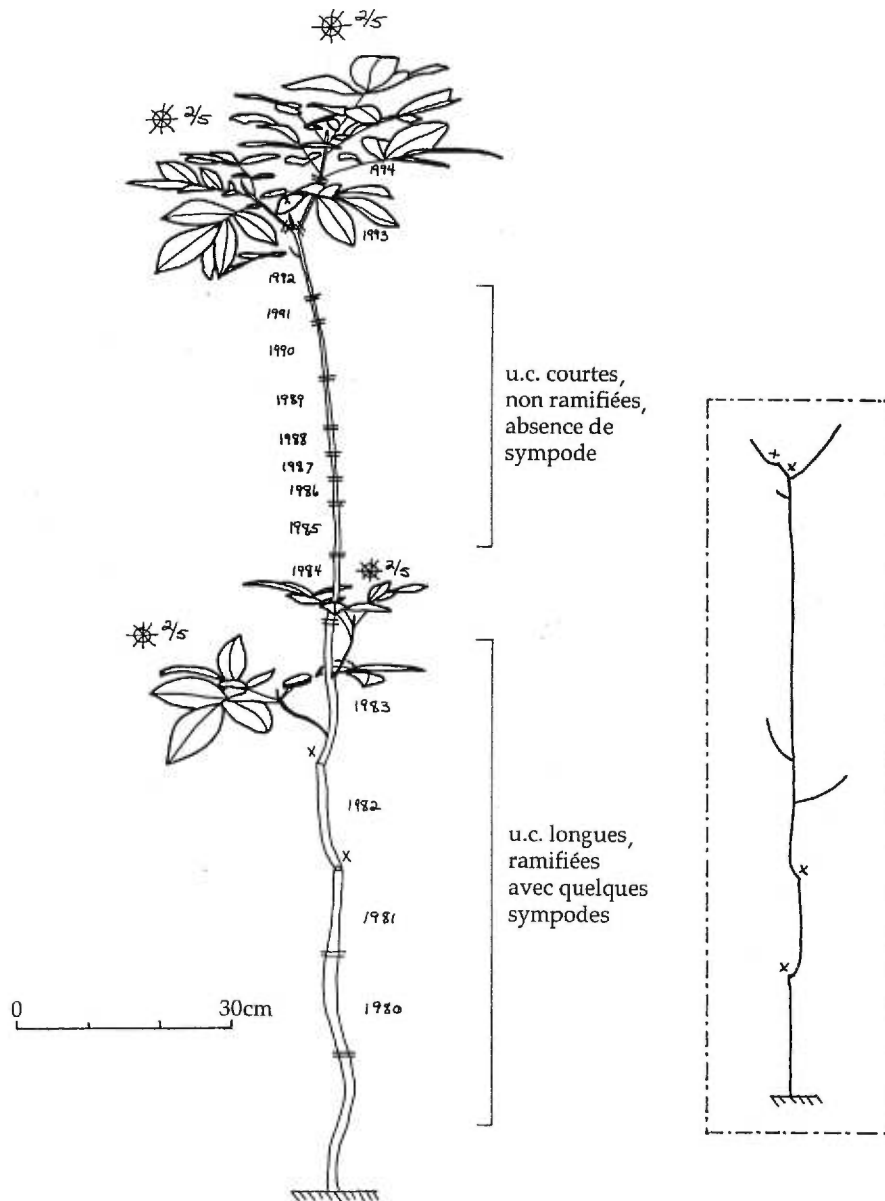


Figure A41.- *Carya cordiformis*, individu 6. Jeune plant d'au moins 16 ans. Chemin Curran, Saint-Anicet. 16 août 1994.

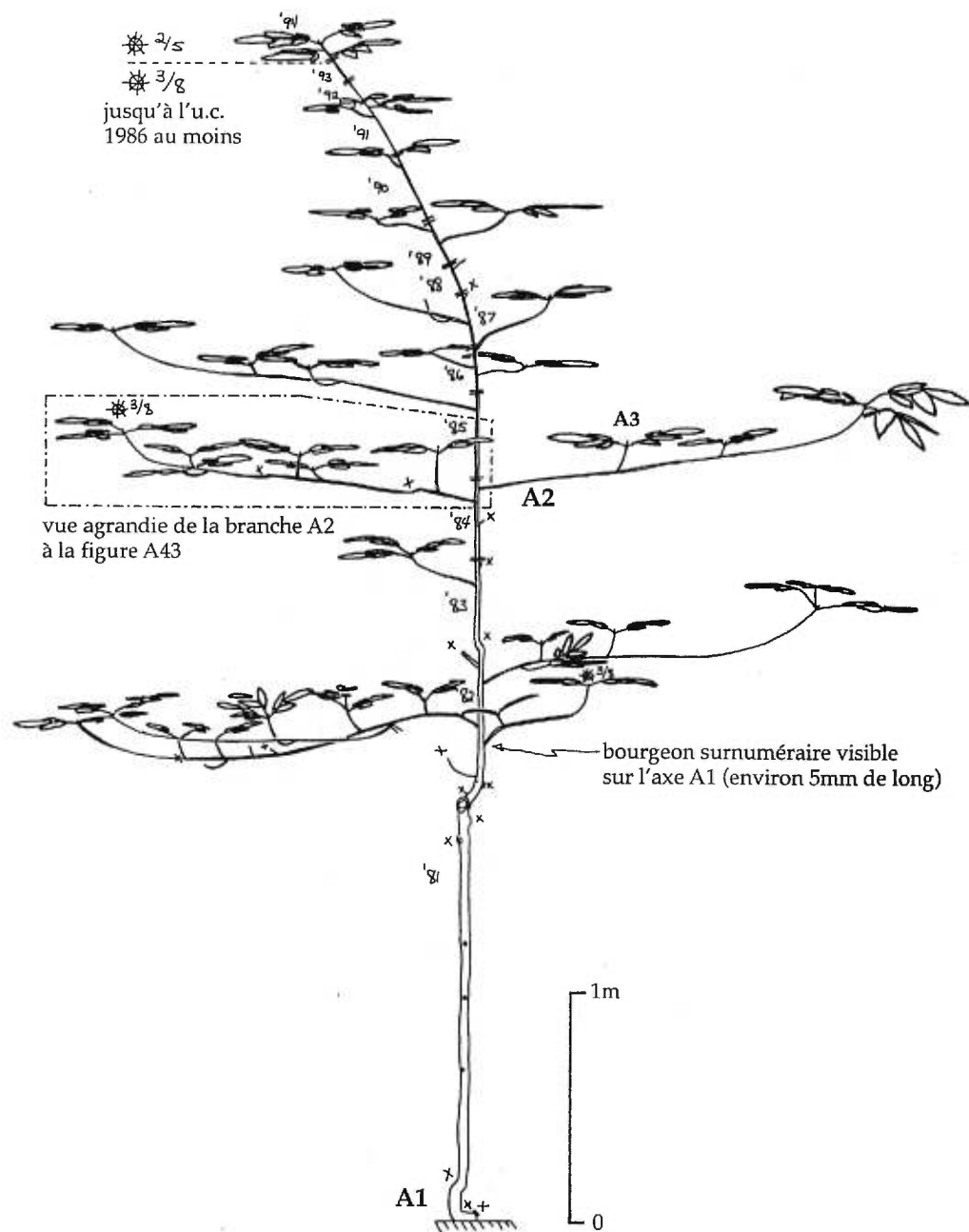


Figure A42.- *Carya cordiformis*, individu 7. Très jeune arbre d'environ 5m de haut, développé en différé à partir d'un rejet. Chemin Curran, Saint-Anicet. 17 août 1994.

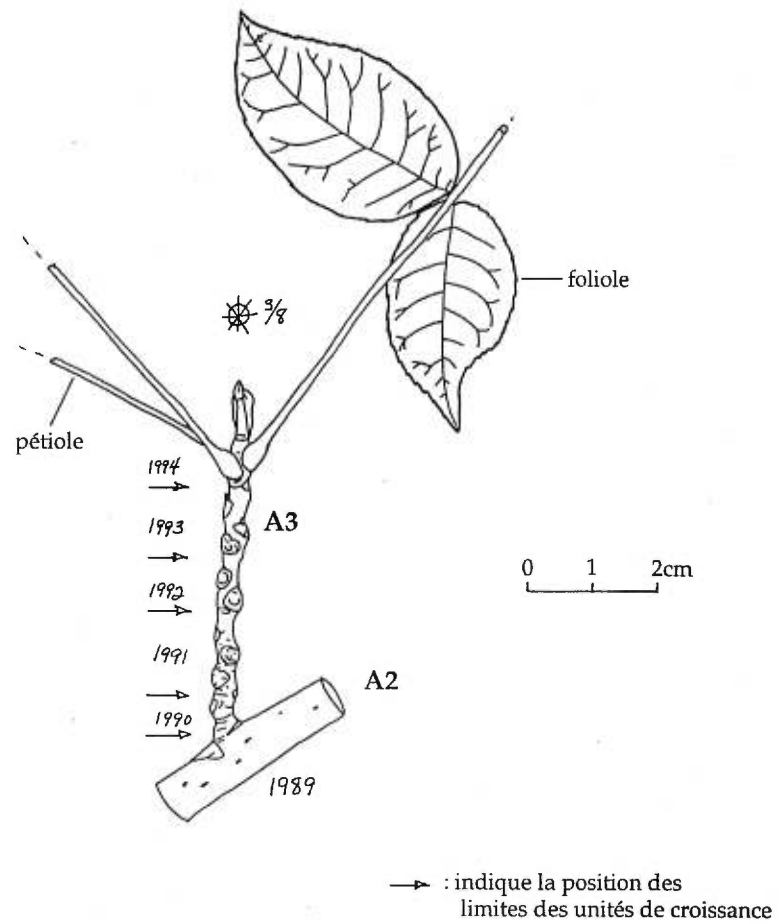


Figure A44.- *Carya cordiformis*, individu 7. Détail d'un rameau court (A3) âgé de 5 ans (voir position sur la branche A2 à la figure A43). 17 août 1994.

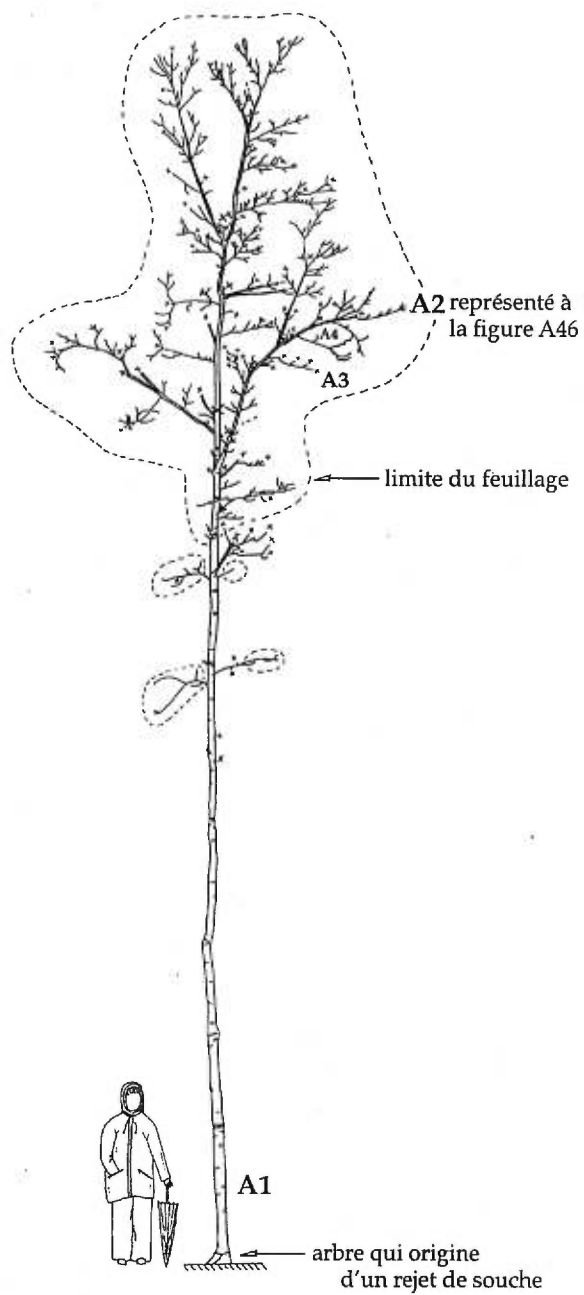


Figure A45.- *Carya cordiformis*, individu 18. Jeune arbre d'environ 12m de haut. Chemin Curran, Saint-Anicet. 13 juin 1995.

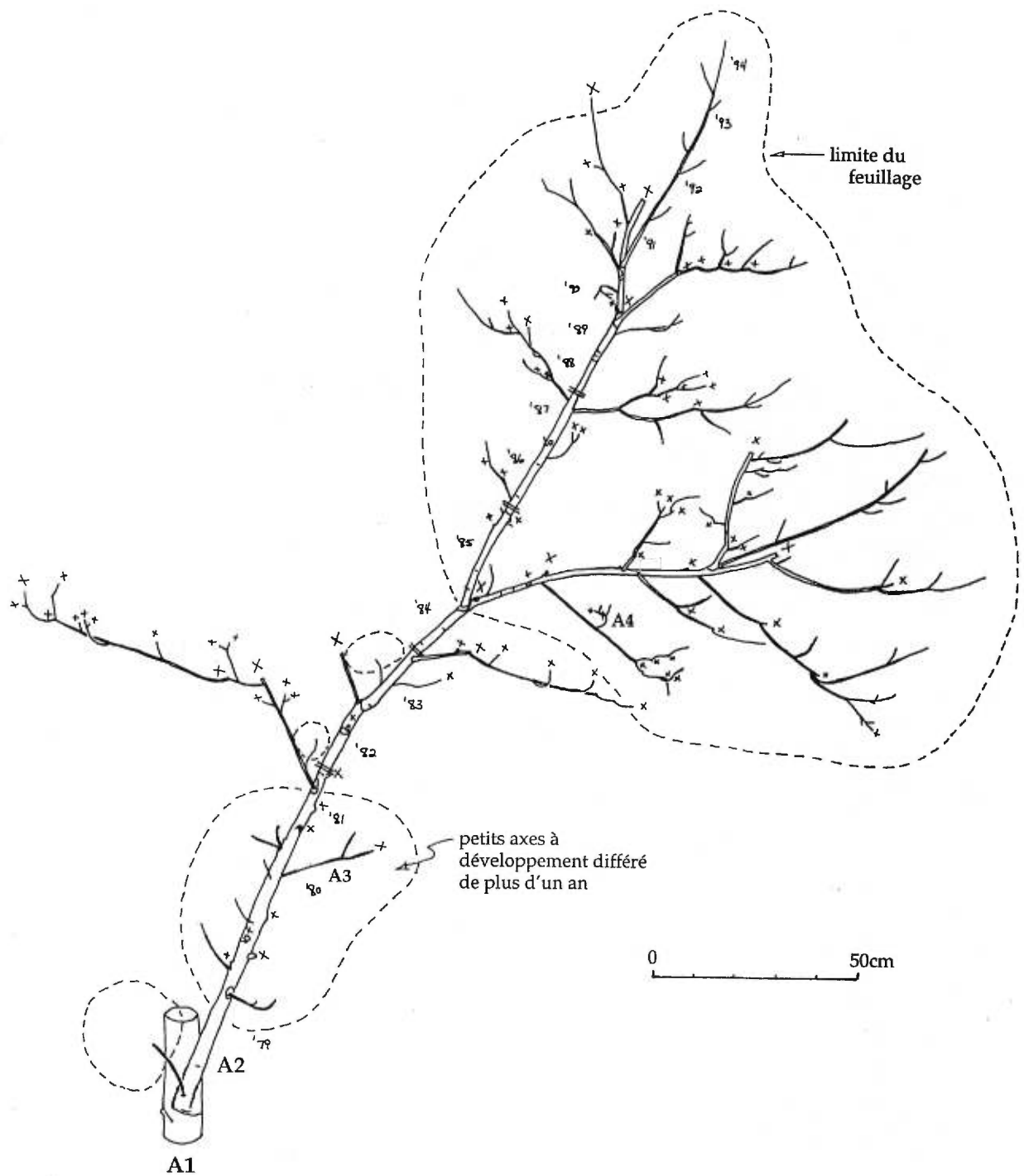


Figure A46.- *Carya cordiformis*, individu 18. Détail d'une branche (A2) d'environ 16 ans, vue du dessous (voir position sur le jeune arbre à la figure A45). 7 juillet 1995.

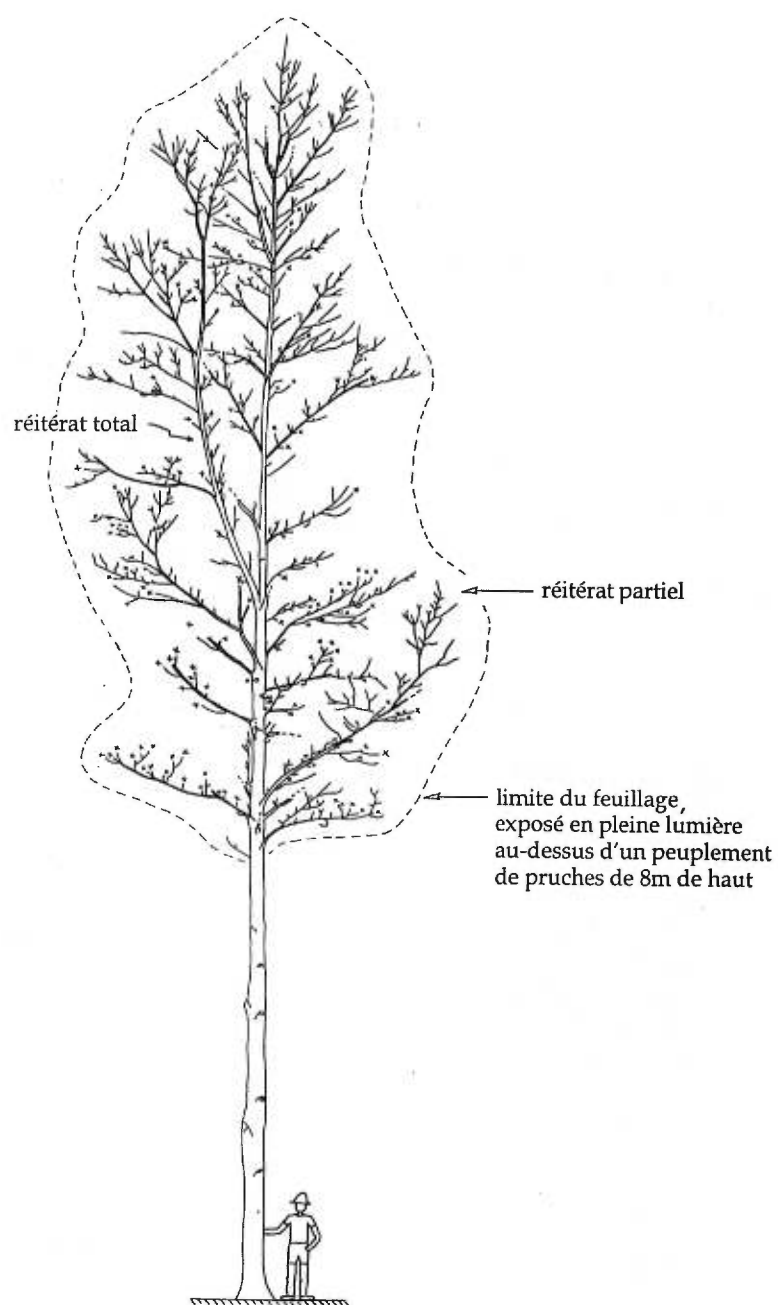


Figure A47.- *Carya cordiformis*, individu 22. Arbre adulte d'environ 20m de haut. Bordure d'une jeune prucheraie, Chemin Curran, Godmanchester. 19 juin 1995.

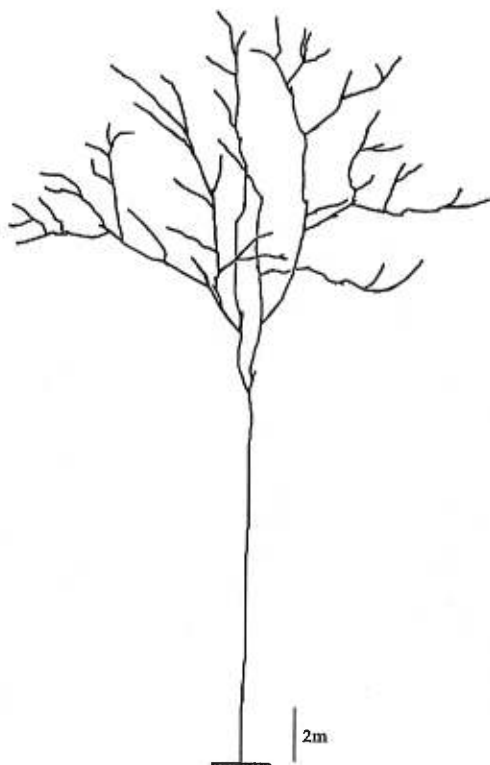


Figure A48.- *Carya cordiformis*, individu 23. Croquis de la cime réitérée d'un arbre adulte d'environ 30m de haut (il surcime ses voisins et il est très difficile à observer). Diamètre du tronc à 2m du sol: 47 cm. Première fourche à 15m du sol. Chemin Curran, Godmanchester. 12 juillet 1995.

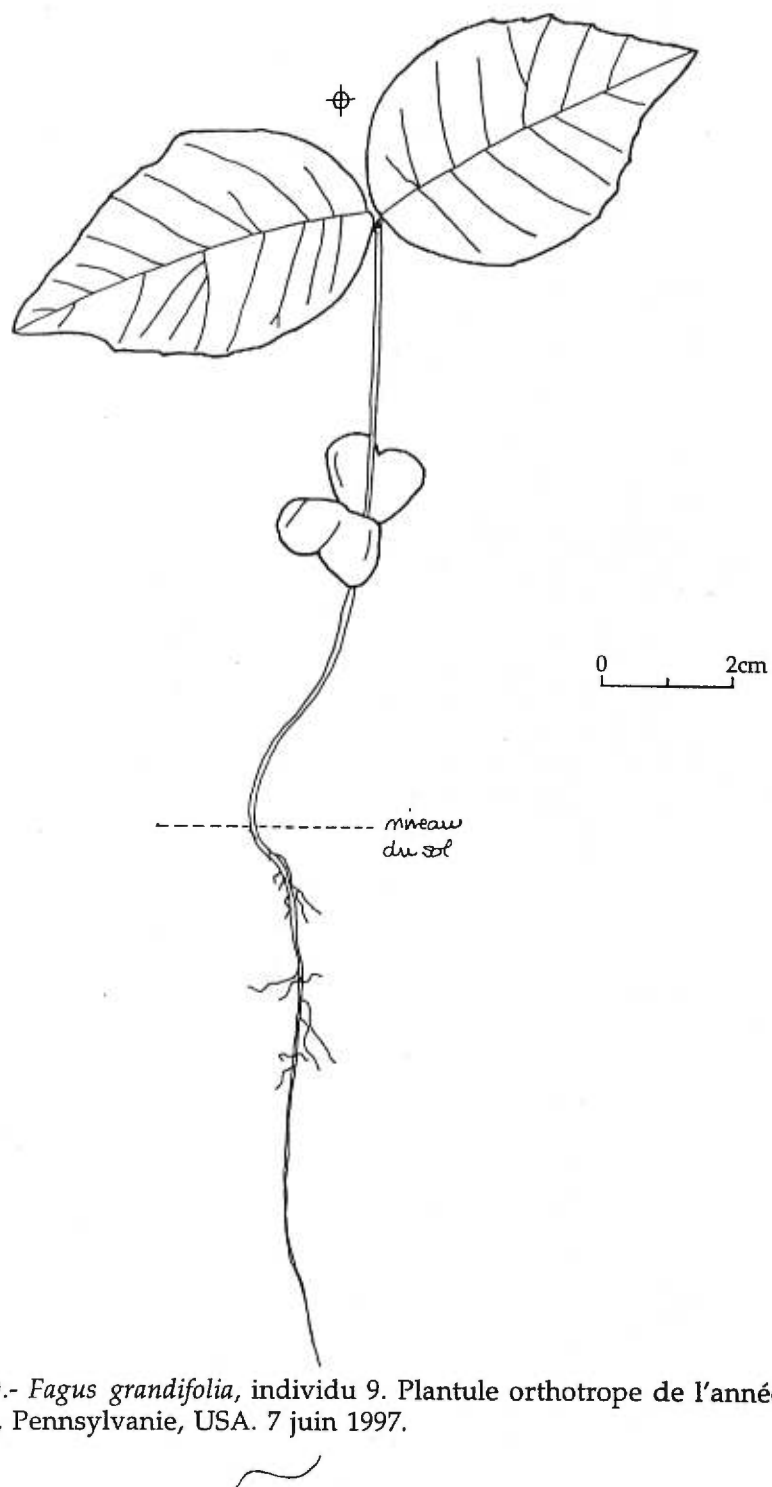


Figure A49.- *Fagus grandifolia*, individu 9. Plantule orthotrope de l'année. Hêtraie, forêt Cook, Pennsylvanie, USA. 7 juin 1997.

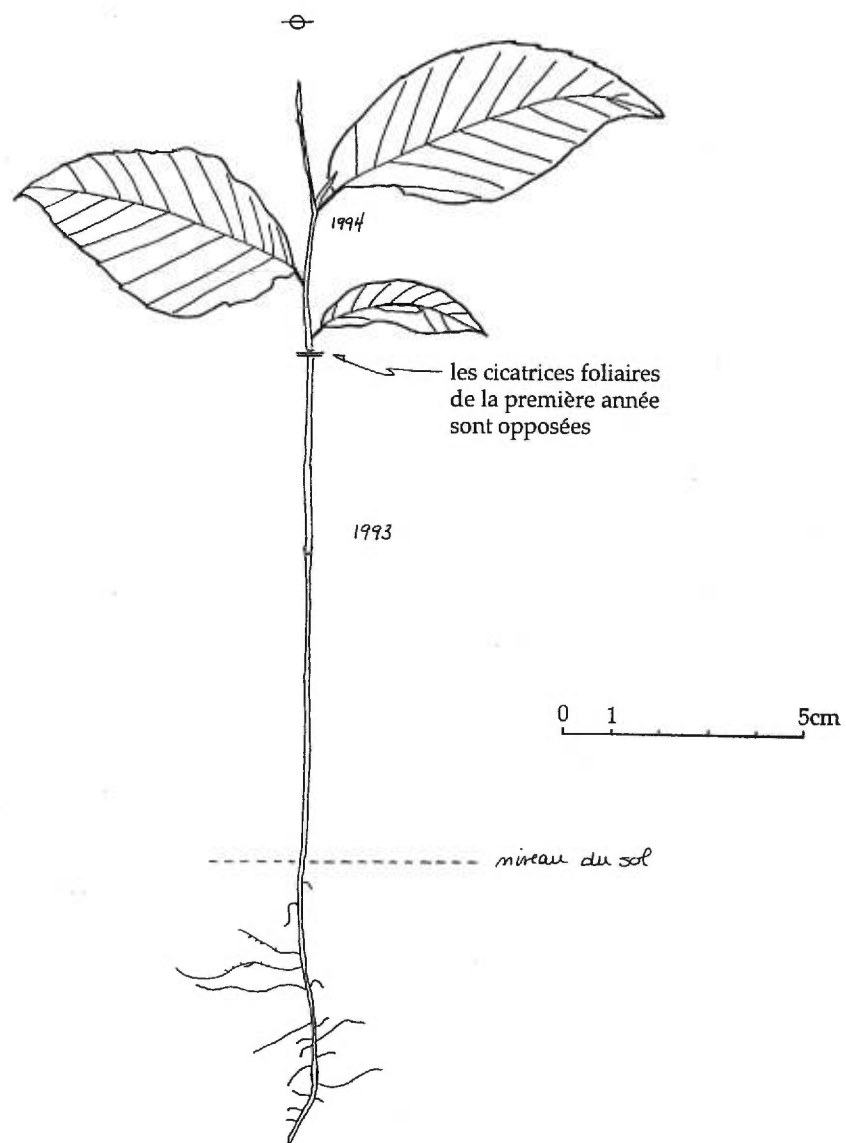


Figure A50.- *Fagus grandifolia*, individu 1. Semis âgé de 2 ans et à l'extrémité oblique. Chemin Curran, Saint-Anicet. 29 août 1994.

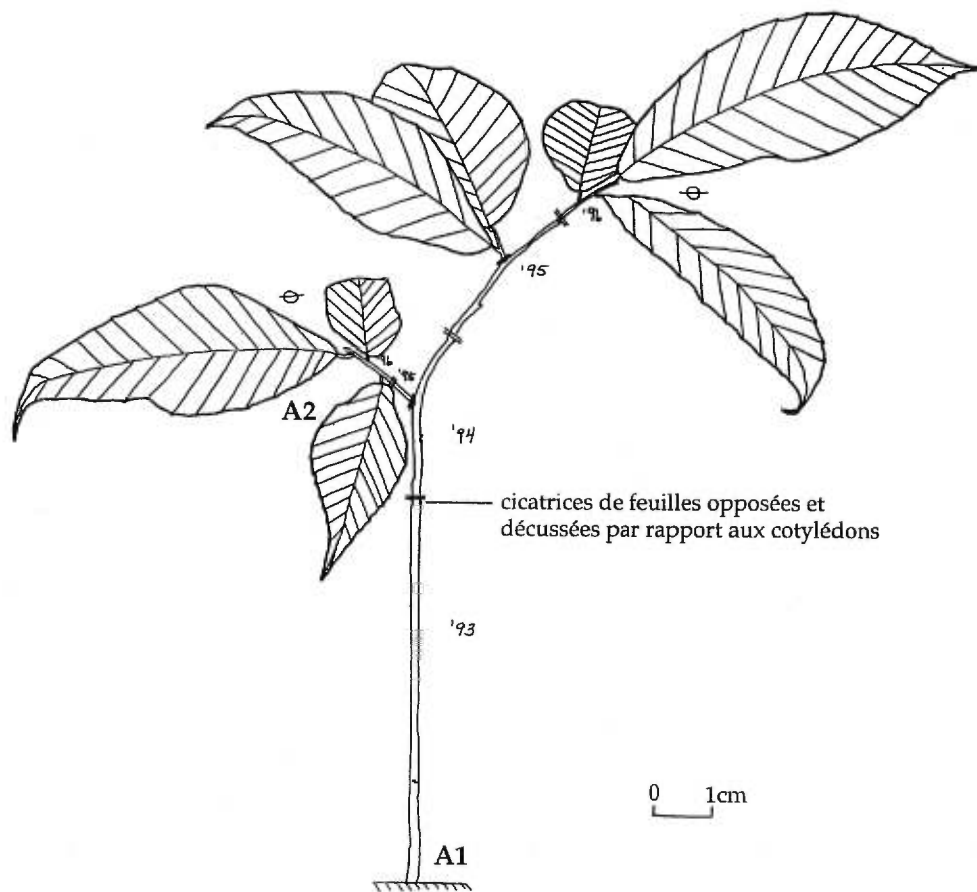


Figure A51.- *Fagus grandifolia*, individu 7. Jeune plant âgé de 4 ans et à l'extrémité plagiotrope. Hêtraie, Arboretum Morgan. 6 juin 1996.

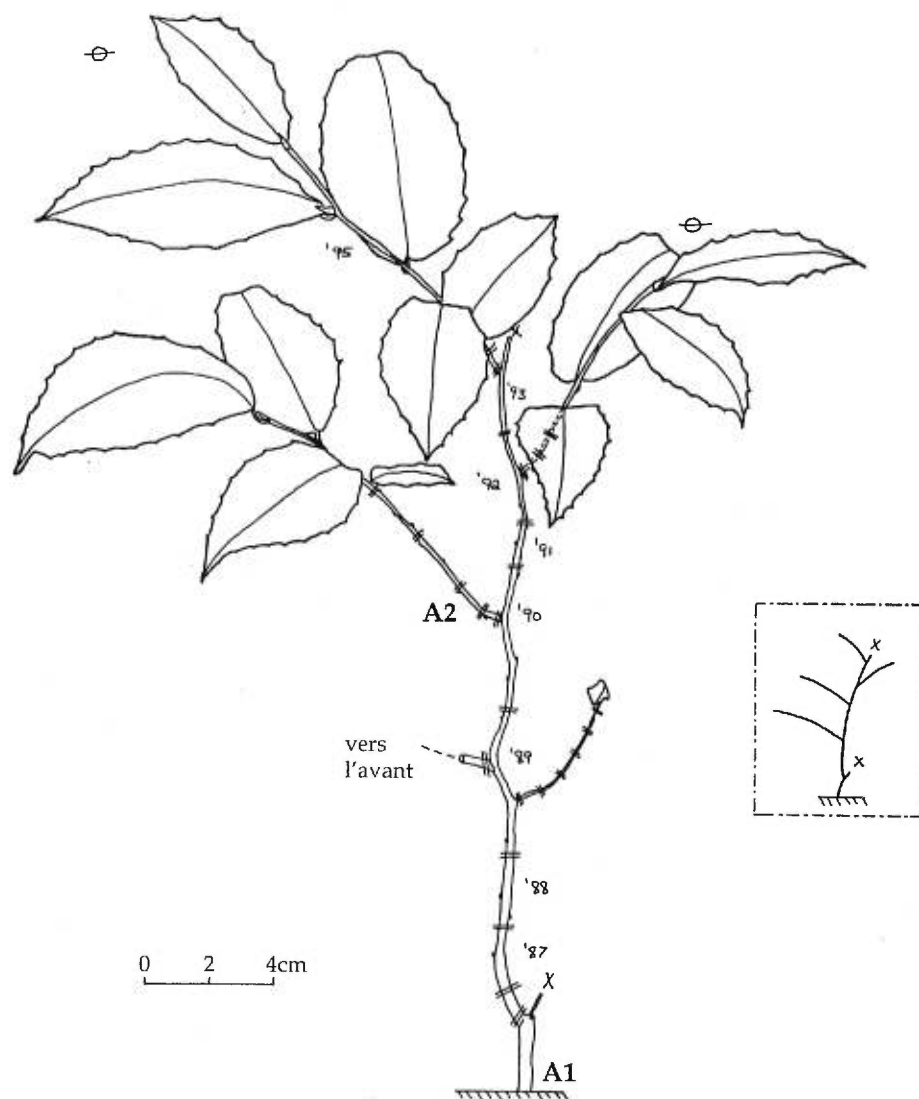


Figure A52.- *Fagus grandifolia*, individu 2. Jeune plant âgé d'au moins 11 ans et haut de 30cm. Hêtraie, 560ième Avenue, Saint-Hippolyte. 2 août 1995.

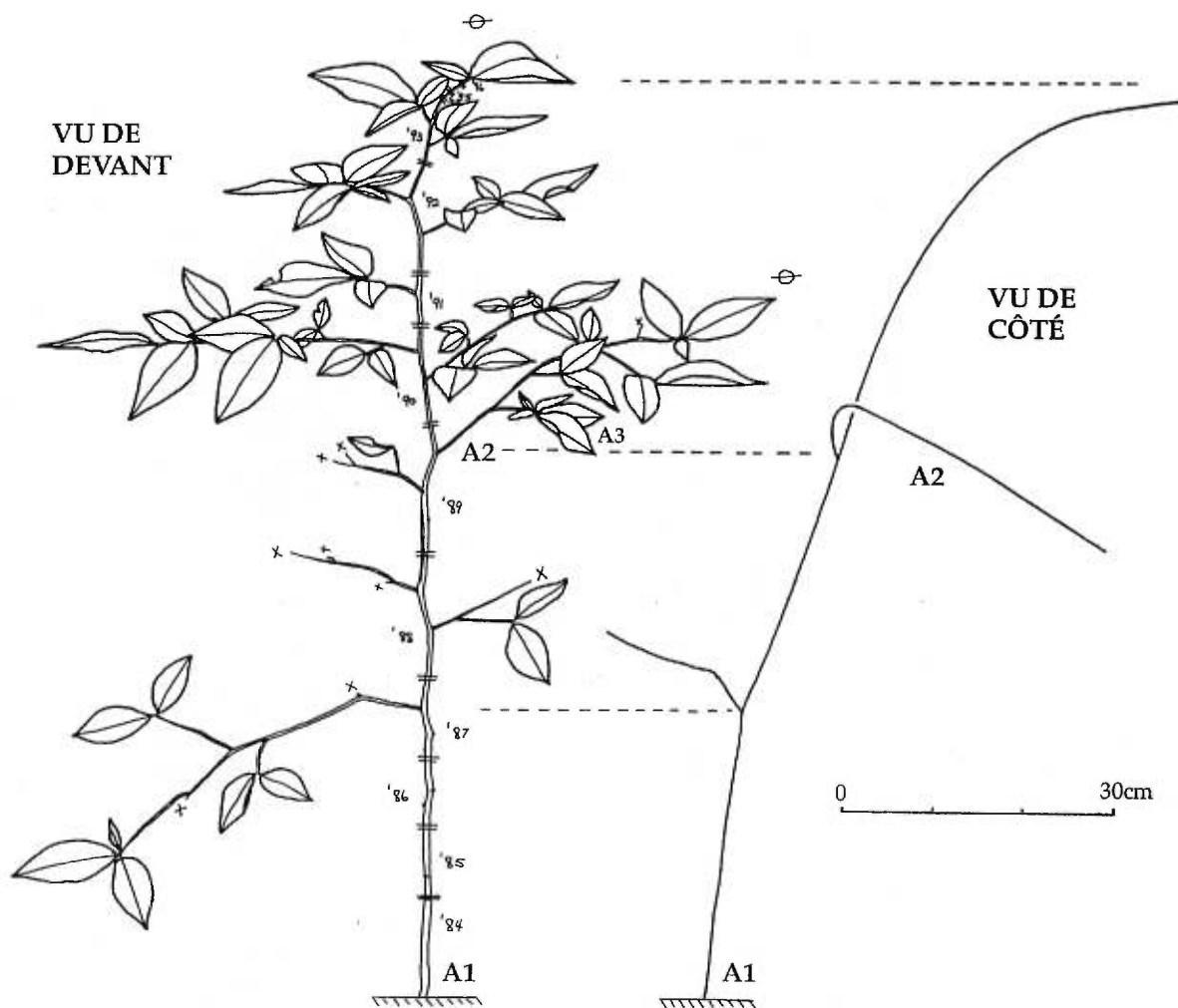


Figure A53.- *Fagus grandifolia*, individu 8. Jeune plant à la structure monopodiale (un seul module) et formé de trois catégories d'axes. Hêtraie, Arboretum Morgan. 6 juin 1996.

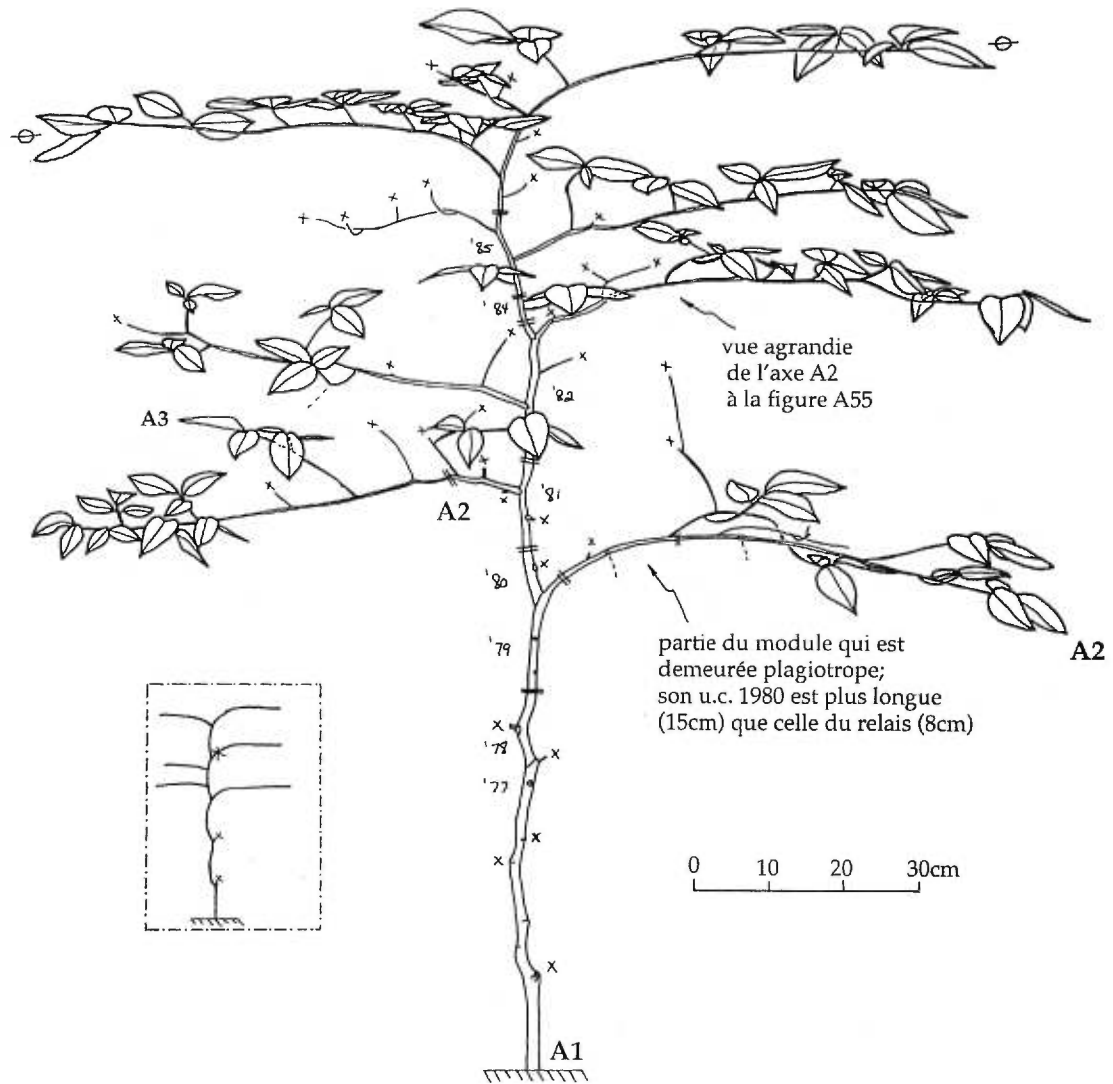


Figure A54.- *Fagus grandifolia*, individu 3. Jeune plant âgé d'au moins 20 ans et haut de 1,40m dont la structure résulte de l'empilement de plusieurs modules. Jeune hêtraie, 560ième Avenue, Saint-Hippolyte. 3 août 1995.

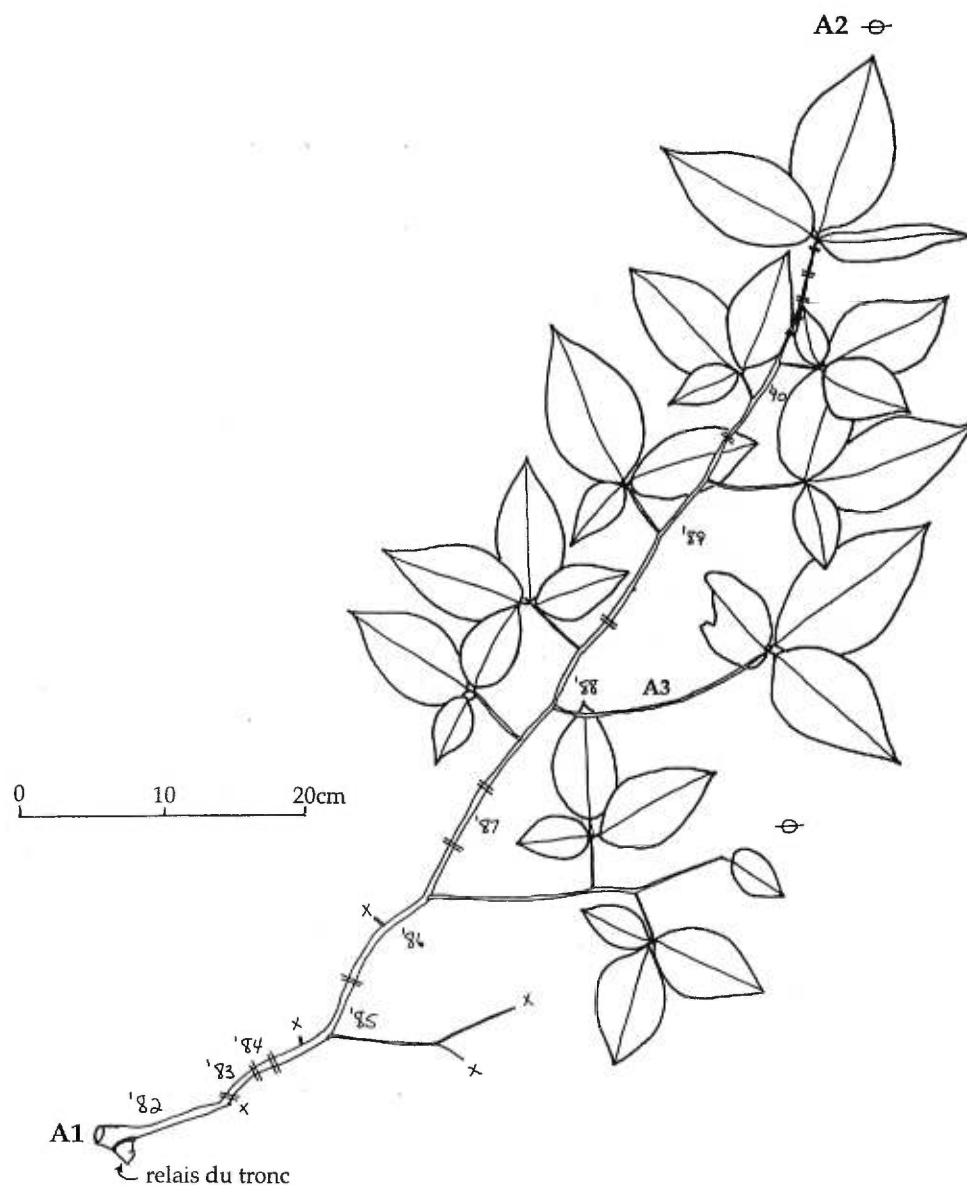


Figure A55.- *Fagus grandifolia*, individu 3. Détail d'un rameau latéral (A2) vu du dessous (voir position sur le jeune plant à la figure A54). 16 août 1995.

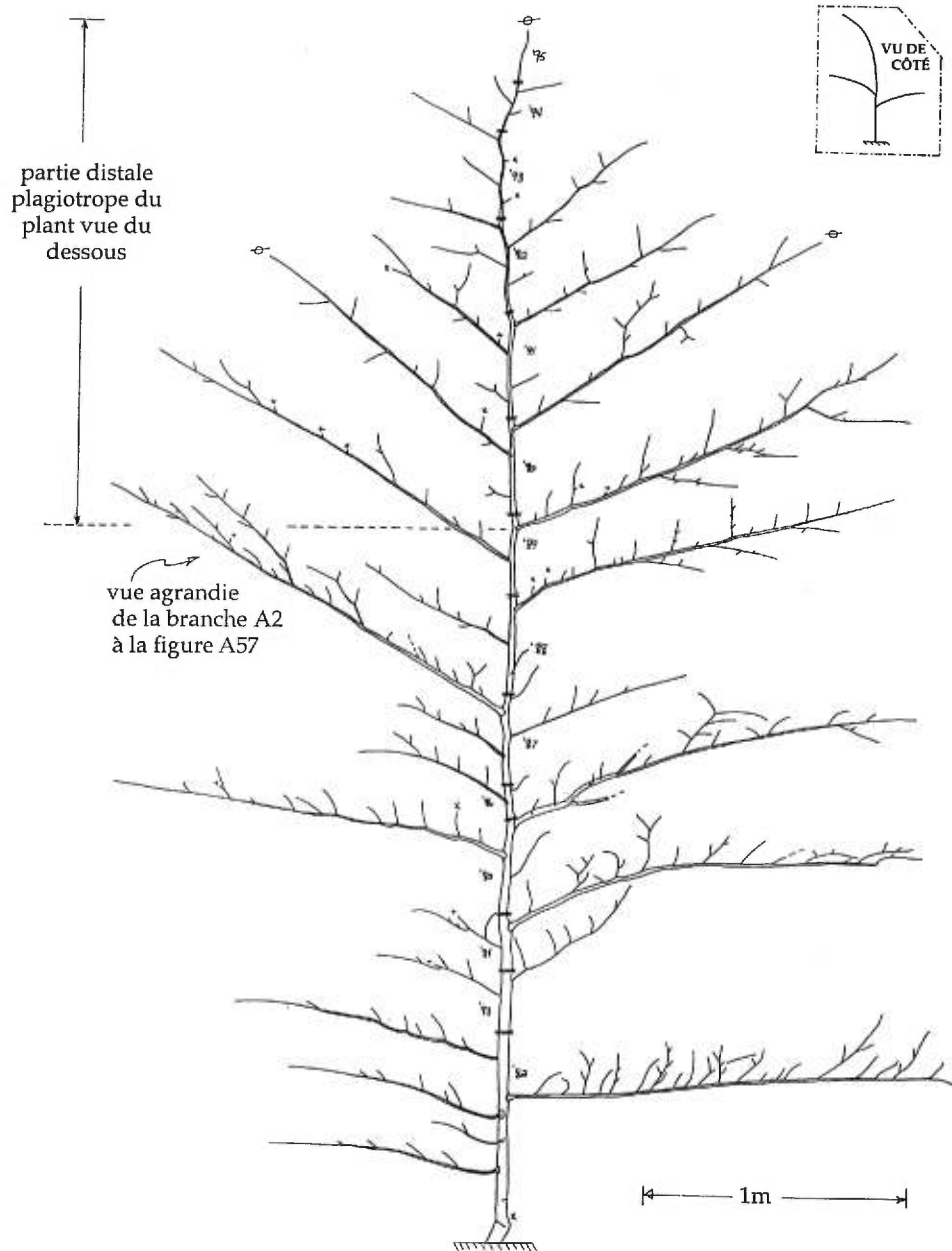


Figure A56.- *Fagus grandifolia*, individu 4. Jeune plant âgé d'une quinzaine d'années et haut de 4m dont la structure est principalement monopodiale (sauf à la base). Érablière à hêtres, Saint-Hippolyte. 17 août 1995.



Figure A57.- *Fagus grandifolia*, individu 4. Détail d'un rameau latéral (A2) âgé de 8 ans et vu du dessous (voir position sur le jeune plant à la figure A56). 23 août 1995.

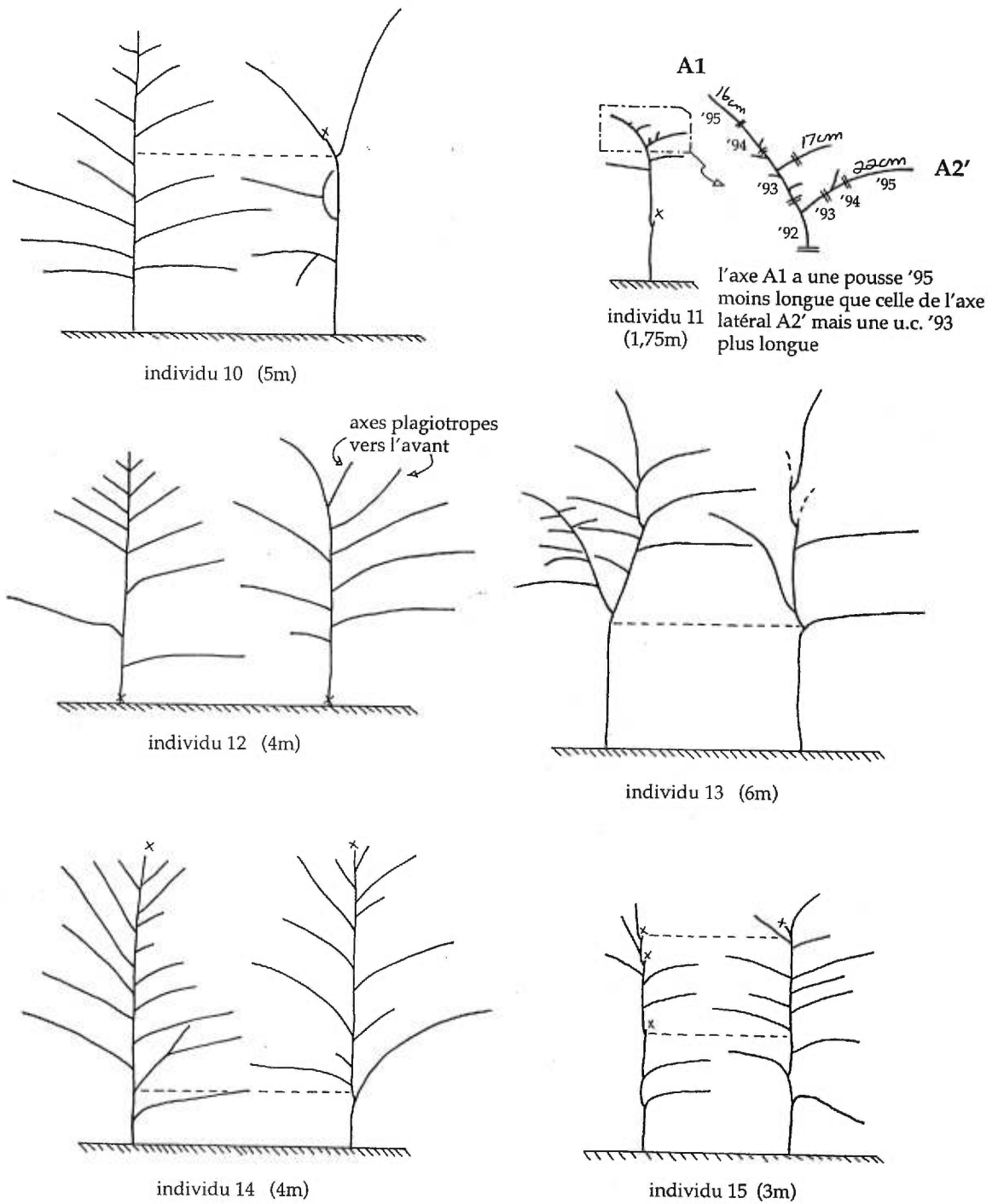


Figure A58.- *Fagus grandifolia*, individus 10 à 15. Croquis de jeunes plants entre 1,75 et 6m de haut; vue des empilements de modules. Érablière à hêtres, Saint-Hippolyte. 16 août 1995.

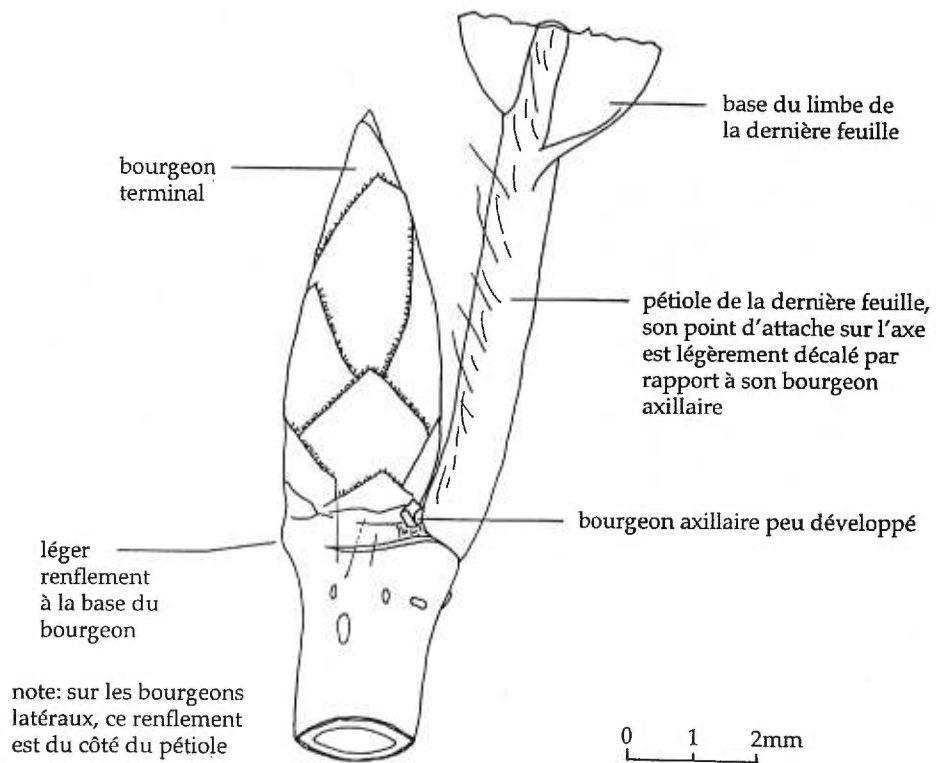


Figure A59.- *Fagus grandifolia*, individu 16. Gros plan d'un apex. Saint-Hippolyte. 2 août 1995.

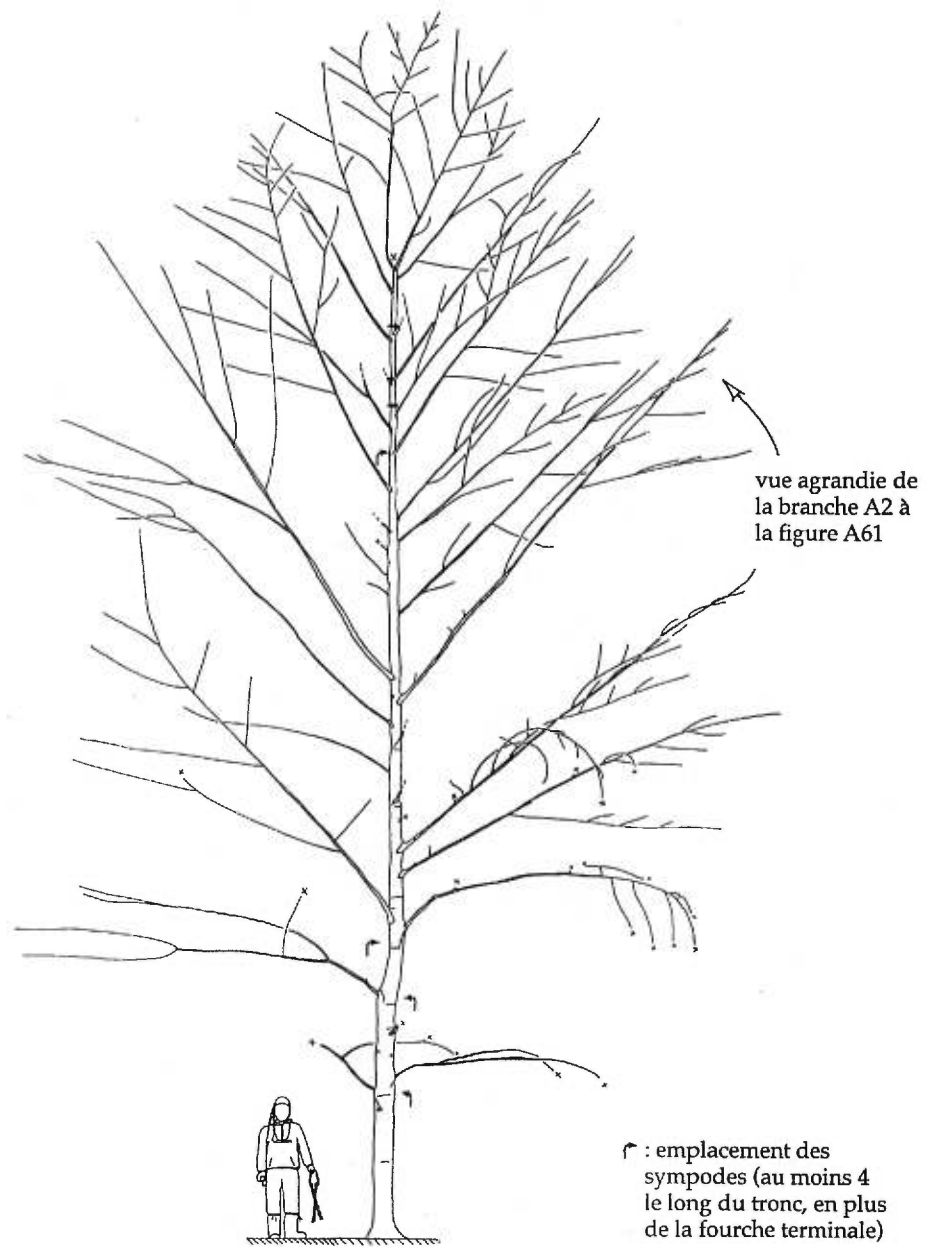


Figure A60.- *Fagus grandifolia*, individu 6. Jeune arbre de 13m de haut. Hêtraie, boisé Papineau, Laval. 2 mai 1996.

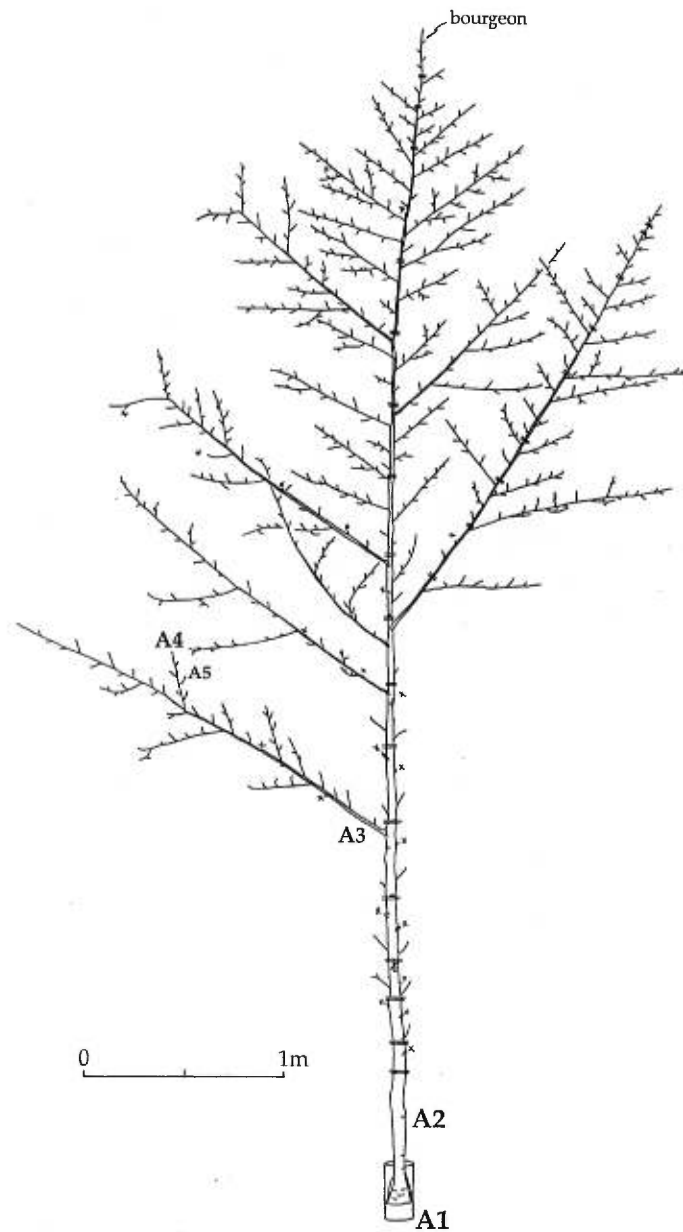


Figure A61.- *Fagus grandifolia*, individu 6. Détail d'une branche (A2) âgée de 20 ans (voir position sur le jeune arbre à la figure A60). 5 mai 1996.

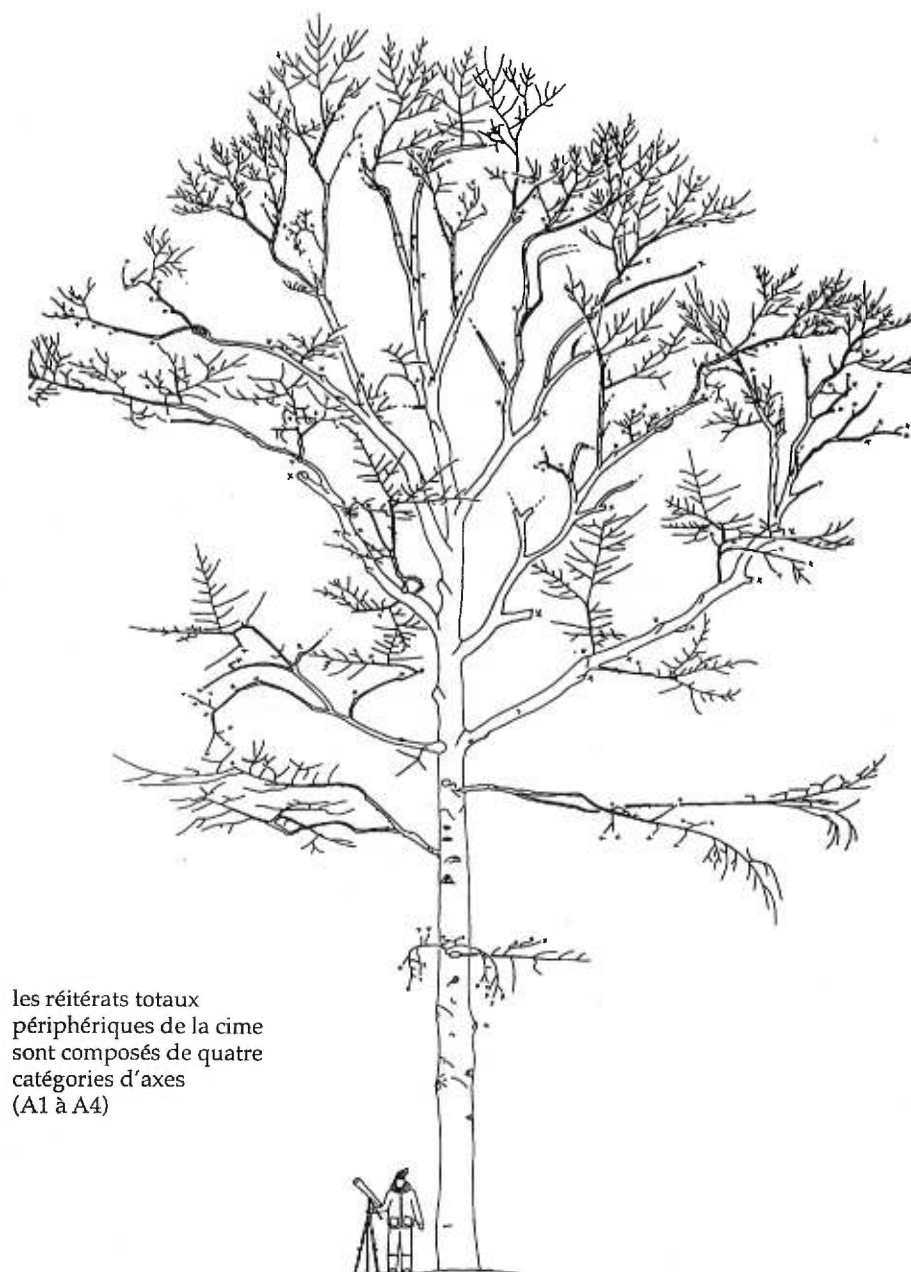


Figure A62.- *Fagus grandifolia*, individu 5. Arbre adulte d'environ 20m de haut. Hêtraie, boisé Papineau, Laval. 22 avril 1996.

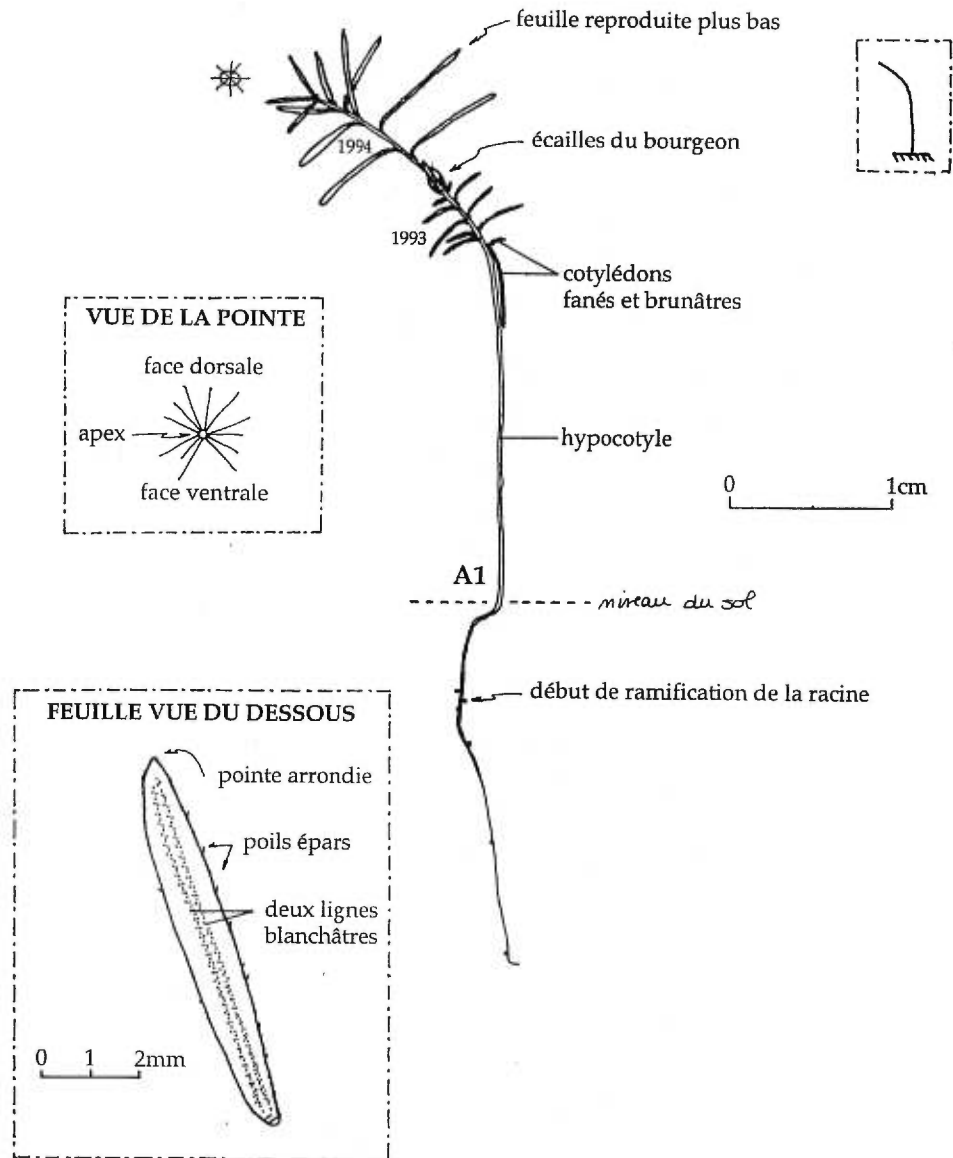


Figure A63.- *Tsuga canadensis*, individu 4. Semis plagiotrope âgé de 2 ans et haut de 3,5cm. Prucheraie, Montée Murchisson, Dundee. 28 juin 1994.

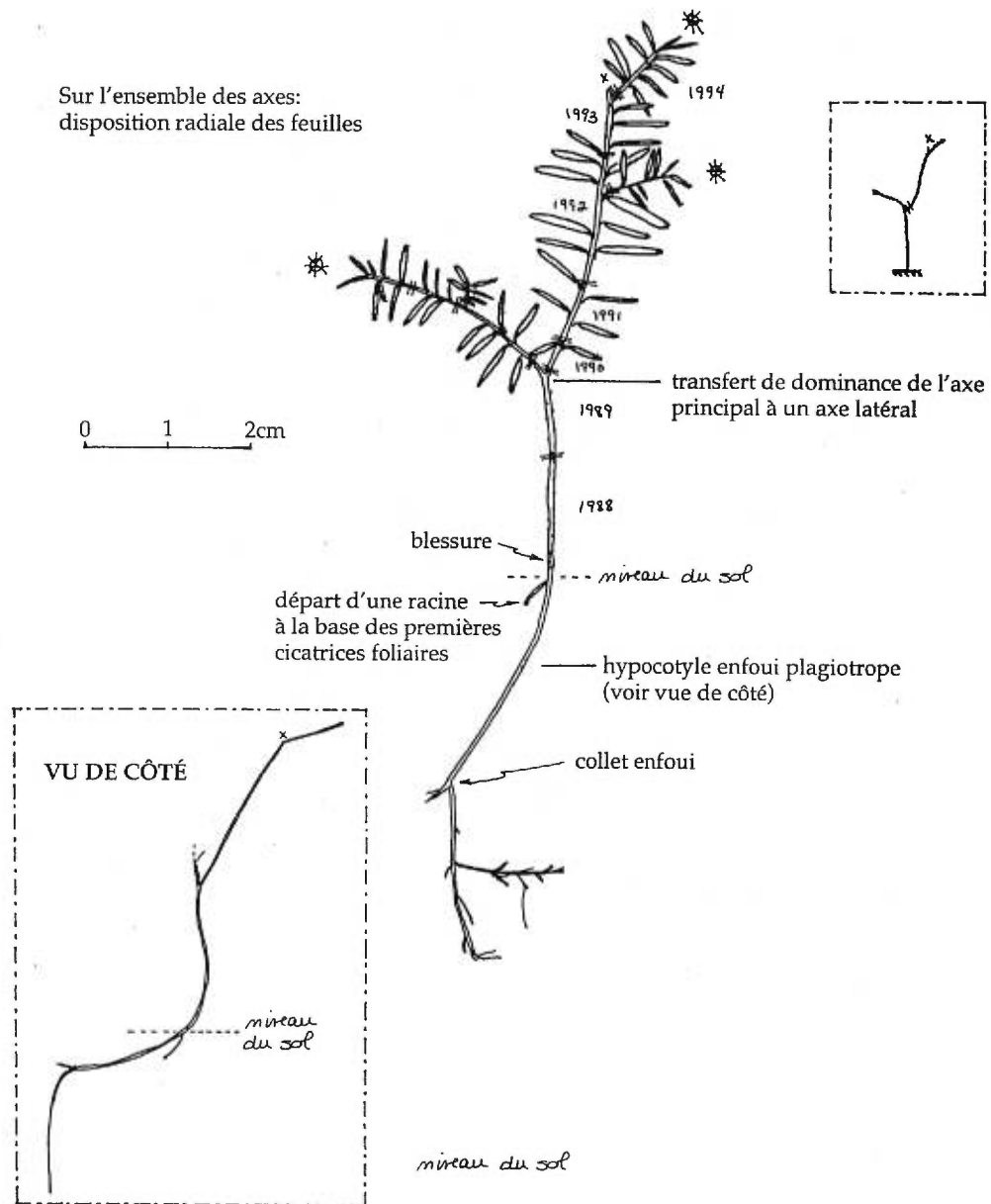
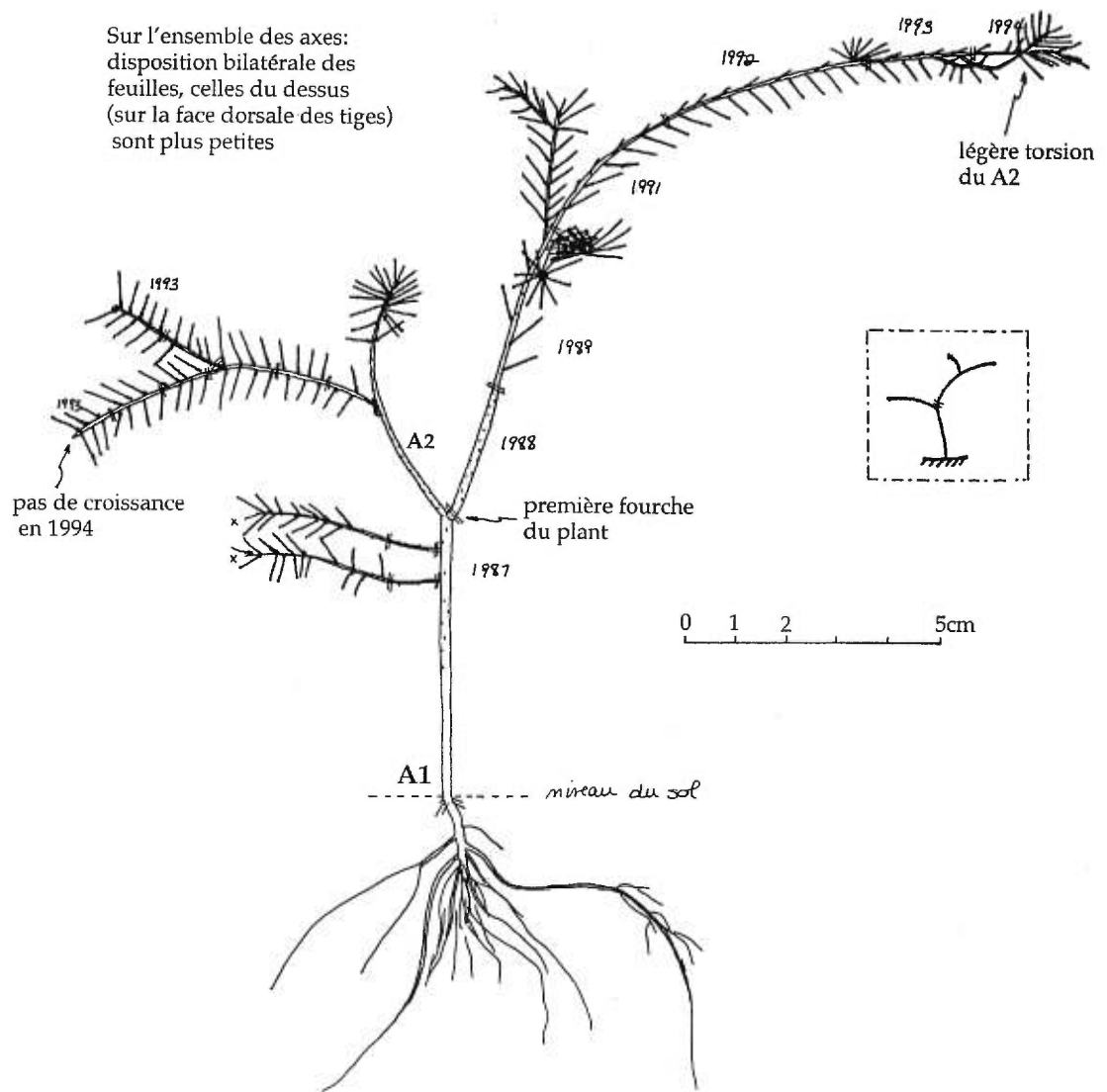


Figure A64.- *Tsuga canadensis*, individu 5. Jeune plant âgé d'au moins 7 ans. Prucheraie, Montée Murchisson, Dundee. 28 juin 1994.



note: voir la vue du dessus à la figure A66

Figure A65.- *Tsuga canadensis*, individu 6. Jeune plant âgé d'au moins 8 ans. Prucheraie, Montée Murchisson, Dundee. 28 juin 1994.

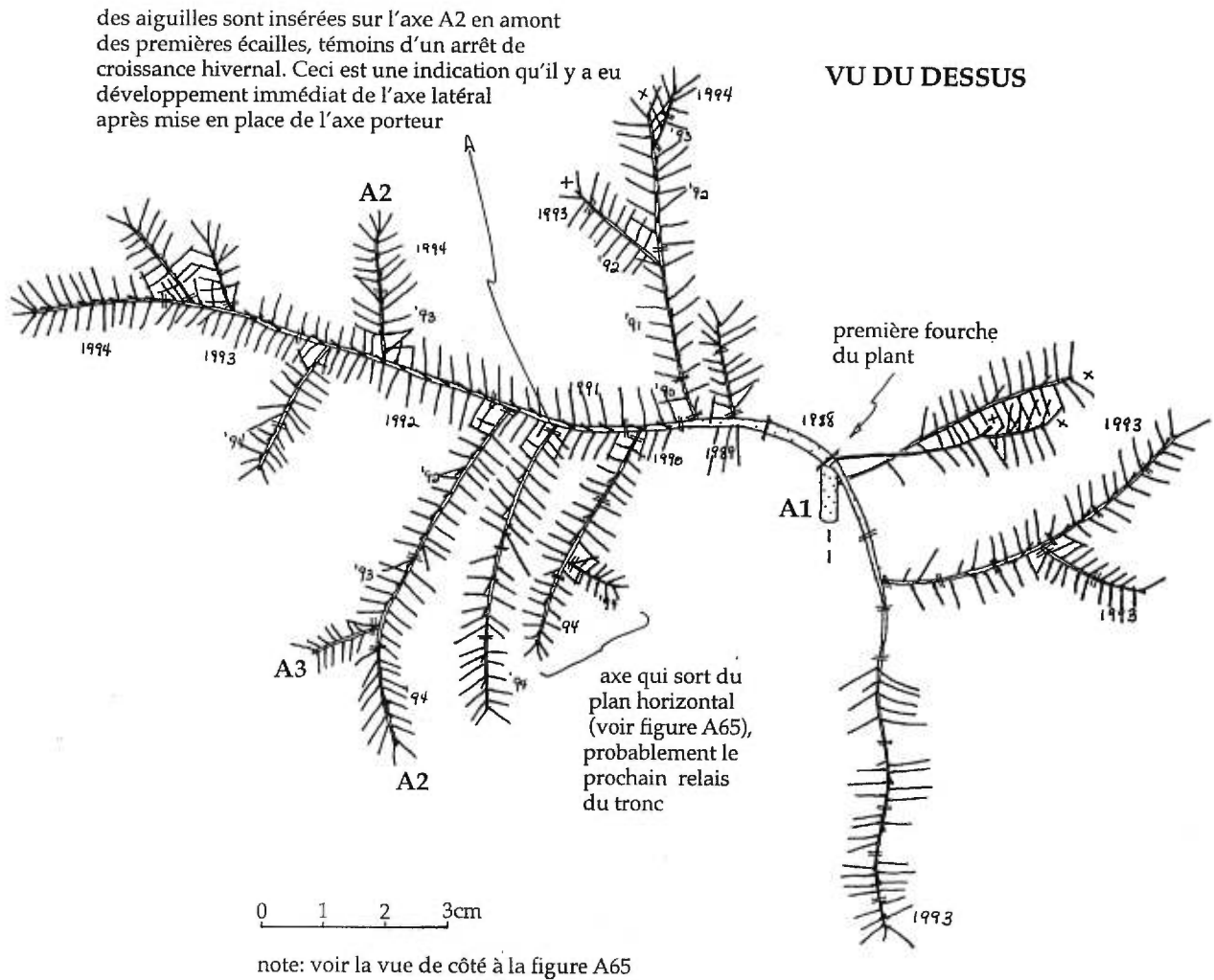


Figure A66.- *Tsuga canadensis*, individu 6. Jeune plant vu du dessus. 28 juin 1994

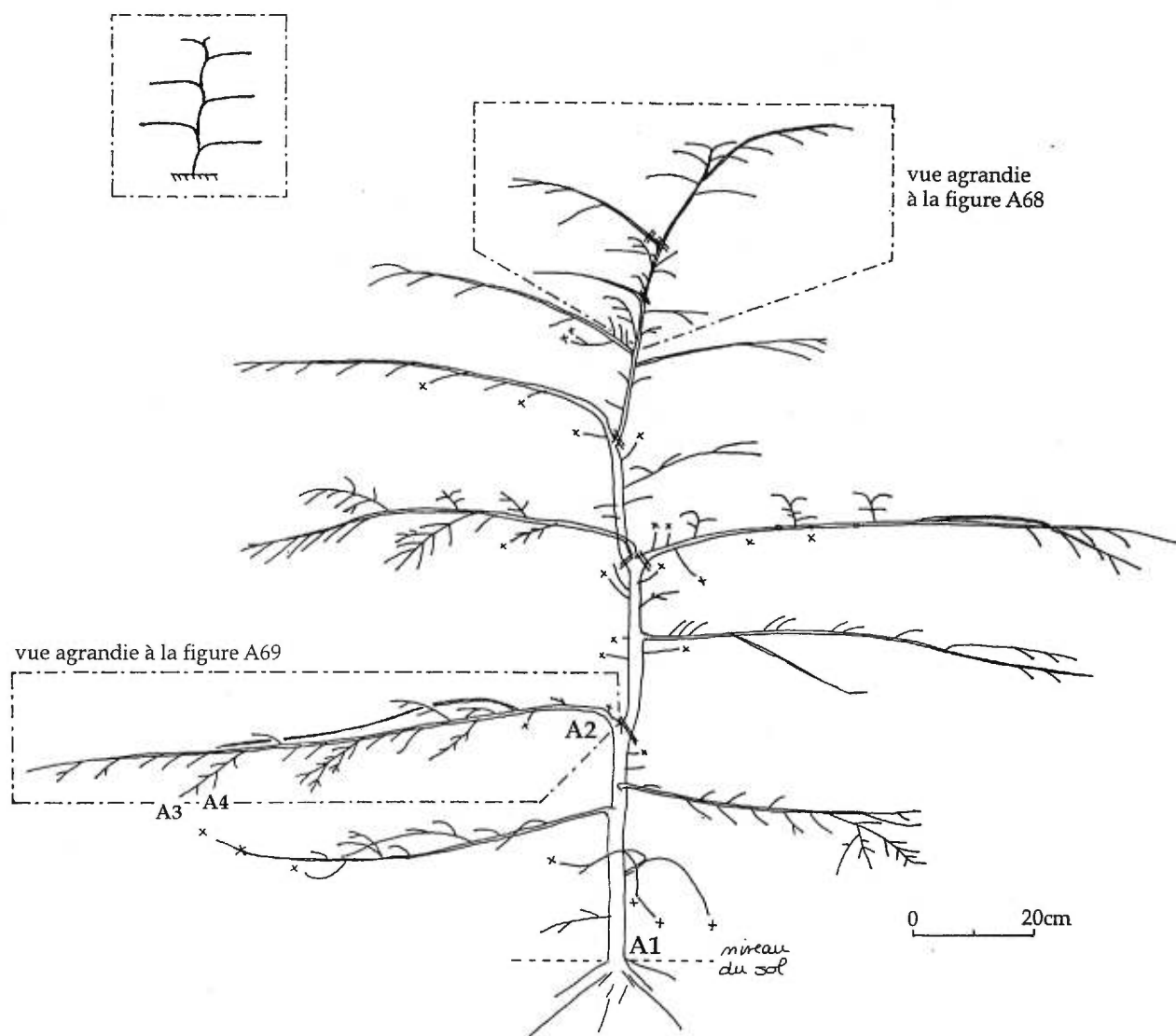


Figure A67.- *Tsuga canadensis*, individu 7. Jeune plant de 1,40m de haut. Montée Cooper, Saint-Anicet. 29 juin 1994.

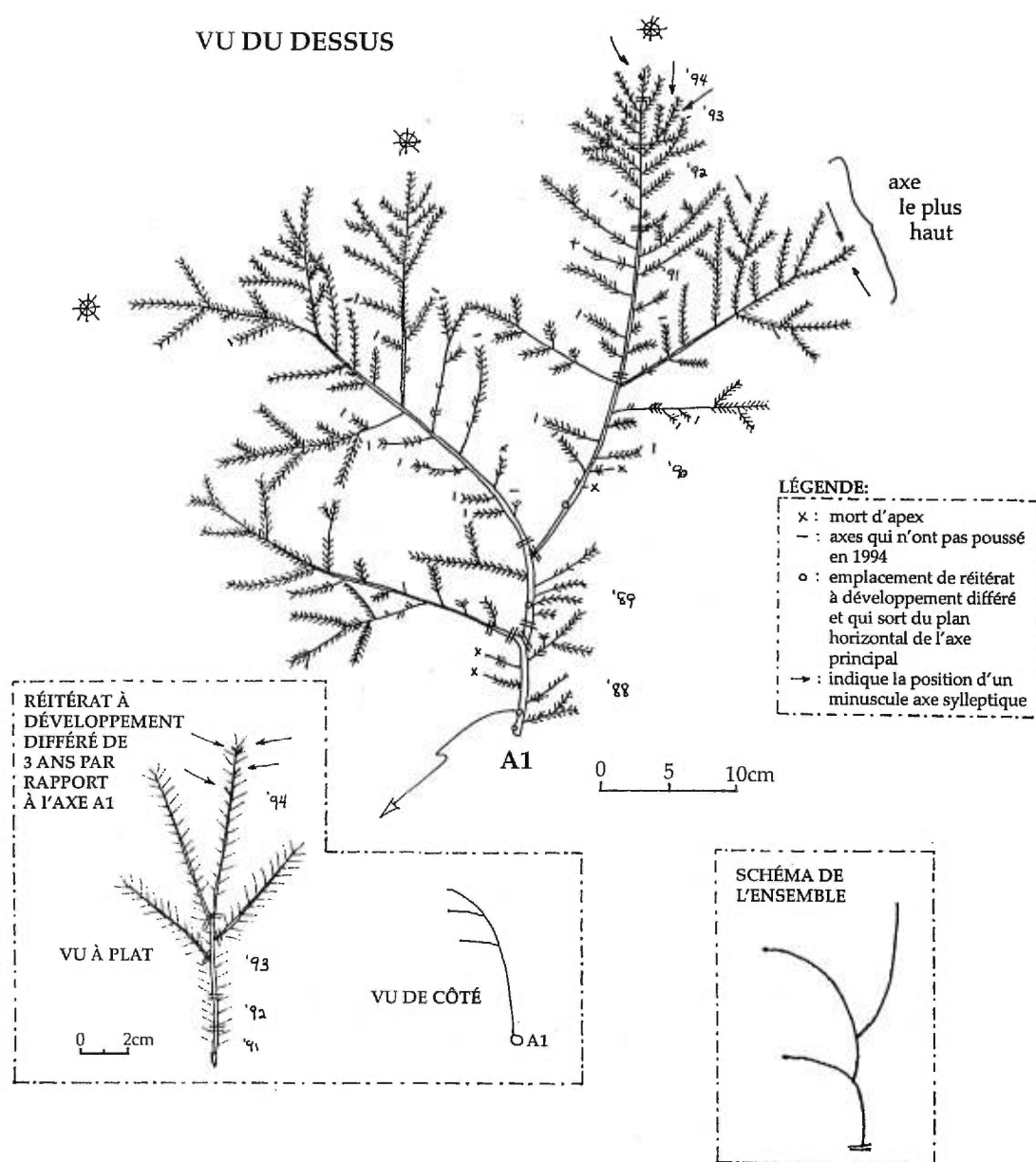


Figure A68.- *Tsuga canadensis*, individu 7. Détail de la tête du jeune plant vue du dessus (voir position de la section agrandie à la figure A67). 29 juin 1994.

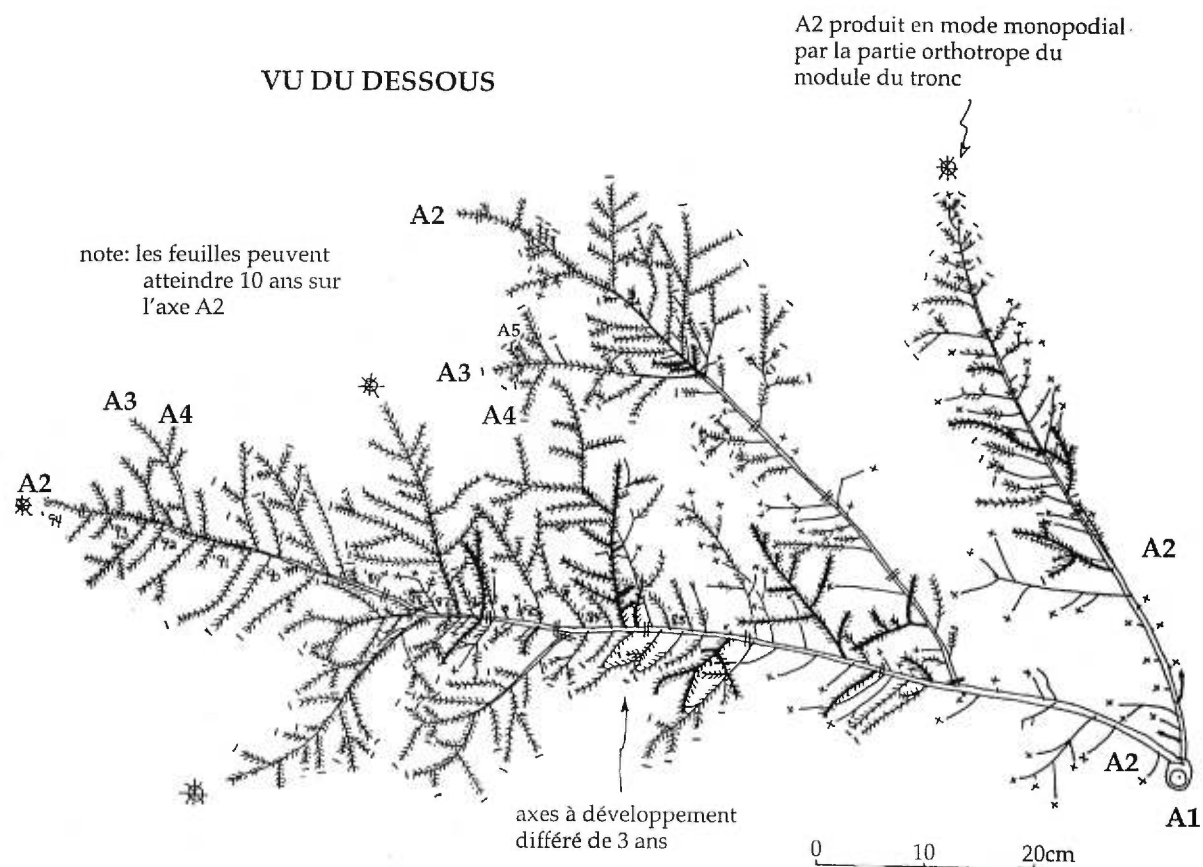


Figure A69.- *Tsuga canadensis*, individu 7. Détail d'un rameau latéral (A2) âgé de 15 ans et qui origine d'une tête de module (voir position sur le jeune plant à la figure A68). Mise en évidence des axes A3 à développement différé de plus d'un an (trait gras). * : apex avorté; -: pousse n'ayant pas allongé en 1994. 29 juin 1994.

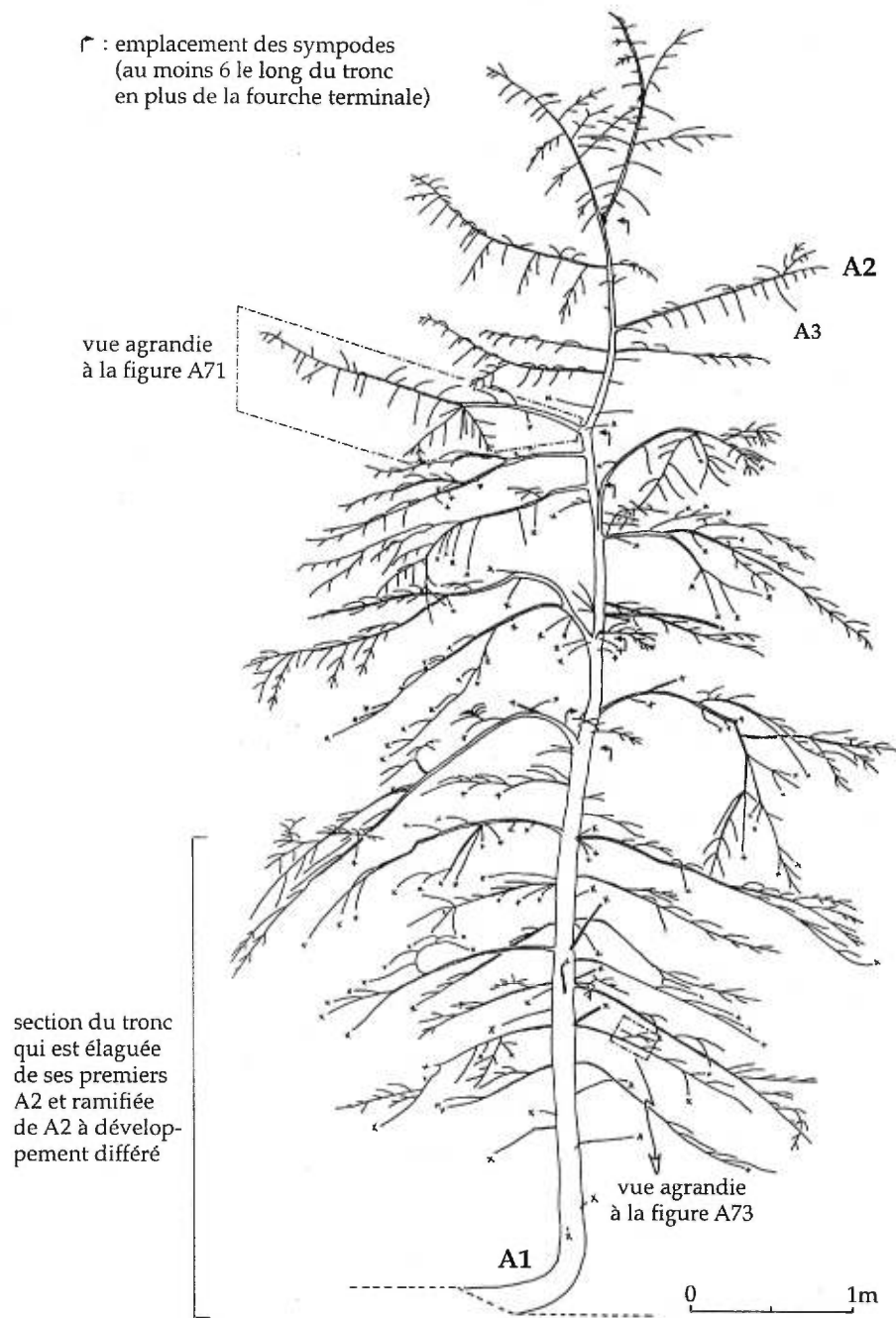
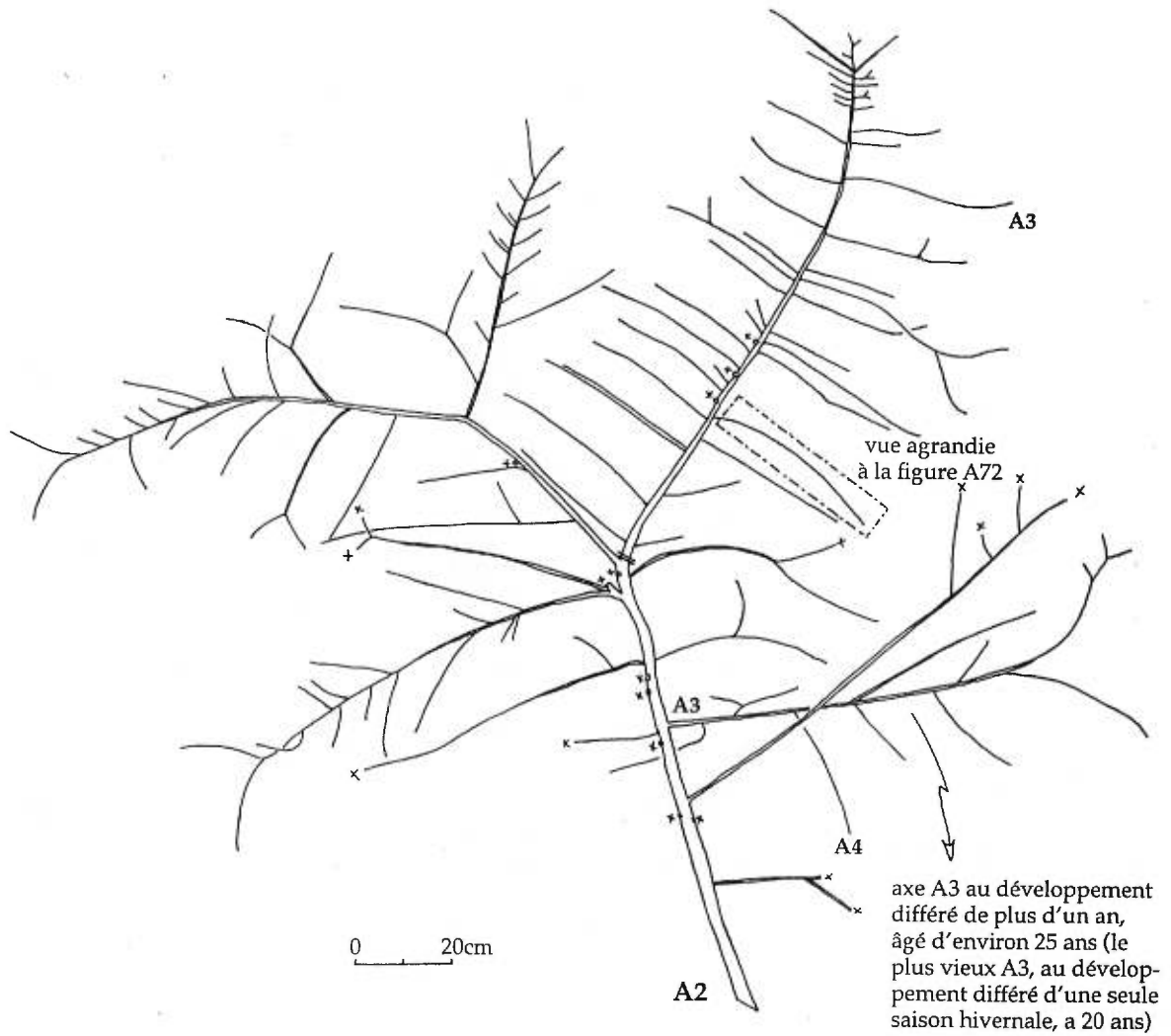


Figure A70.- *Tsuga canadensis*, individu 8. Jeune arbre d'environ 8m de haut.
Forêt mélangée, Chemin Curran, Saint-Anicet. 5 juillet 1994.



note: les deux derniers ordres de ramification ne sont pas représentés

Figure A71.- *Tsuga canadensis*, individu 8. Détail d'une branche (A2) d'environ 45 ans et qui origine d'une tête de module (voir position sur l'arbre à la figure A70). Vue du dessous. 5 juillet 1994.

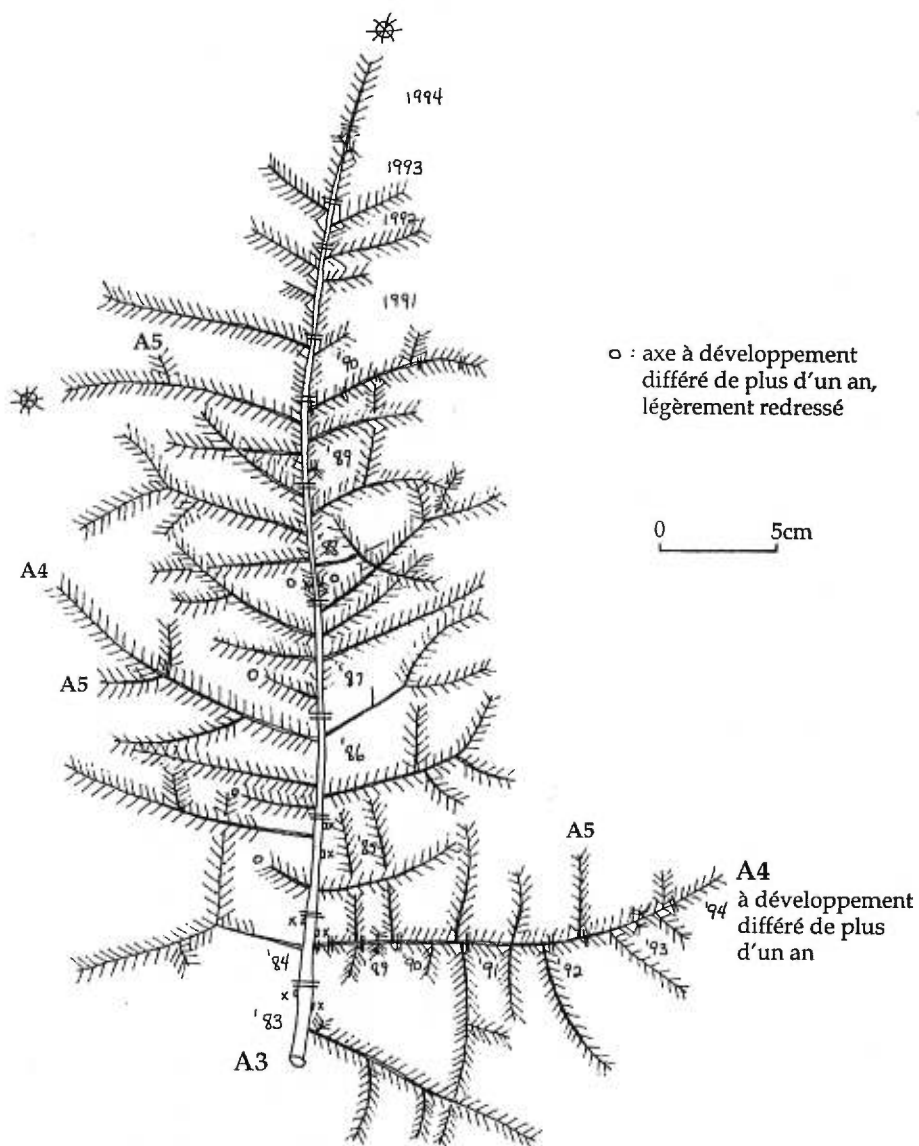
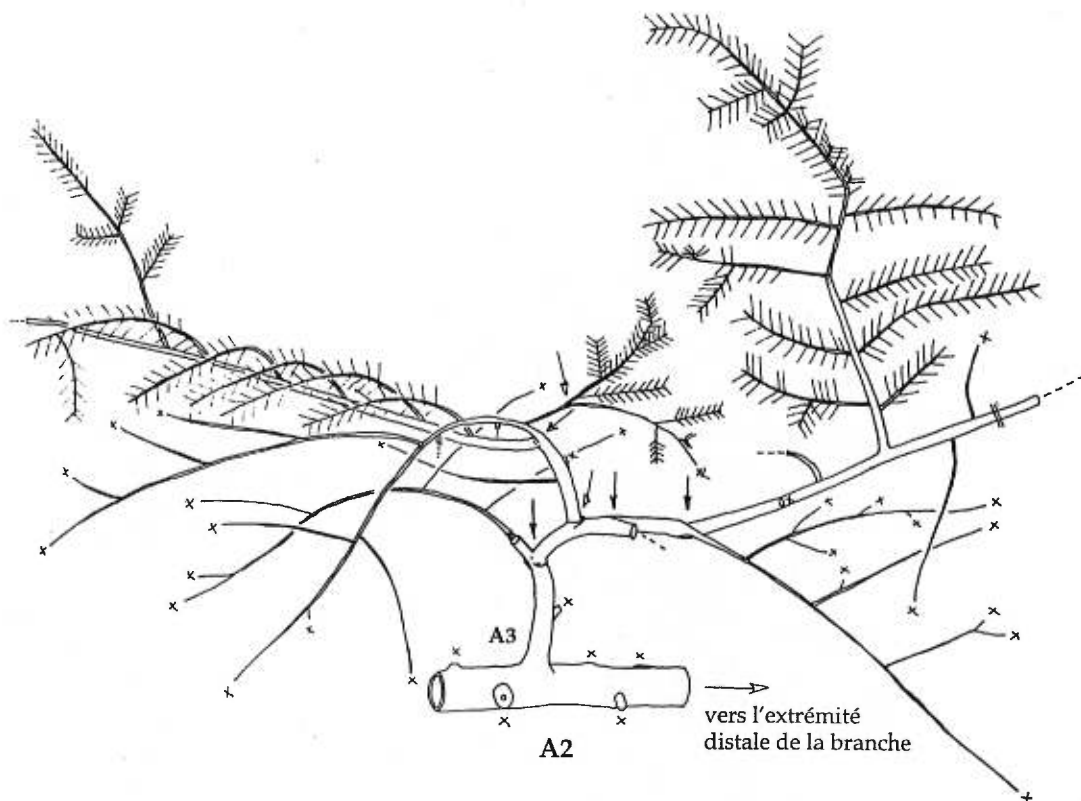


Figure A72.- *Tsuga canadensis*, individu 8. Détail d'un axe A3 âgé de 10 ans et vu du dessous (voir position sur la branche A2 à la figure A71). 5 juillet 1994.



↙ : emplacement des sympodes
par transfert de la dominance
apicale à un axe latéral

0 2 4cm

note: tous les axes ont au moins l'extrémité plagiotrope

Figure A73.- *Tsuga canadensis*, individu 8. Détail d'un empilement de petits modules (A3) sur une branche (A2) à développement différé de plus d'un an (voir position sur l'arbre à la figure A70). 5 juillet 1994.