

Université de Montréal - Université Montpellier II

**ANALYSE DES RELATIONS ENTRE PLASTICITE
ARCHITECTURALE DES BUISSONS ET PROLIFERATION
DE LEURS POPULATIONS**

Thèse en cotutelle

Présentée à la faculté des Arts et des Sciences

En vue de l'obtention du grade de Docteur ès Sciences

En Sciences Biologiques

Par Tristan CHARLES-DOMINIQUE ©

Soutenue le 20 décembre 2011

Université de Montréal
Faculté des Arts et des Sciences
Département des Sciences Biologiques

Cette thèse intitulée :

Analyse des relations entre plasticité architecturale des buissons et prolifération de leurs populations

Présentée par :

Tristan Charles-Dominique

A été évaluée par un jury composé des personnes suivantes :

JAY-ALLEMAND Christian	Professeur à l'Université Montpellier 2, France - <i>Président du jury</i>
PAYETTE Serge	Professeur à l'Université Laval, Québec, Canada – <i>Rapporteur</i>
SANOJA Elio	Professeur à l'UNED, Puerto Ordaz, Venezuela – <i>Rapporteur</i>
EDELIN Claude	Chargé de recherche CNRS - <i>Directeur de thèse</i>
BRISSON Jacques	Professeur à l'Université de Montréal, Québec, Canada - <i>Co-directeur de thèse</i>

Analyse des relations entre plasticité architecturale des buissons et prolifération de leurs populations

Résumé

L'étude qualitative et quantitative du mode de développement des plantes envahissantes est actuellement considérée comme une étape clef dans la compréhension des phénomènes d'invasion. L'objectif de ce travail est de préciser les relations qui existent entre la structure architecturale des buissons et leur caractère proliférant. Nous avons sélectionné cinq espèces buissonnantes (*Cornus sericea* L., Cornaceae ; *Prunus virginiana* L., Rosaceae ; *Rhamnus cathartica* L., Rhamnaceae ; *Rhus typhina* L., Anacardiaceae ; *Zanthoxylum americanum* Mill., Rutaceae) qui sont connues pour leur aptitude à bloquer la succession végétale sous certaines conditions au Sud du Québec (Canada). L'analyse architecturale a permis chez ces espèces de caractériser les unités structurelles et leurs modifications ontogéniques. Ces modifications ontogéniques doivent être prise en compte afin d'obtenir une description complète de la plasticité phénotypique chez ces espèces. L'analyse des différentes unités structurelles révèle qu'elles ne possèdent pas la même signification fonctionnelle : les niveaux d'organisation les plus grands sont responsables majoritairement des capacités de plasticité phénotypique de la plante et de sa compétition. Ces analyses ont abouti à la définition de trois stratégies architecturales correspondant à des comportements individuels et qui sont également pertinentes pour expliquer la prolifération des populations.

Architecture végétale – Ontogénèse – Plasticité phénotypique – Buisson – Ecologie du paysage – Dynamique des populations

Analysis of relationships between shrub architectural plasticity and population proliferation

Abstract

Qualitative and quantitative studies of the pattern of invasive plant development is now considered a key aspect in understanding invasiveness. This work was performed to determine relationships between shrub architectural plasticity and proliferating behaviour. We selected five shrub species (*Cornus sericea* L., Cornaceae ; *Prunus virginiana* L., Rosaceae ; *Rhamnus cathartica* L., Rhamnaceae ; *Rhus typhina* L., Anacardiaceae ; *Zanthoxylum americanum* Mill., Rutaceae) known to arrest plant succession under certain conditions in Southern Québec, Canada. Architectural analysis revealed species' structural units and their ontogenic changes. These ontogenic changes need to be calibrated if a full description of phenotypic plasticity is to be obtained. Analysis of the plant structural units reveals that they are of different functional significance: the higher the level of organization, the greater the capacity for phenotypic plasticity and competition. We defined three architectural strategies related to individual behaviours and which can relevantly explain the population proliferation of shrubs.

Plant architecture – Ontogenesis – Phenotypic plasticity – Shrub – Landscape ecology – Population dynamics

Cette thèse a été financée par une bourse mixte CNRS/Région Languedoc Roussillon et a été menée dans deux laboratoires de recherche, l'UMR AMAP (botanique et Modélisation de l'Architecture des Plantes) et l'IRBV (Institut de Recherche en Biologie Végétale) dont les adresses sont :

UMR AMAP
CIRAD
TA A51/PS2
34398 Montpellier Cedex 5
FRANCE

Et

Institut de Recherche de Biologie Végétale
Centre sur la biodiversité
4101 Sherbrooke Est
Montréal Qc H1X 2B2
CANADA

A André Bouchard,

Remerciements

Je voudrais d'abord exprimer mon extrême gratitude envers André Bouchard pour m'avoir accepté comme son disciple et avoir eu foi dans mes projets. Cette confiance qu'il m'a témoignée reste une source de grande fierté pour moi. Les enseignements qu'il m'a transmis ont complètement changé mon regard sur le paysage. Ma tristesse est de n'avoir pas eu le temps de lui présenter en échange les quelques connaissances que j'ai pu acquérir sur les plantes qui peuplent son terrain. Je compte m'acquitter de cette dette en essayant de transmettre à mon tour un peu de sa vision extraordinaire de l'écologie à mes étudiants futurs. Je suis également reconnaissant pour tous ces moments conviviaux que nous avons passés au chalet en compagnie de Cécile, Célinie, Antoine et François que je remercie pour leur accueil chaleureux.

Je dois une reconnaissance infinie à mon maître, Claude Edelin, qui m'a appris à regarder les plantes, à les comprendre et à les aimer d'avantage. Je partage complètement l'avis de l'étudiant qui avait été interrogé sur la profession qu'il voulait exercer plus tard et qui avait répondu : "Claude Edelin". L'exemple qu'il donne aussi bien dans son univers scientifique que dans ses relations avec ses collègues et amis constitue l'une des motivations majeures qui me poussent chaque jour à essayer de m'améliorer. Je le remercie encore pour le trésor que constituent toutes les discussions botaniques en sa compagnie.

Je remercie chaleureusement Jacques Brisson qui a accepté de m'encadrer et qui a réuni toutes les conditions pour que mes travaux se déroulent le mieux possible. Je suis heureux d'avoir pu profiter de son efficacité, de sa disponibilité et de la pertinence de ses réflexions. Je salue également la générosité et l'humanisme dont il fait preuve envers tous ceux qui l'entourent.

J'adresse des remerciements tout particuliers à celle qui me supporte patiemment jour après jour : ti si najbolja, VT !

Je voudrais remercier Christine Heinz sans qui je ne ferais certainement pas de la botanique aujourd'hui. Je suis très reconnaissant de son soutien et de son enthousiasme qui m'ont permis de franchir les étapes séparant les travaux pratiques de première année des travaux pratiques de première année : ceux qu'elle m'enseignait et ceux que j'allais enseigner par la suite à ses côtés.

Je tiens à remercier chaleureusement Audrey Comtois qui m'a assisté efficacement dans la collecte des données tout en œuvrant pour la protection des Tamias.

Je remercie Christian Jay-Allemand qui suit mes travaux de thèse depuis leur commencement et qui a toujours été très constructif et efficace dans ses remarques.

J'adresse mes sincères remerciements à Elio Sanoja et Serge Payette qui m'ont fait l'honneur d'accepter d'être rapporteurs de cette thèse.

Un immense merci est adressé à Pierre Legendre pour son cours extraordinaire et pour ses corrections.

Je voudrais exprimer ma gratitude à Daniel Barthélémy et Yves Caraglio qui ont alimenté mes rêves botaniques en partageant un peu de leur vision clairvoyante du végétal. Je les remercie pour leurs remarques parfois cinglantes mais toujours bienveillantes et pour les qualités humaines dont ils font profiter ceux qui les côtoient.

Je remercie profondément Hervé Rey et Thomas Le Bourgeois (ou Docteur Lee) qui ont accepté de suivre et de corriger mes travaux. Leurs remarques critiques et constructives sont à l'origine d'améliorations très importantes dont a pu bénéficier ce manuscrit.

Ma reconnaissance est adressée à Anne Bruneau, Luc Brouillet et Michel Labrecque qui ont participé de manière très constructive à l'encadrement de ma thèse.

Je remercie sincèrement Karyne Benjamin de m'avoir transmis les données environnementales collectées et mesurées pendant sa thèse et sans lesquelles une partie importante de mes travaux n'aurait pas pu être réalisée.

Je remercie Jeanne Millet pour toutes les discussions très enrichissantes sur l'architecture des arbres et des buissons et pour son accueil amical.

Je remercie chaleureusement Juliana Proserpi pour toutes les discussions enthousiasmantes autour de l'architecture et du dessin botanique.

Je remercie mes parents, mon frère et mes sœurs qui m'ont encouragé et soutenu tout au long de mes études.

Un grand merci à Chaeho, Mariana, Arnaud, Vincent et Amélie pour les moments passés ensemble au sein du labo Brisson et en dehors.

Un immense merci à Claire Atger qui a contribué à me faire découvrir un monde souterrain inconnu.

Je voudrais saluer la compétence et la patience des secrétaires que j'ai dû beaucoup mettre à contribution au cours de cette thèse en cotutelle : merci à Marie-Laure de Guillen, Sylvie Assens, Nora Bakker, Joëlle Lopez, Lucie Campeau, Lucie Lemieux-Sabourin et Stéphanie Tailleux.

Je remercie Alain Cogliastro pour les discussions autour des méthodes de mesure de l'ouverture de la canopée et de m'avoir prêté son matériel à plusieurs reprises.

Un grand merci à Yannick Brohard sans qui la bibliothèque de l'AMAP serait pour moi une jungle dense et impénétrable, où l'on peut passer sa vie à ne rencontrer que des spécimens intéressants mais dans laquelle il est difficile d'avancer.

Merci à Marie-Hélène Lafond pour l'énergie qu'elle a investie dans la communication des résultats et pour toutes les discussions divertissantes autour d'un café.

Je remercie toute l'équipe de la Station Biologique des Laurentides et le groupe des poissons : Gab, Guillaume (Maman) et Caro.

Je tiens à remercier Anja Geitmann pour ses enseignements précieux sur la présentation des résultats et pour ses corrections.

Des remerciements sont adressés à toute l'équipe des techniciens du bâtiment 4 pour l'atmosphère chaleureuse qui y est entretenue. Merci aussi à Paul Roiron, Jean-Fred Terral et Adam Ali qui m'ont transmis une partie de leur passion pour la botanique.

Je tiens à remercier fraternellement Itchi l'aviateur : bien que ses révisions de la nomenclature latine n'aient pas beaucoup contribué à la rédaction de cette thèse, son soutien a beaucoup compté pour moi.

Je remercie Patrick Boivin qui a été d'une aide précieuse au cours des différentes étapes de ma thèse.

Je remercie Zina Khedache pour les discussions passionnantes autour du désert, de *Fredolia* et des plantes en coussinets.

Merci à Brigitte Meyer-Berthaud et à Cyrille Prestiani pour leurs réflexions sur l'évolution des structures végétales.

Un grand merci est adressé aux membres du laboratoire Brodeur qui ont accepté de me confier la loupe binoculaire utilisée pour toutes les observations macro-anatomiques.

J'exprime ma reconnaissance à François Munoz pour son encadrement pédagogique à l'Université Montpellier 2, ses corrections statistiques et ses déterminations floristiques qui ne lui ont pas fait perdre son sens de l'humour.

Un grand merci à Georges Michaloud pour sa générosité sans borne, ses chocolats et ses anecdotes aux arrières goûts de figes.

Arigato gozaimasu aux frères Millan et à Mike pour tous les moments passés ensemble, pour les corrections, pour leurs critiques constructives sur la méthode et les recherches graphiques.

I would like to thank Sarah Wagner for all the exciting conversations about *Corylus avellana*.

Je remercie Olivier Taugourdeau et Thomas Bouffépif pour les nombreuses discussions architecturales que nous avons eues pendant toutes ces années et qui ont significativement*** enrichi mes réflexions.

Cám ơn à Tuan pour toutes les discussions enflammées à propos d'architecture, d'anatomie et autres.

Un grand merci à tous les membres de l'UMR AMAP qui sont responsables de l'ambiance conviviale et aux thésards et stagiaires : Patoche, Charlene, Adrien, Lu, Pol, Vincent D, Emile, Murielle, Thomas, Mao, Ariadna, Jia, Maryline, Jinan et aux autres que j'oublie.

Je remercie Alexia Stokes, Thierry Fourcaud et Nick Rowe qui ont participé tous les trois à améliorer les formulations anglaises et qui m'ont fait découvrir d'autres visions de la botanique.

Des remerciements solennels sont adressés au docteur Latreille, au chef des pompiers volontaires de Saint Anicet et à Ronald McDonald pour leur bienveillance envers les études qui se déroulaient sur leurs terrains.

Je salue la pédagogie patiente de Fred Theveny et de Jeff Barczy dans l'explication de raisonnements informatiques complexes.

Je voudrais remercier tous mes étudiants à qui j'espère avoir transmis au moins autant que ce qu'eux m'ont appris.

Merci à tous les amis qui ont rendu ma vie facile pendant ces trois années et celles qui les précédaient.

Je demande enfin pardon pour toutes les plantes que j'ai massacrées pour aboutir aux conclusions formulées dans cette thèse.

Index

I - Introduction

Structure et mode de développement	1
Nécessité d'une approche descriptive <i>in situ</i>	2
Niveaux d'organisation	2
Espèces envahissantes	2
Stratégies de plasticité	4
Analyse architecturale	4
Questions de recherches	4
Structure de la thèse	4
Littérature citée	5

II - Méthodologie générale

Zone d'étude	9
Présentation générale	9
Contexte historique	11
Communautés buissonnantes	11
Choix des sites	11
Espèces étudiées	12
Méthode architecturale	13
Définition de l'architecture végétale	13
Identification des catégories d'axes	13
Unités structurelles et phénomènes de répétition	16
Analyse de l'ontogenèse	17
Variabilité environnementale	18
Procédure et échantillonnage	19
Littérature citée	20

III - Analyse des stratégies architecturales d'exploration verticale : l'exemple de *Rhamnus cathartica*

Titre de l'article : Architectural strategies of *Rhamnus cathartica* L. (Rhamnaceae) in relation to canopy openness

Introduction	23
Materials and methods	24
Plant material	24
Study sites	24
Architectural analysis	25
<i>General principles</i>	25
<i>Selection of growth stages</i>	25
<i>Qualitative and quantitative morphological descriptors</i>	25
Sampling	25
Statistical analysis	25
Results	25
Qualitative architectural analyses	25
<i>Levels of organization</i>	25
<i>Ontogenesis</i>	28
Environment-induced variations	28
Quantitative architectural analyses	28
<i>Axis categories</i>	28
<i>Ontogenic changes in branched complexes</i>	29
<i>Architectural plasticity</i>	30
<i>Axis category parameters</i>	30
<i>Module branching</i>	30
<i>Branching of pseudo-monopodia and branched complexes</i>	30
<i>Flowering frequency</i>	30
Discussion	32
Architecture of the Common Buckthorn	32
Modules' ontogenic and plastic responses	32
Life forms and canopy openness	32
Hypotheses for the plant invasiveness	33
Conclusions	33
Literature cited	34

IV - Analyse des stratégies architecturales d'exploration latérale : l'exemple de *Cornus sericea*

Titre de l'article : Architectural strategies of *Cornus sericea* L. (Cornaceae) a native but invasive shrub of southern Québec, Canada, under an open or a closed canopy

Introduction	37
Materials and methods	38
Plant material	38
Study sites	38
Measurement of vegetation status and canopy openness	38
Architectural analysis	39
<i>General principles</i>	39
<i>Selection of growth stages</i>	39
<i>Plant age</i>	39
<i>Qualitative and quantitative morphological descriptors</i>	39
<i>Graphic expression of the results</i>	39
Sampling	39
Statistical analysis	39
Results	41
Canopy openness and vegetation status	41
Qualitative architectural analyses	41
<i>Stage 1</i>	41
<i>Stage 2</i>	41
<i>Stage 3</i>	41
<i>Stage 4</i>	43
Quantitative architectural analyses	44
<i>Axis categories</i>	44
<i>Intrinsic morphogenetic gradients</i>	45
Number of axes by branched complex	46
Discussion	46
Red osier dogwood architecture	46
Considerations concerning the shrub form of <i>Cornus sericea</i>	47
Variations induced by environment	48
Architectural strategies and implications for invasiveness	49
Conclusions	49
Literature cited	50

V - Analyse des stratégies architecturales d'exploration latérale : l'exemple de *Zanthoxylum americanum*

Titre de l'article : Comportements architecturaux de *Zanthoxylum americanum* L. (Rutaceae) en milieu ouvert et en sous-bois au sud du Québec (Canada)

Introduction	53
Matériel et méthode	54
Espèce étudiée	54
Sites d'étude	54
Analyse architecturale	55
<i>Principes généraux</i>	55
<i>Sélection des stades de croissance</i>	55
<i>Descripteurs morphologiques qualitatifs et quantitatifs</i>	55
Echantillonnage	55
Analyses statistiques	55
Résultats	57
Analyses architecturales qualitatives	57
<i>Niveaux d'organisation caulinaires</i>	57
<i>Ontogenèse</i>	57
Variations induites par l'environnement	60
Analyses architecturales quantitatives	61
<i>Catégories d'axes</i>	61
<i>Evolution des propriétés des axes au cours de l'ontogenèse</i>	61
<i>Entre modules</i>	62
<i>Entre complexes ramifiés</i>	62
<i>Entre drageons</i>	62
<i>Plasticité architecturale</i>	62
<i>Propriétés des catégories d'axes</i>	62
<i>Ramification des modules</i>	62
<i>Fréquence de floraison</i>	64
Discussion	64
Architecture de <i>Zanthoxylum americanum</i>	64
Mouvements morphogénétiques et niveaux d'organisation en milieu ouvert	64
Réponses plastiques	64
Sélection de la forme	65
Conclusion	66
Littérature citée	66

VI - Analyse des relations entre stratégies architecturales et dynamique des populations

Titre de l'article : Etude des relations entre ontogenèse, plasticité architecturale des buissons et dynamique de leur population

Introduction	69
Contexte général et objectifs	69
Structure des buissons et sources de variabilité morphologique	71
La variabilité environnementale impliquée dans la dynamique des populations	72
Questions et hypothèses	72
Matériel	72
Sites d'étude	72
Variabilité morphologique	73
Variabilité environnementale	74
Analyses statistiques	74
Analyse de la phase d'établissement	74
Analyse de la phase de prolifération	75
<i>Parts expliquées par la plasticité phénot. et par l'ontogenèse des buissons dans la prolifération de leur population</i>	75
<i>Relations entre l'environnement et les variables morphologiques explicatives de la prolifération des buissons</i>	76
Résultats	78
Phase d'établissement	78
Structuration spatiale des sites	78
Sélection des variables morphologiques	80
Lien entre plasticité, ontogenèse des plantes et prolifération de leurs populations	80
Déterminisme environnemental des réponses morphologiques	81
Gains explicatifs apportés par la calibration des var. et la prise en compte des niveaux d'orga. supérieurs	81
Discussion	84
Séparation des phases d'établissement et de prolifération	84
Ensemble pour la recherche des variables morphologiques reliées à la prolifération	84
<i>Prise en compte de l'ontogenèse</i>	84
<i>Utilisation des niveaux d'organisation supérieurs</i>	84
Stratégies architecturales des espèces et prolifération de leurs populations	86
Facteurs environnementaux responsables des stratégies architecturales	86
Limites	86
Conclusion	87
Littérature citée	87

VII - Discussion générale

Niveaux d'organisation	90
Composition des modules et signification des catégories d'axes	90
<i>Exploration</i>	90
<i>Colonisation</i>	90
<i>Exploitation</i>	90
<i>Le cas de Rhus typhina</i>	93
Pseudo-monopodes et complexes ramifiés	93
Variabilité morphologique	94
Mouvements morphogénétiques et âge physiologique	94
<i>Mouvement morphogénétique au sein des modules</i>	94
<i>Mouvement morphogénétique au sein des complexes ramifiés</i>	95
<i>Mouvement morphogénétique entre complexes ramifiés</i>	95
<i>Mouvement morphogénétique au-delà des complexes ramifiés</i>	95
Catégories d'axe variantes et invariantes	96
Ontogenèse et plasticité phénotypique	96
<i>Effets cumulés</i>	96
<i>Plasticité ontogénique</i>	96
<i>Niveaux d'organisations supérieurs</i>	96
Comportements architecturaux en milieu ouvert et en sous-bois	96
<i>Exploration verticale induite par les conditions du sous-bois</i>	97
<i>Exploration latérale induite par les conditions du sous-bois</i>	98
Propriétés architecturales et écologie des espèces	98
Stratégie rudérale	99
Stratégie d'évitement	100
Progression verticale	100
Le type biologique buisson	100
Conclusions	101
Littérature citée	102

VIII - Bibliographie générale

105

Annexe A – Architecture de *Rhus typhina*

Niveaux d'organisation	-----	I
Ontogenèse	-----	I
Genres	-----	III
Variations induites par l'environnement lumineux	-----	III

Annexe B – Architecture de *Prunus virginiana*

Niveaux d'organisation	-----	V
Ontogenèse	-----	VII
Variations induites par l'environnement lumineux	-----	VII

Introduction

La forme de vie buissonnante, présente sur l'ensemble de la planète, caractérise 60 % des familles de Dicotylédones et 15 % des familles de Monocotylédones (Cronquist 1981 ; Rundel 1991). Cette grande diversité des buissons s'accompagne d'un rôle écologique majeur. En effet, cette forme de vie domine de nombreux types de végétation tels que maquis désertique, matorral méditerranéen, tundra arctique et alpine, prairie alpine tropicale, lande à bruyères, tourbière, communauté buissonnante sur serpentine, friche, savane buissonnante, végétation des îles océaniques et représente également une proportion significative de la plupart des types de végétation y compris des forêts tropicales humides et sèches (pour une revue, voir Rundel 1991). Le comportement écologique de cette forme de vie s'explique car elle est particulièrement adaptée à une grande variété de stress comme des températures extrêmes, des stress hydriques importants ou encore des milieux très pauvres en nutriments (Rundel 1991 ; Wilson 1995).

Le rôle et la place des buissons dans les écosystèmes, déjà important, tend à s'accroître. En effet, ces plantes adaptées à des milieux fréquemment perturbés, sont favorisées par les perturbations anthropiques que subissent actuellement les paysages telles que : les modifications du régime d'utilisation des terres et de fréquence des feux ou encore par le réchauffement climatique (Rundel 1991 ; Archer *et al.* 1995 ; Wilson 1995 ; Rejmánek et Richardson 1996 ; Bellingham et Sparrow 2000 ; Mouillot *et al.* 2002 ; Simberloff 2010). La déprise agro-pastorale qui s'observe dans tous les pays développés favorise actuellement l'établissement de communautés buissonnantes denses sur les terrains laissés en friche (Meilleur *et al.* 1994 ; Canham *et al.* 1998 ; Benjamin *et al.* 2005). Certaines des espèces buissonnantes qui dominent ces communautés sont même capables de bloquer la succession végétale (Meilleur *et al.* 1994 ; Banasiak et Meiners 2009). Malgré l'importance de comprendre cette forme de vie, il est actuellement difficile d'obtenir une vue d'ensemble partant de la biologie de l'individu et allant jusqu'aux dynamiques des populations chez les buissons.

Structure et mode de développement

Une des questions centrales en écologie concerne l'ensemble de traits que l'organisme doit posséder pour survivre et proliférer dans une localité (Baker 1965 ; Grime 1977 ; Pyšek et Richardson 2007). Certaines propriétés ont été l'objet de nombreuses observations : ce sont principalement la capacité de la plante à produire des propagules et à les disperser, leur taux de survie, la durée de la phase de jeunesse ou encore la plasticité phénotypique des propriétés physiologiques (Schweitzer et Larson 1999 ; Chesson 2000 ; Goodwin *et al.* 2001 ; Kolar et Lodge 2001 ; Sakai *et al.* 2001 ; Lockwood *et al.* 2005). Suite à ces études, nous savons par exemple que les

plantes de début de succession et les plantes proliférantes ont une tendance forte à posséder une bonne tolérance au stress, une durée de vie brève et une mise à fleur rapide avec des graines à forte capacité de dispersion (Grime 1977 ; Rejmánek et Richardson 1996). Cependant la structure et le mode de développement de l'organisme sont rarement pris en considération (Sultan 2004) alors qu'ils sont connus comme des paramètres essentiels dans l'efficacité de la plante à conquérir les espaces disponibles et conditionnent une grande partie des relations compétitives qui s'établissent entre les individus (Nicola et Pickett 1983 ; Ginocchio et Montenegro 1992 ; Bond et Midgley 2001 ; Baret *et al.* 2003, 2004 ; Barthélémy et Caraglio 2007). La connaissance qualitative et quantitative de la structure et du mode de développement est actuellement considérée comme une étape clef pour la compréhension des mécanismes de prolifération (Kolar et Lodge 2001 ; Sakai *et al.* 2001 ; Sultan 2004).

Chez les arbres forestiers par exemple, le rôle de la structure a été mis en évidence dans l'explication de leurs relations compétitives (Oldeman 1990) ou encore de leurs places dans la succession (Millet *et al.* 1998, 1999, 2000). Cette connaissance permet, par exemple, d'associer aux plantes pionnières un ensemble de caractéristiques structurelles propres qui les différencient des arbres de fin de succession (Sanoja 1985 ; Millet *et al.* 2000). Cependant, les buissons, qui ne présentent pas les mêmes intérêts sylvicoles que les arbres et dont la durée de vie est trop longue pour permettre des études expérimentales semblables à celles menées chez les herbacées, ont été très peu étudiés du point de vue de leur propriétés structurelles. Les quelques travaux qui les prennent en considération révèlent pourtant l'importance qu'elles peuvent revêtir dans la mise en place des communautés. Ainsi Küppers (1989) montre la relation existant entre certaines propriétés structurales des buissons et leur place dans la succession végétale : à partir des buissons pionniers qui possèdent un mode de ramification basitone couplé avec des mécanismes d'épitonie, une transformation progressive s'opère jusqu'aux arbustes de fin de succession à mode de ramification mésotone/acrotone avec des mécanismes d'hypotonie. Ginocchio et Montenegro (1992) ont aussi montré que la structure des modules était en relation avec le milieu dans lequel la plante prédomine chez 21 espèces de buissons. Enfin l'aptitude à la propagation végétative est une propriété structurelle liée au mode de vie buissonnant qui conditionne leur mode d'occupation du milieu et notamment leur capacité de prolifération (Kanno et Seiwa 2004). Mais ce mode de propagation est souvent considéré dans sa globalité sans tenir compte des processus ontogéniques qui en sont à l'origine et qui déterminent précisément la nature, le nombre, la disposition et l'établissement des ramets constituant le clone.

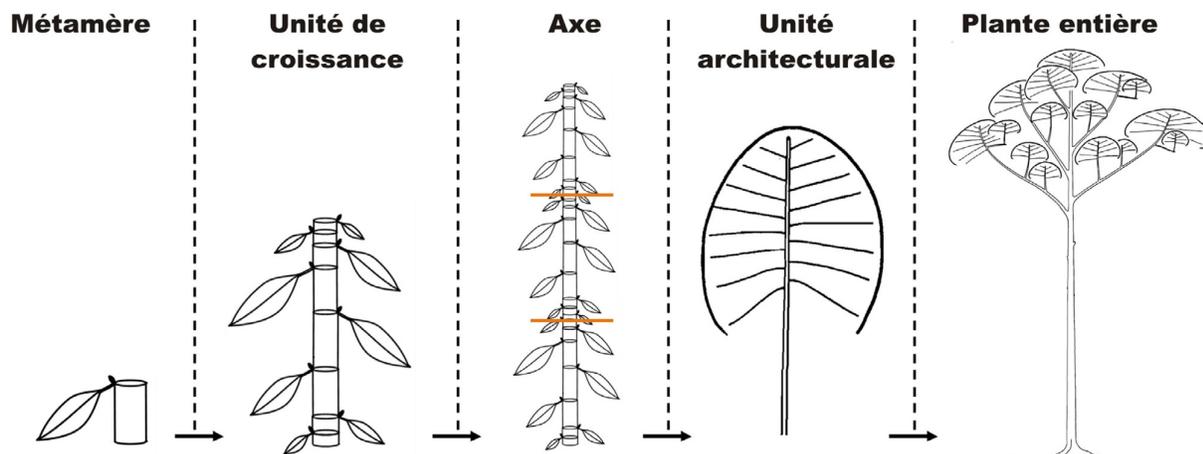


FIGURE 1 Principaux niveaux d'organisation (d'après Edelin 1984 ; Barthélémy 1991 ; Barthélémy et Caraglio 2007).

Nécessité d'une approche descriptive *in situ*

Les approches expérimentales menées sur les premiers stades de développement engendrent des informations précieuses sur les propriétés qui permettent aux buissons de survivre dans un environnement donné immédiatement après l'arrivée des propagules (Yeaton et Bond 1991 ; Holl 1998). En revanche, dans de nombreuses situations ces informations ne sont pas suffisantes pour caractériser la compétition de la plante développée. En effet, la capacité des plantes à modifier leur physiologie/morphologie en fonction de l'environnement, *i.e.* leur plasticité phénotypique (Bradshaw 1965 ; Valladares 2000 ; Pigliucci 2001 ; Sultan 2003 ; Valladares *et al.* 2007) n'est pas équivalente à toutes les étapes de la vie de la plante : les premiers stades de développement étant ceux auxquels la plante est la moins plastique (Chaubert-Pereira *et al.* 2009 ; Coste *et al.* 2009 ; Taugourdeau *et al.* 2011). Ces éléments suggèrent que les propriétés des plantules ne peuvent pas forcément être extrapolées afin de définir les propriétés de la plante entière. Ginocchio et Montenegro (1992) montrent également que les propriétés compétitives des buissons dépendent de l'agencement des modules entre eux impliquant aussi la description d'individus développés. Barnola (1970) insiste également sur cette nécessité d'étudier la plante entière et tout au long de son ontogenèse pour comprendre la compétition des buissons. Ces considérations justifient donc de mener une approche descriptive *in situ* prenant en compte l'intégralité de la structure et du développement des buissons.

Niveaux d'organisation

La problématique des changements d'échelle est récurrente en écologie car : (i) la détection d'un mécanisme ne peut avoir lieu qu'en utilisant des échelles d'observation spatiale et temporelle adaptées ; (ii) l'information extraite doit être traduite de manière efficace pour conserver sa pertinence lors des changements de niveaux d'observation (Field et Ehleringer 1993 ; Körner 1994 ; Jones et Lawton 1995 ; Violle *et al.* 2007). Les plantes, qui sont des organismes modulaires, sont constituées par des répétitions d'unités élémentaires (Fig. 1) telles que le métamère, l'unité de

croissance, l'axe ou l'unité architecturale (Barnola 1970 ; White 1979 ; Barthélémy *et al.* 1991 ; Barthélémy *et al.* 2007). Au sein de chacun de ces niveaux d'organisation ont lieu des transformations morphologiques qui définissent en grande partie la forme des plantes et leurs propriétés compétitives (Nozeran 1978, 1986 ; Barthélémy et Caraglio 2007). Des études menées sur les arbres ont également permis de montrer que les propriétés de ramification de chaque niveau d'organisation jouent des rôles différents pour l'organisation de la plante et son occupation de l'espace (Oldeman 1990 ; Millet *et al.* 1998, 1999, 2000). Sultan (2004) estime même que l'analyse des niveaux structurels et ultra structurels de la plante est un préalable nécessaire à une compréhension de ses réponses de plasticité phénotypique. Ces réflexions soulignent la nécessité de définir chez les buissons les niveaux d'organisation et leurs réponses plastiques qui déterminent la compétition.

Espèces envahissantes

La recherche des attributs expliquant la prolifération des espèces a été très documentée chez les plantes envahissantes. Chez ces espèces qui menacent la biodiversité, causent des problèmes de santé publique et génèrent des pertes économiques importantes (Vitousek *et al.* 1996 ; Mack *et al.* 2000 ; Olden et Poff 2003 ; Pimentel *et al.* 2005), la compréhension des attributs expliquant les capacités envahissantes est une étape à franchir afin de pouvoir prédire et empêcher les invasions (Noble 1989 ; Pyšek 1995 ; Williamson et Fitter 1996 ; Rejmánek 2000 ; Pyšek et Richardson 2007). Les plantes envahissantes constituent de bons modèles d'étude pour l'identification des propriétés développementales associées à la compétition car : (i) leur compréhension pourrait apporter des moyens de limiter leur impact négatif ; (ii) leur prolifération est le reflet de leur avantage compétitif sur les autres espèces présentes dans le milieu ; (iii) leur étude est facilitée en raison de leur abondance au sein des paysages.

Au cours de leur synthèse sur les invasions par des espèces envahissantes exotiques, Theoharides et Dukes (2007) ont identifié quatre phases intervenant lors du processus d'invasion (Fig.2) :

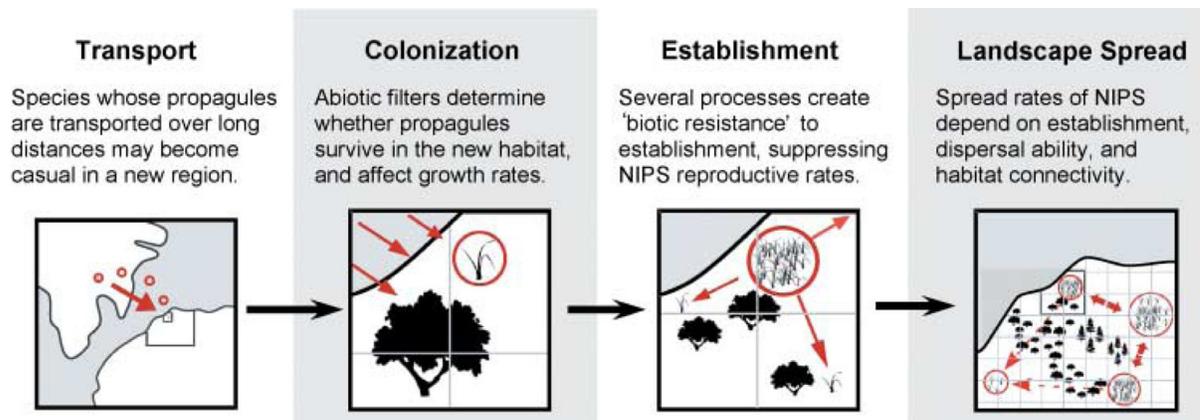


FIGURE 2 Phases d'invasion chez des plantes envahissantes et exotiques (Theoharides et Dukes 2007)

- *Transport* : l'espèce est introduite dans un milieu nouveau.
- *Colonisation* : l'espèce survit dans ce milieu.
- *Etablissement* : l'espèce installe des populations viables.
- *Prolifération* : l'espèce se répand et exclut les autres espèces présentes.

Williamson et Fitter (1996) ont montré que chez 1777 espèces de Gymnospermes et d'Angiospermes qui ont été transportées en Grande-Bretagne, les probabilités associées au franchissement de chacune de ces étapes est d'environ 10 % (Williamson et Fitter 1996). Groves (2002) confirme cette règle après l'analyse de 2681 espèces introduites en Australie. Même si le succès des espèces à chacune de ces étapes dépend de leurs attributs biologiques, les propriétés

végétatives des plantes sont plus particulièrement impliquées dans les deux dernières phases d'invasion (Sharma *et al.* 2005 ; Theoharides et Dukes 2007).

Historiquement les plantes n'étaient considérées envahissantes que sous la condition qu'elles soient exotiques dans le territoire considéré. De plus en plus d'auteurs reconnaissent actuellement l'existence d'espèces envahissantes natives (cf. Encadré 1) qui, bien que naturellement contrôlées dans les milieux non perturbés, envahissent les milieux suite aux perturbations anthropiques (Alpert *et al.* 2000 ; Thompson *et al.* 2001 ; Simberloff 2010). Ces espèces sont particulièrement intéressantes pour l'analyse des propriétés végétatives associées à la compétition de la plante. En effet, les premières phases associées à l'invasion par des plantes exotiques ne

Encadré 1 - Invasion et exotisme

La reconnaissance des plantes envahissantes natives est relativement récente, nous aborderons donc brièvement ce point. Historiquement, les espèces considérées comme envahissantes étaient obligatoirement des espèces exotiques. A l'issue de sa synthèse portant sur 1072 articles, Pyšek (1995) propose la définition suivante de l'espèce envahissante :

“Invasive species is an alien the distribution and/or abundance of which in the wild is in the process of increasing regardless of habitat.”

Dans le référentiel terminologique que propose Pyšek, les plantes natives qui présentent le même comportement sont dites proliférantes (*expanding*). Cette définition qui intègre le caractère exotique présente des dangers sur le plan conceptuel et sur le plan pratique. Plusieurs études ont permis de démontrer que les espèces envahissantes exotiques et natives possèdent des attributs de croissance ou de reproduction indiscernables (Robinson *et al.* 1995 ; Thompson *et al.* 1995 ; Tilman 1997 ; Crawley *et al.* 1999 ; Levine et D'Antonio 1999 ; Davis *et al.* 2010 ; Thompson *et al.* 2001 ; Vilà et Weiner 2004). En plus de posséder des caractères communs, les conséquences sur le blocage de la succession et sur la perte de la biodiversité sont les mêmes de la part des espèces natives et exotiques (Huston 1994 ; Levine et D'Antonio 1999).

L'une des méthodes couramment employée en biologie des invasions est de comparer par paire les propriétés de plantes envahissantes à des plantes non envahissantes afin de faire émerger les attributs permettant l'invasion. Considérer dans de telles comparaisons deux plantes envahissantes, l'une exotique et l'autre native, modifierait la question pour la faire tendre vers : quels sont les attributs d'une plante exotique ? D'autre part, le fait d'analyser uniquement les plantes envahissantes exotiques risque d'aboutir à une surestimation de l'importance des traits conférant un avantage aux plantes lors de leur déplacement et donc en contrepartie de sous-estimer la part associée à la compétition et aux autres mécanismes sur lesquels reposent les invasions. Enfin, lier dans la définition invasion et l'exotisme, entraîne inévitablement de nombreux débats autour de la notion d'exotisme que nous ne commenterons pas.

Plus récemment, Alpert *et al.* (2000), à l'issue d'une revue sur les mécanismes d'invasions, proposent la définition suivante :

“We will define an invasive species as one that both spreads in space and has negative effects on species already in the space it enters.”

Les auteurs insistent par la suite sur la dissociation du caractère envahissant et du statut natif ou exotique. Au cours de ce travail de thèse, la définition d'Alpert sera utilisée lorsqu'il s'agira de plantes envahissantes.

s'appliquent pas chez ces plantes restreignant ainsi le nombre d'hypothèses susceptibles d'expliquer leur succès.

Stratégies de plasticité

Plusieurs études ont suggéré que la plasticité phénotypique plus importante des plantes envahissantes (Funk 2008 ; Davidson *et al.* 2011) leur conféraient un avantage compétitif par rapport aux autres espèces (Baker 1965 ; Schweitzer et Larson 1999 ; Richards *et al.* 2006 ; Muth et Pigliucci 2007). Les plantes envahissantes peuvent profiter de la plasticité phénotypique de trois manières différentes (Novoplansky 2002 ; Richards *et al.* 2006) : les espèces peuvent voir leur valeur sélective (*fitness*) augmentée quand les conditions environnementales sont favorables (stratégie *Master-of-some*) ; elles peuvent présenter une réduction de valeur sélective moins importante que les autres espèces lorsque les conditions environnementales sont défavorables (stratégie *Jack-of-all-trade*) ; ou peuvent profiter des deux situations (stratégie *Jack-and-master*). D'après Davidson *et al.* (2011), les espèces qui expriment la stratégie *Jack-and-master* devraient posséder les propriétés de la mauvaise herbe idéale (*Ideal Weed*) définie par Baker (1965) comme robuste quand les conditions sont défavorables et capable d'une bonne réactivité quand les conditions sont favorables.

Les buissons, considérés comme phénotypiquement très plastiques, sont connus pour changer de comportement lorsqu'ils passent d'un habitat à un autre (Child *et al.* 1981 ; Huber et Stuefer 1997 ; Valladares *et al.* 2000). On sait que l'architecture d'une espèce peut être largement modulée par les conditions de l'environnement (Grosfeld *et al.* 1999 ; Barthélémy *et al.* 2007) mais on a encore peu d'informations sur les modifications structurelles dont sont capables les buissons et sur l'impact de ces changements sur leur prolifération.

Analyse architecturale

L'analyse architecturale (*sensu* Hallé et Oldeman 1970) permet de répondre aux besoins précédemment identifiés à l'échelle individuelle. En effet, elle permet de définir *in situ*, la nature et l'arrangement relatif de chacune des unités structurelles de la plante entière et d'étudier ensuite leur mise en place au cours du temps (Barthélémy et Caraglio 2007). Millet *et al.* (1998) estiment que cette approche est la seule actuellement disponible qui permette de considérer les attributs de la plante d'une manière holistique et dynamique. L'analyse architecturale permet, *in fine*, de discriminer, dans la mise en place de la structure de la plante, la part déterminée de manière endogène de celle exprimée en réponse à des stimuli environnementaux (pour une revue, voir Barthélémy et Caraglio 2007). Depuis 40 ans, les concepts architecturaux qui n'ont cessé de se développer ont permis d'analyser efficacement l'architecture des arbres tropicaux et tempérés (Hallé *et al.* 1978 ; Edelin 1981 ; Caraglio et Edelin 1990 ; Nicolini 1998 ; Grosfeld *et al.* 1999 ; Millet *et al.* 1999 ; Sabatier et Barthélémy 1999 ; Stecconi *et al.* 2000), des lianes (Cremers 1973 ; Coudurier 1992 ; Caballé 1998), des herbes (Jeannoda-Robinson 1977 ; Blanc 1978 ; de Castro e Santos 1981 ; Cremers et Edelin 1995 ; Bonnet *et al.* 2009), des héli-épiphytes (Prosperi *et al.* 1995, 2001) ou encore des systèmes racinaires (Atger et

Edelin 1994a,b ; Jourdan et Rey 1997a,b ; Charles-Dominique *et al.* 2009). Le faible nombre d'études architecturales qui ont porté sur les buissons (Ginocchio et Montenegro 1992 ; Corradini *et al.* 2002 ; Puntieri *et al.* 2002 ; Kawamura et Takeda 2004) constituent une justification supplémentaire à l'entreprise de ce travail sur l'architecture des buissons.

Questions de recherche

L'objectif de mes travaux de thèse a été d'analyser l'implication de l'architecture des buissons sur la prolifération de leurs populations. Cette problématique nous a menés à décomposer le questionnement de la manière suivante :

A l'échelle individuelle,

- Quelles sont les règles développementales responsables de la mise en place des buissons ?
- A quels niveaux d'organisation intervient la plasticité phénotypique des buissons ?
- Quels sont les niveaux d'organisation responsables de la compétition chez les buissons ?

A l'échelle des populations,

- Peut-on définir des marqueurs simples rendant compte à l'échelle des populations de l'ontogenèse des buissons et de leur plasticité phénotypique individuelle ?
- Quels sont les poids relatifs de l'ontogenèse et de la plasticité individuelle pour expliquer la prolifération des populations ?
- Quelles sont les stratégies individuelles permettant la prolifération des populations ?

Structure de la thèse

La thèse est présentée sous la forme d'une thèse par article. Les différents chapitres qui la composent sont donc organisés et formatés à la manière d'articles qui ont ou seront publiés dans des revues scientifiques. Cette particularité justifie l'emploi de l'anglais dans deux chapitres correspondant à des travaux publiés sur *Cornus sericea* L. (Cornaceae) et en cours de soumission sur *Rhamnus cathartica* L. (Rhamnaceae).

Nous avons jugé nécessaire d'ajouter un chapitre de méthodologie générale présentant des éléments concernant les sites étudiés, le matériel biologique, la méthode employée et l'échantillonnage réalisé que la présentation des chapitres sous forme d'article ne nous permettait pas d'aborder dans le détail.

Les recherches ont été décomposées en trois volets :

- *l'analyse des stratégies architecturales d'exploration verticale*. Cette analyse est illustrée par l'étude détaillée des comportements architecturaux individuels de *Rhamnus cathartica* L.
- *l'analyse des stratégies architecturales d'exploration latérale*. Cette analyse est illustrée par l'étude détaillée des comportements architecturaux individuels de *Cornus sericea* L. et de *Zanthoxylum americanum* Mill. (Rutaceae).

- *L'analyse des relations entre stratégies architecturales et dynamique des populations chez les buissons.* Cette analyse consiste en l'étude des conséquences pour la dynamique des populations des stratégies architecturales individuelles chez les trois buissons étudiés précédemment et chez *Prunus virginiana* L. (Rosaceae) et *Rhus typhina* L. (Anacardiaceae).

Enfin nous proposerons une discussion générale reprenant l'ensemble des points abordés au cours de cette thèse.

LITTERATURE CITEE

- Alpert P, Bone E, Holzapfel C. 2000.** Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **3**: 52–66.
- Archer S. 1994.** Woody plant encroachment into southwestern grasslands and savannas: Rates, patterns and proximate causes. Ecological implications of livestock herbivory in the West. Vavra M, Laycock WA, Pieper RD. Denver, Society for Range Management: 13–68.
- Atger C, Edelin C. 1994a.** Premières données sur l'architecture comparée des systèmes racinaires et caulinaires. *Canadian Journal of Botany* **72**: 963–975.
- Atger C, Edelin C. 1994b.** Stratégies d'occupation du milieu souterrain par les systèmes racinaires des arbres. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* **49**: 343–356.
- Baker HG. 1965.** Characteristics and modes of origin of weeds. In: Baker HG, Stebbins GL, eds. The genetics of colonizing species. New York: Academic Press, 147–169.
- Banasiak SE, Meiners SJ. 2009.** Long term dynamics of *Rosa multiflora* in a successional system. *Biological Invasions* **11**: 215–224.
- Baret S, Nicolini E, Le Bourgeois T, Strasberg D. 2003.** Developmental patterns of the invasive bramble (*Rubus alceifolius* Poirlet, Rosaceae) in Réunion Island: an architectural and morphometric analysis. *Annals of Botany* **91**: 1–10.
- Barnola P. 1970.** Recherches sur le déterminisme de la basitonie chez le framboisier (*Rubus idaeus* L.). *Annales des Sciences Naturelles, Botanique, Paris* **11**: 129–152.
- Barthélémy D. 1991.** Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. *Acta Biotheoretica* **39**: 309–323.
- Barthélémy D, Caraglio Y. 2007.** Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of botany* **99**: 375–407.
- Bellingham PJ, Sparrow AD. 2000.** Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* **89**: 409–416.
- Benjamin K, Domon G, Bouchard A. 2005.** Vegetation composition and succession of abandoned farmland: effects of ecological, historical and spatial factors. *Landscape Ecology* **20**: 627–647.
- Blanc P. 1978.** *Aspects de la ramification des aracées tropicales.* PhD Thesis, Université Paris VI, France.
- Bond WJ, Midgley JJ. 2001.** Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *TRENDS in Ecology and Evolution* **16**: 45–51.
- Bonnet P, Barthélémy D, Schuiteman A, Svengsuksa B. 2002.** Remarkable growth pattern in *Chrysoglossum ornatum* Blume and observations in related species. *Comptes Rendus Biologie* **332**: 15–24.
- Bradshaw AD. 1965.** Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* **13**: 115–155.
- Caballé G. 1998.** Le port autoportant des lianes tropicales : une synthèse des stratégies de croissance. *Canadian Journal of Botany* **76**: 1703–1716.
- Canham CD, Hill JD, Berkowitz AR, Ostfeld RS. 1998.** Ecological perspectives on tree invasion in rights-of-way: quantifying variation among communities in resistance to tree invasion. *Fifth International Symposium on Environmental concerns in right-of-way management*, Montréal, Québec (Canada).
- de Castro e Santos A. 1981.** *L'appareil végétatif des monocotylédons. Un essai de synthèse.* PhD Thesis, Université Montpellier II, France.
- Charles-Dominique T, Mangenet T, Rey H, Jourdan C, Edelin C. 2009.** Architectural analysis of root system of sexually vs. vegetatively propagated yam (*Dioscorea rotundata* Poir.), a tuber monocot. *Plant and Soil* **317**: 61–77.
- Chaubert-Pereira F, Caraglio Y, Lavergne C, Guédon Y. 2009.** Identifying ontogenetic, environmental and individual components of forest tree growth. *Annals of Botany* **104**: 883–896.
- Chesson P. 2000.** Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**: 343–366.
- Child R, Morgan DC, Smith H. 1981.** Control of development in *Chenopodium album* L. by shadelight – The effect of light quality (Red:Far Red ratio) on morphogenesis. *New Phytologist* **89**: 545–555.
- Cremers G. 1973.** Architecture de quelques lianes d'Afrique tropicale. *Candollea* **28**: 249–280.
- Corradini P, Edelin C, Bruneau A, Bouchard A. 2002.** Architectural and genotypic variation in the clonal shrub *Taxus canadensis* as determined from random amplified polymorphic DNA and amplified fragment length polymorphism. *Canadian Journal of Botany* **80**: 205–219.
- Coste S, Roggy J-C, Garraud L, Heuret P, Dreyer E. 2009.** Does ontogeny modulate irradiance-elicited plasticity of leaf traits in saplings of rain-forest tree species? A test with *Dicorynia guianensis* and *Tachigali melinonii* (Fabaceae, Caesalpinioideae). *Ann. For. Sci.* **66**: 709.
- Coudurier T. 1992.** *Sur la place des lianes dans la forêt guyanaise. Une approche qui utilise l'architecture végétale.* PhD Thesis, Université Montpellier II, France.
- Crawley MJ, Brown SL, Heard MS, Edwards GR. 1999.** Invasion-resistance in experimental grassland

- communities: species richness or species identity? *Ecology Letters* **2**: 140-148.
- Cremers G, Edelin C. 1995.** Etude de l'architecture aérienne de quelques plantes tropicales à ramification basitone : vers une révision su modèle de Tomlinson. *Canadian Journal of Botany* **73**: 1490-1503.
- Cronquist A. 1981.** *An integrated system of classification of flowering plants*, New York: Columbia University Press.
- Davidson AM, Jennions M, Nicotra AB. 2011.** Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptative? A meta-analysis. *Ecology Letters* **14**: 419-431.
- Davis MA, Grime JP, Thompson K. 2000.** Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* **88**: 528-534.
- Edelin C. 1981.** Quelques aspects de l'architecture végétative des Conifères. *Bulletin de la Société Botanique de France, Lettres Botaniques* **128**: 177-188.
- Field CB, Ehleringer JR. 1993.** *Scaling physiological processes: leaf to globe*, San Diego: Academic Press.
- Funk JL. 2008.** Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment. *Journal of Ecology* **96**: 1162-1173.
- Ginocchio R, Montenegro G. 1992.** Interpretation of metameric architecture in dominant shrubs of the Chilean matorral. *Oecologia* **90**: 451-456.
- Goodwin BJ, McAllister AJ, Fahrig L. 1999.** Predicting invasiveness of plant species based on biological information. *Conservation Biology* **13**: 422-426.
- Grime JP. 1977.** Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* **111**: 1169-1194.
- Grosfeld J, Barthélémy D, Brion C. 1999.** Architectural variations of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (Araucariaceae) in its natural habitat. The evolution of plant architecture. Kurmann MH and H. AR, Kew: Royal Botanic Gardens: 109-122.
- Groves RH. 2002.** The impacts of alien plants in Australia. *Biological invasions. Economic and environmental costs of alien plants, animal and microbe species*. Pimentel D, CRC Press: 369.
- Hallé F, Oldeman RAA. 1970.** *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*, Paris: Masson.
- Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB. 1978.** *Tropical trees and forests - An architectural analysis*, Berlin, Springer.
- Holl KD. 1998.** Effects of above- and below-ground competition of shrubs and grass on *Calophyllum brasiliense* (Camb.) seedling growth in abandoned tropical pasture *Forest Ecology and Management* **109**: 187-195.
- Huber H, Stuefer JF. 1997.** Shade-induced changes in the branching pattern of a stoloniferous herb: functional response or allometric effect? *Oecologia* **110**: 478-486.
- Huston MA. 1994.** *Biological Diversity. The Coexistence of Species on Changing Landscapes*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Jeannoda-Robinson V. 1977.** *Contribution à l'étude de l'architecture des herbes*. PhD Thesis, Université Montpellier II, France.
- Jones CG, Lawton JH. 1995.** *Linking species and ecosystems*, London: Chapman and Hall Inc.
- Jourdan C, Rey H. 1997a.** Architecture and development of the oil-palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) root system. *Plant and Soil* **189**: 33-48.
- Jourdan C, Rey H. 1997b.** Modelling and simulation of the architecture and development of the oil-palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) root system. I. The model. *Plant and Soil* **190**: 217-233.
- Kanno H, Seiwa K. 2004.** Sexual vs. vegetative reproduction in relation to forest dynamics in the understorey shrub, *Hydrangea paniculata* (Saxifragaceae). *Plant Ecology* **170**: 43-53.
- Kawamura K, Takeda H. 2004.** Rules of crown development in the clonal shrub *Vaccinium birtum* in a low-light understorey: a quantitative analysis of architecture. *Canadian Journal of Botany* **82**: 329-339.
- Kolar CS, Lodge DM. 2001.** Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 199-204.
- Körner C. 1994.** Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups. *Biodiversity and ecosystem function*. Schulze E-D and Mooney HA. Berlin, Springer: 117-140.
- Küppers M. 1989.** Ecological significance of above-ground architectural patterns in woody plants: a question of cost-benefit relationships. *Tree* **4**: 375-379.
- Levine JM, D'Antonio CM. 1999.** Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* **87**: 15-26.
- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn T. 2005.** The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* **20**: 223-228.
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA. 2000.** Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, and Control *Ecological Applications* **10**: 689-710.
- Meilleur A, Véronneau H, Bouchard A. 1994.** Shrub communities as inhibitors of succession in southern Quebec. *Environmental Management* **18**: 907-921.
- Millet J, Bouchard A, Edelin C. 1998.** Plant succession and tree architecture: an attempt at reconciling to scales of analysis of vegetation dynamics. *Acta biotheoretica* **46**: 1-22.
- Millet J, Bouchard A, Edelin C. 1999.** Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest. *Ecoscience* **6**: 187-203.
- Millet J, Bouchard A, Edelin C. 2000.** Lien fonctionnel entre la dynamique de développement de l'arbre et la dynamique successionele de la forêt. *Tree* **2000**: 31-37.
- Mouillot F, Rambal S, Joffre R. 2002.** Simulating climate change impacts on fire frequency and vegetation dynamics in a Mediterranean-type ecosystem. *Global Change Biology* **8**: 423-437.

- Muth NZ, Pigliucci M. 2007.** Implementation of a novel framework for assessing species plasticity in biological invasions: responses of *Centaurea* and *Crepis* to phosphorus and water availability. *Journal of Ecology* **95**: 1001-1013.
- Nicola A, Pickett STA. 1983.** The adaptive architecture of shrub canopies : leaf display and biomass allocation in relation to light environment. *New Phytologist* **93**: 301-310.
- Nicolini E. 1998.** Architecture et gradients morphogénétiques chez de jeunes hêtres (*Fagus sylvatica* L. Fagaceae) en milieu forestier. *Canadian Journal of Botany* **76**: 1232-1244.
- Noble I. 1989.** Attributes of invaders and the invading process: terrestrial and vascular plants. In : Drake JA, di Castri F, Groves RH, Kruger FJ, Rejmánek M, Williamson M eds. Biological invasions: a global perspective. Chichester : Wiley, 301-314.
- Novoplansky A. 2002.** Developmental plasticity in plants: implications of noncognitive behavior. *Evolutionary Ecology* **16**: 177-188.
- Nozeran R. 1978.** Réflexions sur les enchaînements de fonctionnements au cours du cycle des végétaux supérieurs. *Bulletin de la Société Botanique de France* **125**: 263-280.
- Nozeran R. 1986.** Le mouvement morphogénétique spécialement chez les végétaux supérieurs pérennes. *Naturalia monspeliensis* 415-430.
- Oldeman RAA. 1990.** *Elements of sylvology*, Berlin: Springer Verlag.
- Olden JD, Poff LR. 2003.** Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *American Naturalist* **162**: 442-460.
- Pigliucci M. 2001.** *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*, Baltimore: John Hopkins University Press.
- Pimentel D, Zuniga R, Morrison D. 2005.** Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics* **52**: 273-288.
- Prosperi J, Edelin C, Michaloud G. 1995.** Modalités d'occupation de l'espace aérien par les hémipiphytes : rôle de la réitération caulinaire. *Terre et Vie* **50**: 167-187.
- Prosperi J, Caballé G, Caraglio Y. 2001.** Lianas and hemiepiphytes: distribution, development, and adaptations. *Selbyana* **22**: 197-212.
- Puntieri J, Steconni M, Barthélémy D. 2002.** Preformation and neof ormation in shoots of *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oerst. (Nothofagaceae) shrubs from northern Patagonia. *Annals of Botany* **89**: 665-673.
- Pyšek P. 1995.** On the terminology used in plant invasion studies. *Plant Invasions - General Aspects and Special Problems*. Pyšek P, Prach K, Rejmánek M, Wade M. Amsterdam, The Netherlands, SPB Academic publishing: 71-81.
- Pyšek P, Richardson DM. 2007.** Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? In: Nentwig W, ed. Biological invasions, Ecological studies. Berlin and Heidelberg: Springer-Verlag , 97-126.
- Rejmánek M, Richardson DM. 1996.** What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* **77**: 1655-1661.
- Rejmánek M. 2000.** Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecology* **25**: 497-506.
- Richards CL, Bossdorf O, Muth NZ, Gurevitch J, Pigliucci M. 2006.** Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions *Ecology Letters* **9**:981-993.
- Robinson GR, Quinn JF, Stanton ML. 1995.** Invasibility of experimental habitat islands in a California winter annual grassland. *Ecology* **76**: 786-794.
- Rundel PW. 1991.** Shrub life forms. In : Mooney HA, Winner WE, Pell EJ, Chu E eds. Responses of Plants to Multiple Stresses. New York : Academic Press, 345-370.
- Sabatier S, Barthélémy D. 1999.** Growth dynamics and morphology of annual shoots, according to their architectural position, in young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae). *Annals of Botany* **84**: 387-392.
- Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS et al. 2001.** The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **32**: 305-332.
- Sanoja E. 1985.** Contribution à la définition des arbres pionniers des tropiques humides. Mémoire de DEA, Université Montpellier II, France.
- Schweitzer JA, Larson K. 1999.** Greater morphological plasticity of exotic honeysuckle species may make them better invaders than native species. *Journal of the Torrey Botanical Society* **126**: 15-23.
- Sharma GP, Raghubanshi AS, Singh JS. 2005.** *Lantana* invasion: an overview. *Weed Biology and Management* **5**: 157-165.
- Simberloff D. 2010.** Invasive species. In : Sohdi NS, Ehrlich PR eds. Conservation biology for all. Oxford : Oxford University Press, 131-152.
- Steconni M, Puntieri JG, Barthélémy D. 2000.** Annual shoot-growth in *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oersted (Nothofagaceae) from northern Patagonia. *Trees* **14**: 289-296.
- Sultan SE. 2003.** Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution & Development* **5**: 25-33.
- Sultan SE. 2004.** Promising directions in plant phenotypic plasticity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **6**: 227-233.
- Taugourdeau O, Chaubert-Pereira F, Sabatier S, Guédon Y. 2011.** Deciphering the developmental plasticity of walnut saplings in relation to climatic factors and light environment. *Journal of Experimental Botany* – Online version 1-18.
- Theoharides KA, Dukes JS. 2007.** Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytologist* **176**: 256-273.

- Thompson K, Hodgson JG, Rich TCG. 1995.** Native and alien invasive plants: more of the same? *Ecography* **18**: 390-402.
- Thompson K, Hodgson JG, Grime P, Burke MJW. 2001.** Plant traits and temporal scale: evidence from a 5-year invasion experiment using native species. *Journal of Ecology* **89**: 1054-1060.
- Tilman D. 1997.** Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* **78**: 81-92.
- Valladares F, Wright SJ, Lasso E, Kitajima K, Pearcy RW. 2000.** Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamian rainforest. *Ecology* **81**: 1925-1936.
- Valladares F, Gianoli E, Gomez JM. 2007.** Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New phytologist* **176**: 749-763.
- Vilà M, Weiner J. 2004.** Are invasive plant species better competitors than native plant species? – evidence from pari-wise experiments. *Oikos* **105**: 229-238.
- Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007.** Let the concept of trait be functional ! *Oikos* **116**: 882-892.
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Westbrooks R. 1996.** Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* **84**: 468-478.
- White J. 1979.** The plant as a metapopulation. *Annual review of Ecology and Systematics* **10**: 109-145.
- Williamson MH, Fitter A. 1996.** The characteristics of successful invaders. *Biological Conservation* **78**: 163-170.
- Wilson BF. 1995.** Shrub stems: form and function. In : Gartner D ed. Plant stems : physiology and functional morphology. New York : Academic Press, 91-102.
- Yeaton RI, Bond WJ. 1993.** Competition between two shrub species: dispersal differences and fire promote coexistence. *The American Naturalist* **138**: 328-341.

Méthodologie générale

ZONE D'ETUDE

Présentation générale

La région dans laquelle se déroulent nos recherches est la Municipalité Régionale de Comté (MRC) du Haut Saint-Laurent au sud de la province de Québec (Fig. 1). Cette région a été choisie car depuis les années 1980 une réflexion est menée sur la configuration de la végétation afin d'obtenir des méthodes de gestion raisonnée et de prédire son devenir. Au cours des études précédentes, des communautés de plantes buissonnantes en pleine expansion ont été identifiées sur les terrains laissés en friche (Benjamin *et al.* 2005). Des études pluridisciplinaires ont permis de

caractériser finement un grand nombre de facteurs et de processus reliés à la dynamique végétale. Nous disposons sur l'ensemble de la zone d'étude d'informations sur les types de dépôts géomorphologiques (Globensky 1987 ; Bariteau 1988), l'histoire d'utilisation des terres depuis 150 ans (Bouchard *et al.* 1989 ; Bouchard et Domon 1997 ; Paquette et Domon 1997 ; Pan *et al.* 1999 ; Domon et Bouchard 2007), la dynamique des forêts et des arbustaies (Cogliastro *et al.* 1997 ; Mercier *et al.* 2001 ; Pan *et al.* 2001 ; Aubin *et al.* 2008), les aspects sociologiques influençant la dynamique végétale (Paquette et Domon 2001, 2003 ; Benjamin *et al.* 2007, 2008) et enfin d'études visant à confronter l'influence de chacun de ces facteurs (Domon *et al.* 1993 ; de Blois *et al.* 2001, 2002 ; Benjamin *et al.* 2005).

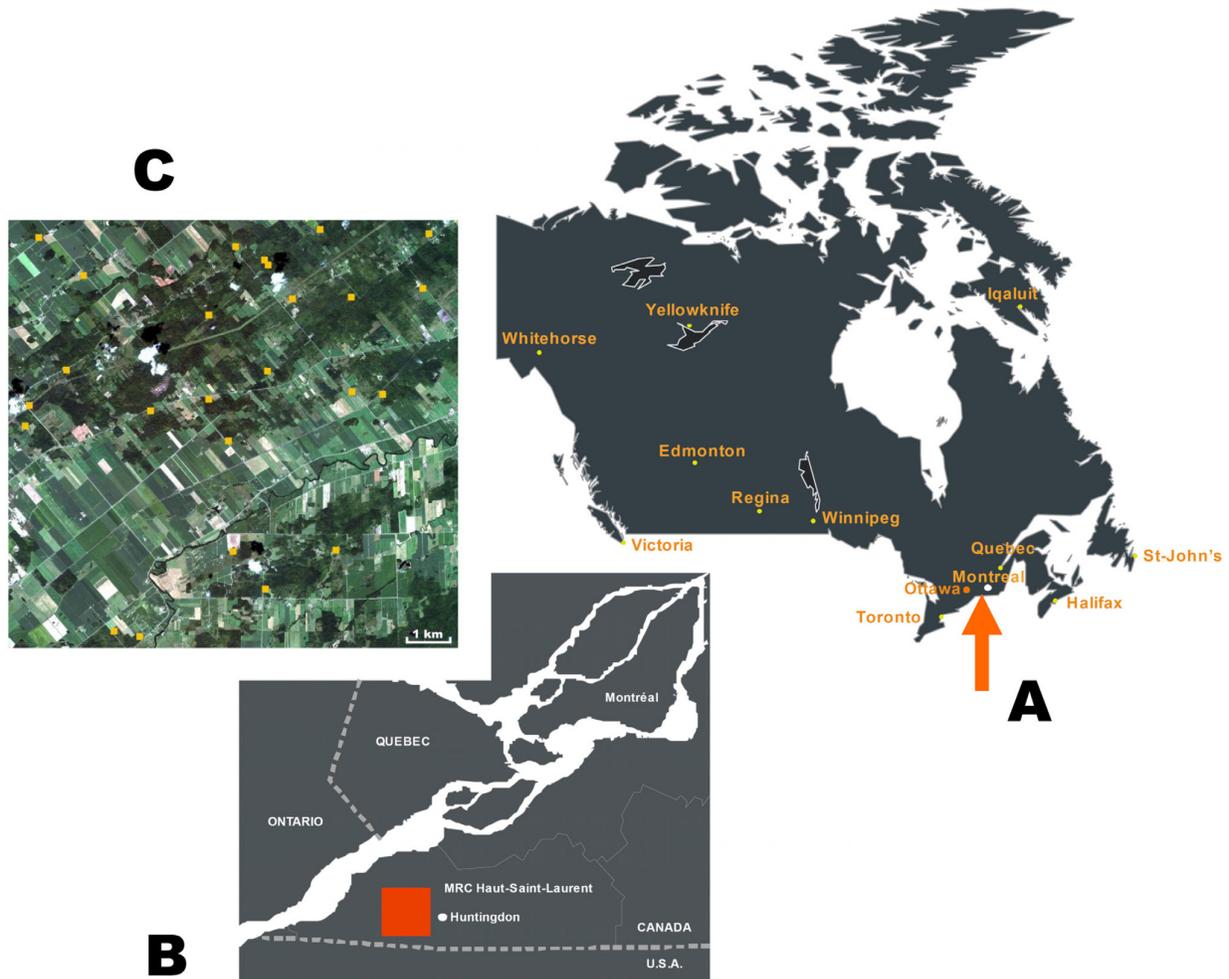


FIGURE 1 Localisation de la zone d'étude et des sites échantillonnés : A la flèche orange indique la localisation de la zone d'étude au sein du Canada ; B le carré orange délimite la zone d'étude dans la région (MRC du Haut-Saint-Laurent) ; C chaque point orange représente un site échantillonné.

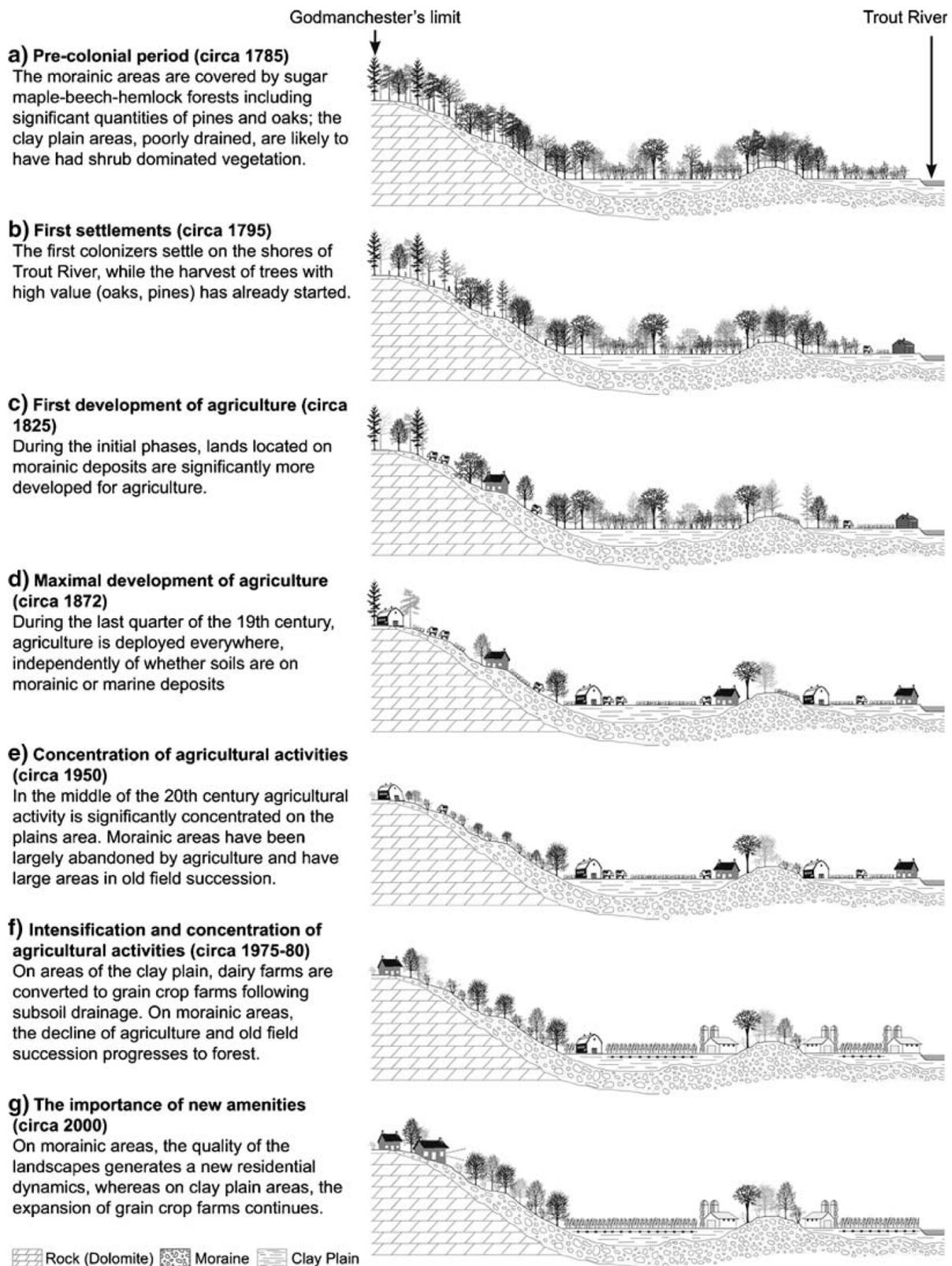


FIGURE 2 Illustration schématique de la dynamique du paysage depuis la période précoloniale (1785) à l'an 2000 (Domon et Bouchard 2007)

Cette région possède un climat continental humide. Les précipitations annuelles sont comprises entre 940 et 1100 mm d'eau et la température annuelle moyenne est de 6,5°C avec en moyenne -10°C en janvier et 20,8°C en juillet (Environment Canada 2001. Normales et moyennes climatiques au Canada 1971-2000. URL: <http://climate.weatheroffice.ec.gc.ca>). Le socle géologique est constitué de dolomies de Beekmantown et de grès de Postdam (Globensky 1987). Les dépôts de surface sont principalement des dépôts morainiques et des dépôts marins. Cette région est située dans le domaine climacique de l'érablière à Caryer cordiforme, les forêts mésiques sont dominées par *Acer saccharum* Marsh., accompagné de *Carya cordiformis* (Wang.) K Koch, *Ostrya virginiana* K Koch, *Tilia americana* L., *Fagus grandifolia* Ehrh. et *Tsuga canadensis* Carrière (Bouchard et Brisson 1996).

Contexte historique

Le contexte historique de la région est particulièrement important pour comprendre la dynamique de la végétation actuelle. En effet, nous observons dans cette région un réaménagement relativement récent des terres. La colonisation de ces terres a débuté pendant le 19^{ème} siècle (Fig. 2) et a entraîné une exploitation intensive des forêts suivie d'une expansion rapide de l'agriculture (Simard et Bouchard 1996 ; Bouchard et Domon 1997 ; Brisson et Bouchard 2003). Après une longue période d'élevage pour la production laitière, l'activité dans la région s'est concentrée sur la production céréalière dans les années 1970 (Domon *et al.* 1993) suite à l'utilisation du drainage des sols (Pan *et al.* 1999). A partir de cette période, les sites morainiques (Fig. 3) qui présentent une quantité de pierres plus importantes ont été abandonnés ou réservés au pâturage, tandis que la production céréalière s'est fortement concentrée sur les sites à dépôts marins (Benjamin *et al.* 2005 ; Domon et Bouchard 2007).

Communautés buissonnantes

Aujourd'hui, les terres abandonnées dans cette région représentent environ 70 % de la surface totale. Une grande majorité de ces sites occupent des dépôts morainiques et sont actuellement à un stade forestier, cependant 10 à 15 % des terres sont recouvertes par des peuplements de buissons (Pan *et al.* 2001). Parmi ces peuplements, Benjamin *et al.* (2005) ont identifiés deux communautés buissonnantes majoritaires :

- (1) Les communautés buissonnantes épineuses présentes sur des sols morainiques ayant un bon drainage (sites sablonneux). Elles se développent généralement sur des sites abandonnés depuis les années 1970 en raison de leur forte proportion de pierres. Leur canopée est généralement fermée. Ces sites étaient en majorité utilisés pour le pâturage. Les espèces buissonnantes dominantes de ces communautés sont *Zanthoxylum americanum* Mill., *Prunus virginiana* L., *Rhamnus cathartica* L. et *Crateagus* sp.
- (2) Les communautés buissonnantes basses présentes sur des sols à dépôt marins ayant un faible drainage. Les sites sur lesquelles elles se développent ont été abandonnés récemment après une utilisation pour la production céréalière. Leur canopée est généralement ouverte et les

espèces buissonnantes majoritaires sont *Spirea alba* du Roi, *Salix alba* L., *Salix bebbiana* Sarg., *Salix discolor* Muhl. et *Cornus sericea* L. (syn. *stolonifera*).

Choix des sites

La zone d'étude est un carré de 10 km de côté correspondant à une photographie satellite Ikonos prise en Août 2000 (Fig. 1). Le choix des sites s'appuie sur celui utilisé par Karyne Benjamin au cours de son doctorat (Benjamin 2006). Après avoir identifié 180 sites abandonnés dans la zone d'étude, elle en a sélectionné 35 représentatifs du contexte géomorphologique et environnemental de la région par échantillonnage stratifié (Legendre et Legendre 1998). Parmi ces sites, nous nous sommes focalisés sur ceux possédant un dépôt géomorphologique morainique afin de réduire la variabilité du nombre d'espèces à intégrer et pour exclure les réponses associées aux différences de dépôts géomorphologiques. De plus, ces sites sont plus susceptibles d'être abandonnés en raison de leurs propriétés (cf. chap. contexte historique) : ils représentent environ 86 % des sites abandonnés dans la zone d'étude (Benjamin *et al.* 2005). Nous avons focalisé notre étude sur les "communautés buissonnantes épineuses" des sols morainiques.

ESPECES ETUDIEES

Nous avons choisi de nous focaliser sur les espèces des communautés buissonnantes épineuses, d'une part car ces communautés majoritaires sur les sites abandonnés sont très problématiques (Benjamin *et al.* 2005), et d'autre part, parce qu'elles ont été nettement moins étudiées que les espèces des communautés buissonnantes basses (Meilleur *et al.* 1997). Les espèces choisies (Fig. 4) sont les espèces dominantes de ces communautés à savoir : *Zanthoxylum americanum* Mill. (Rutacées), *Prunus virginiana* L. (Rosacées) et *Rhamnus cathartica* L. (Rhamnacées) auxquelles sont ajoutées



FIGURE 3 Dépôts géomorphologiques de la zone étudiée : Les zones recouvertes par des dépôts marins ont été surlignées en rouge ; les zones recouvertes par des dépôts morainiques n'ont pas été modifiées.

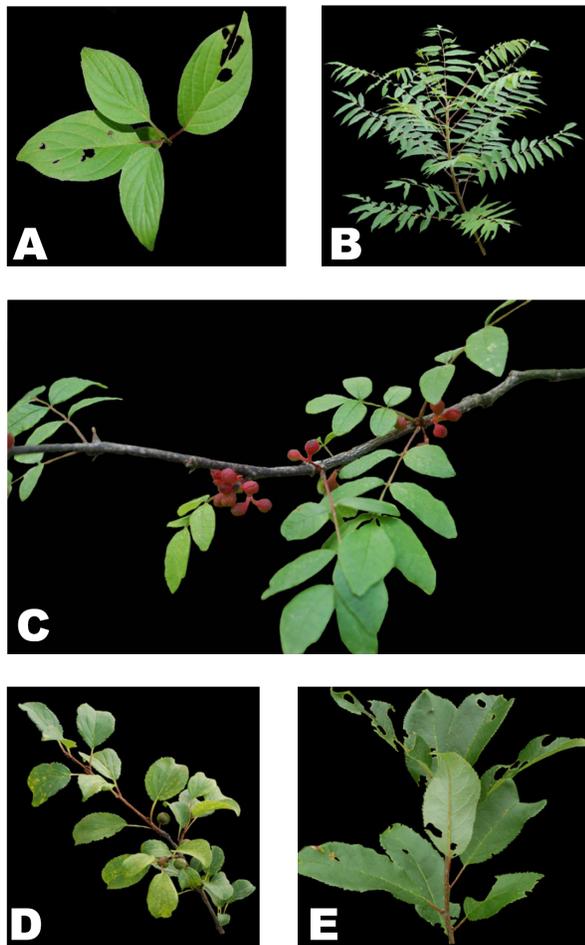


FIGURE 4 Espèces étudiées : A *Cornus sericea* L. (Cornaceae) ; B *Rhus typhina* L. (Anacardiaceae) ; C *Zanthoxylum americanum* Mill. (Rutaceae) ; D *Rhamnus cathartica* L. (Rhamnaceae) ; E *Prunus virginiana* L. (Rosaceae)

Rhus typhina L. (Anacardiaceae) et *Cornus sericea* L. (Cornaceae) qui sont très répandues sur les sites d'étude (présence respective de toutes les espèces : 72, 28, 29, 38 et 69 % des sites d'étude). Toutes ces espèces ont déjà été identifiées comme possédant un fort potentiel pour bloquer les successions végétales dans la région et former des populations quasiment monospécifiques (Meilleur *et al.* 1994, 1997 ; Canham *et al.* 1998 ; Predick et Turner 2008). Mis à part le *Rhamnus cathartica* qui est exotique (natif d'Europe et de l'Ouest asiatique), toutes les autres espèces sont natives. Leur aire de répartition est cependant très large et leur impact négatif est signalé dans tout le Canada et aux États-Unis (fig. 5) ; *Cornus sericea* est placé sur la liste noire des espèces envahissantes dans 11 pays d'Europe par l'OEPP. *Rhus typhina* et *Cornus sericea* sont aussi connues pour être envahissantes en Europe et en Asie en impliquant un impact environnemental élevé (Keil et Loos 2005 ; Bulletin de l'OEPP 2008 ; Wang *et al.* 2008 ; Zhang *et al.* 2009). *Prunus virginiana* est signalé comme étant envahissant dans les territoires du Nord-Est (Uva *et al.* 1997), dans le Nebraska et dans les grandes plaines (Stubbendieck *et al.* 1994). Cette espèce qui peut se développer en milieu ouvert comme dans

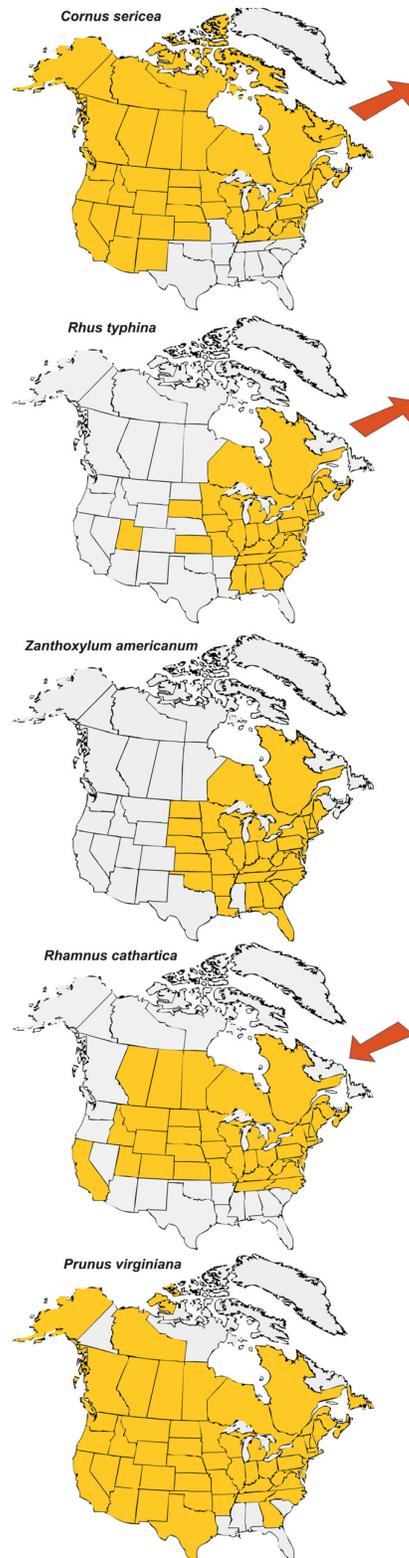


FIGURE 5 Aires de répartition des espèces en Amérique du Nord (d'après USDA PLANT Database 2011) : les flèches rouges orientées vers l'extérieur du continent indiquent que *Cornus sericea* et *Rhus typhina* sont des espèces natives sur ces territoires qui se comportent comme exotique envahissante dans d'autres localités (détail dans le texte) ; La flèche rouge orientée vers le continent indique que *Rhamnus cathartica* est une espèce exotique.

le sous-bois (Mulligan et Munro 1981 ; Johnson 2000) participe à l'édification de communautés buissonnantes hautes qui réduisent la survie des plantules d'arbres (Lorimer et al. 1994)

Ces espèces sont toutes représentatives de groupes phytosociologiques indicateurs des différents milieux constituant l'écosystème (Meilleur *et al.* 1992). Les processus écologiques qui favorisent ces espèces sont aussi variés : *Cornus sericea* est favorisé par un grand nombre de perturbations anthropiques, tels que le pâturage (Middleton 2002a,b), la modification de la fréquence des feux (Richburg *et al.* 2000), le marcottage (Meilleur *et al.* 1997) ou encore le salage des routes (Mustard et Renault 2004), tandis que la présence de *Rhamnus cathartica* est associée à une longue période de pâturage (White 1965 ; Benjamin *et al.* 2005). Ces différentes espèces permettent donc d'obtenir une vue d'ensemble des stratégies efficaces mises en place dans les sites abandonnés. Du point de vue de leur structure, ces espèces illustrent aussi un panel de modes de développement contrasté : *Cornus sericea* et *Prunus virginiana* possèdent une structure buissonnante à stolon, *Rhamnus cathartica* peut développer un type biologique buissonnant ou arborescent. *Zanthoxylum americanum* et *Rhus typhina* sont deux espèces drageonnantes.

METHODE ARCHITECTURALE

L'analyse architecturale présentée dans le chapitre suivant dérive des concepts initiés par Hallé et Oldeman (1970), Hallé *et al.* (1978), modifiés par Edelin (1984, 1990) et Barthélémy *et al.* (1989, 1991) et plus récemment revisités par Barthélémy et Caraglio (2007). Bien que la base théorique de l'architecture soit très clairement exposée dans la littérature architecturale et résumée dans Barthélémy et Caraglio (2007), peu de descriptions de la méthode sont disponibles. La méthodologie proposée ici est une synthèse personnelle des enseignements reçus de la part de Claude Edelin, Yves Caraglio, Daniel Barthélémy, Claire Atger et Jeanne Millet et adaptée à l'analyse sur le terrain de la partie caulinaires des buissons. L'analyse architecturale du système racinaire implique des descripteurs différents de ceux utilisés pour caractériser les parties caulinaires et ne seront pas présentés ici par souci de synthèse. L'objectif de ce chapitre n'est pas de résumer les bases de la morphologie végétale mais de nous focaliser sur les méthodes propres à l'architecture végétale et adaptées à l'étude des buissons analysés.

Définition de l'architecture végétale

De nombreux auteurs revendiquent effectuer l'analyse de l'architecture des plantes tout en adoptant des approches méthodologiques très dissemblables (Reinhardt et Kuhlemeier 2002 ; Mouliat *et al.* 2006 ; Barthélémy et Caraglio 2007 ; Wang et Li 2008). Au cours de nos travaux, l'analyse de l'architecture des plantes sera utilisée comme synonyme de :

*Etude de la structuration de la plante entière
et de la chronologie de sa mise en place*

La structuration des plantes est synonyme ici de manière dont les différents éléments morphologiques de la plante entière s'organisent entre eux. Son étude implique donc la description de toutes les unités constitutives de la plante, la description de leur position relative et l'analyse des relations hiérarchiques qui s'établissent entre elles. Nous posons l'hypothèse, générale en morphologie, que la forme des organes est reliée à leur fonction. Cette hypothèse permet d'analyser, dans le même temps que la structuration des plantes, leur fonctionnement.

L'étude de la chronologie des événements morphogénétiques est fréquemment appelée 'analyse de l'ontogenèse'. Nous insistons sur le fait que l'analyse architecturale implique la prise en compte de l'ontogenèse de la plante car les relations hiérarchiques qui s'établissent entre les parties de la plante sont des processus temporalisés qui ne peuvent pas être révélés par une analyse figée dans le temps. Enfin nous parlons de chronologie car nous nous intéresserons généralement plus aux positions relatives des événements, les uns par rapport aux autres selon une séquence d'événement, qu'à leur moment absolu d'occurrence au cours du temps.

Identification des catégories d'axes

Nous n'aborderons pas dans ce chapitre toutes les actions qui ne sont pas propres à l'analyse architecturale comme par exemple l'identification de l'espèce étudiée ou le repérage d'un nombre suffisant d'individus pour mener à bien l'étude. Ces recherches préalables, bien qu'elles soient les étapes les plus chronophages des études faisant intervenir l'architecture, sont associées d'une manière plus générale aux analyses de terrain.

Pour chaque espèce, l'analyse commence sur le terrain par une observation approfondie et guidée par le dessin de tous les traits morphologiques de l'espèce. En pratique, cette analyse implique le dessin d'individus entiers (faisant apparaître tous leurs axes) en nombre suffisant pour montrer tous les événements morphologiques caractérisant l'architecture de l'espèce. Le nombre d'individus à dessiner n'est donc pas fixe mais dépend de la complexité de la structure de l'espèce et du niveau de détail auquel la description veut être portée. Lorsque ces événements morphologiques ne sont pas visibles sur le dessin à l'échelle de la plante entière, des dessins de détails sont réalisés pour compléter les observations. Nous présenterons par la suite la démarche suivie d'une manière linéaire mais nous tenons à préciser au lecteur que le processus aboutissant à la compréhension de l'architecture d'une plante n'est pas linéaire. Chaque étape du raisonnement aboutit à la construction d'hypothèses morphologiques à vérifier sur le terrain qui peuvent être modifiées par les observations suivantes et donc forcer l'analyste à recommencer son analyse au début.

Pour la plupart des espèces, il est plus logique de commencer l'analyse architecturale par l'observation de plantules, puis de plantes de plus en plus vieilles et complexes jusqu'à obtenir une vision d'ensemble des structures mises en place. Lors de l'analyse de ces espèces buissonnantes dont la structure est complexe, nous avons ajouté une étape à la démarche en décrivant d'abord un individu bien développé et se trouvant dans la situation la

TABLEAU 1 **Descripteurs fréquemment utilisés en architecture des plantes pour caractériser les axes caulinaires** : Les variables 'divers' ont été ajoutées pour insister sur le caractère non exclusif des variables descriptives proposées ; C_n désigne la dernière catégorie d'axe identifiée.

Type de variable	Variable	Etat de caractère / Unité	C ₁	...	C _n	
Croissance primaire	Structure	<i>Monopode/Sympode</i>	
	Direction primaire	<i>Ortho-/Plagio-/Agéotrope</i>	
	Direction secondaire	<i>Verticale/ Horizontale/ Oblique</i>	
	Durée de vie	<i>Longue/ Moyenne/ Courte (ou années)</i>	
	Longueur	<i>Long/ Moyen/ Court (ou cm)</i>	
	Diamètre moelle	<i>(mm)</i>	
	Divers		
Croissance secondaire	Modalité	<i>Forte/ Moyenne/ Faible/ Nulle (ou mm)</i>	
	Défilement	<i>Conique/ Cylindrique</i>	
	Divers		
Structure des unités de croissance (UC)	Types d'UC	<i>Ramifiée/ Non ramifiée</i>	
	Nombre d'entre-nœuds moyen		
	Longueur moyenne des UC	<i>Long/ Moyen/ Court (ou cm)</i>	
	Divers		
Ramification	Modalité	<i>Continue/ Rythmique/ Diffuse</i>	
	Chronologie	<i>Immédiate/ Différée</i>	
	Localisation	<i>Acro-/ Meso-/ Basitone</i>	
	Catégories portées latéralement		
	Nombres d'axes latéraux par UC		
	Capacité d'enracinement adventif	<i>Oui/ Non</i>	
	Elagage	<i>Pérenne/ Caduc (années)</i>	
	Divers		
	Symétrie	Symétrie	<i>Radiale ou Bilatérale hypo-/ amph-/ épitone</i>
	Feuilles	Phyllotaxie	<i>Alterne/ Opposée décussée/ Verticillée (angle de divergence)</i>
Forme foliaire		<i>Caractérisation</i>	
Divers			
Floraison		Modalité	<i>Oui/ Non</i>
Autres	Localisation	<i>Latérale/ Terminale</i>	
	Divers		
	Couleur écorce		
Remarques	Texture	<i>Lenticelles/ Rugosité....</i>	
	Divers		

plus propice à l'observation. Cette étape a permis de formuler un ensemble d'hypothèses morphologiques permettant de mieux appréhender par la suite la diversité des formes rencontrées.

Lorsqu'il existe une différenciation morphologique et donc fonctionnelle entre les axes constituant la plante entière, la réalisation des dessins permet de faire émerger des divergences entre leurs comportements. Le processus de catégorisation des axes commence alors en repérant et en notant les états de caractères les plus discriminants permettant de séparer les axes observés en plusieurs sous-ensembles. La catégorisation des axes est une décomposition de la réalité observée en classes de comportement. Elle pourrait aboutir potentiellement à un nombre de catégories infini ou du moins équivalent au nombre d'axes observés si toutes les différences reflétaient des potentialités utiles pour caractériser le fonctionnement des méristèmes. La création d'un grand nombre de classes n'est pas souhaitable lorsque le but à atteindre est un résumé efficace de la structure et du fonctionnement de la plante. Il est donc nécessaire d'opérer un choix des caractères qui seront privilégiés pour effectuer la catégorisation des axes la plus pertinente.

La formalisation absolue de cette étape est presque impossible car les caractères morphologiques discriminants divergent d'une espèce à l'autre et que l'attention portée à chaque caractère est relative à la sensibilité et aux

connaissances de l'analyste. Néanmoins, les nombreuses études architecturales qui ont été menées jusqu'à ce jour influencent notre choix vers un petit nombre de caractères morphologiques possédant une signification fonctionnelle. Ces caractères présentés dans le tableau 1 et la figure 6 sont ceux qui ont été utilisés pour caractériser les axes caulinaires au cours de cette thèse. Lorsque les différences ont été formalisées à l'aide d'un tableau exhaustif regroupant l'ensemble des caractères renseignés, une deuxième phase de terrain est nécessaire pour confronter la vision théorique de la plante que représente ce tableau à la réalité biologique. A ce stade il est nécessaire d'obtenir les confirmations suivantes : (i) les catégories d'axe proposées sont appropriées pour caractériser le comportement de tous les axes de l'espèce et ce quel que soit son stade de développement ou son environnement ; (ii) les catégories d'axes proposées permettent de construire un système parcimonieux : *i.e.* ne multipliant pas les catégories inutilement ; (iii) il ne subsiste pas d'ambiguïté concernant la catégorisation d'un axe. La recherche du système le plus parcimonieux conduit à l'utilisation de syndromes de caractères : *i.e.* à l'utilisation d'ensembles de caractères variant conjointement et qui sont associés avec chacune des catégories d'axe. Cette étape permet de ne pas considérer des variations intervenant au sein d'une catégorie comme de nouvelles catégories et a conduit à l'identification d'un

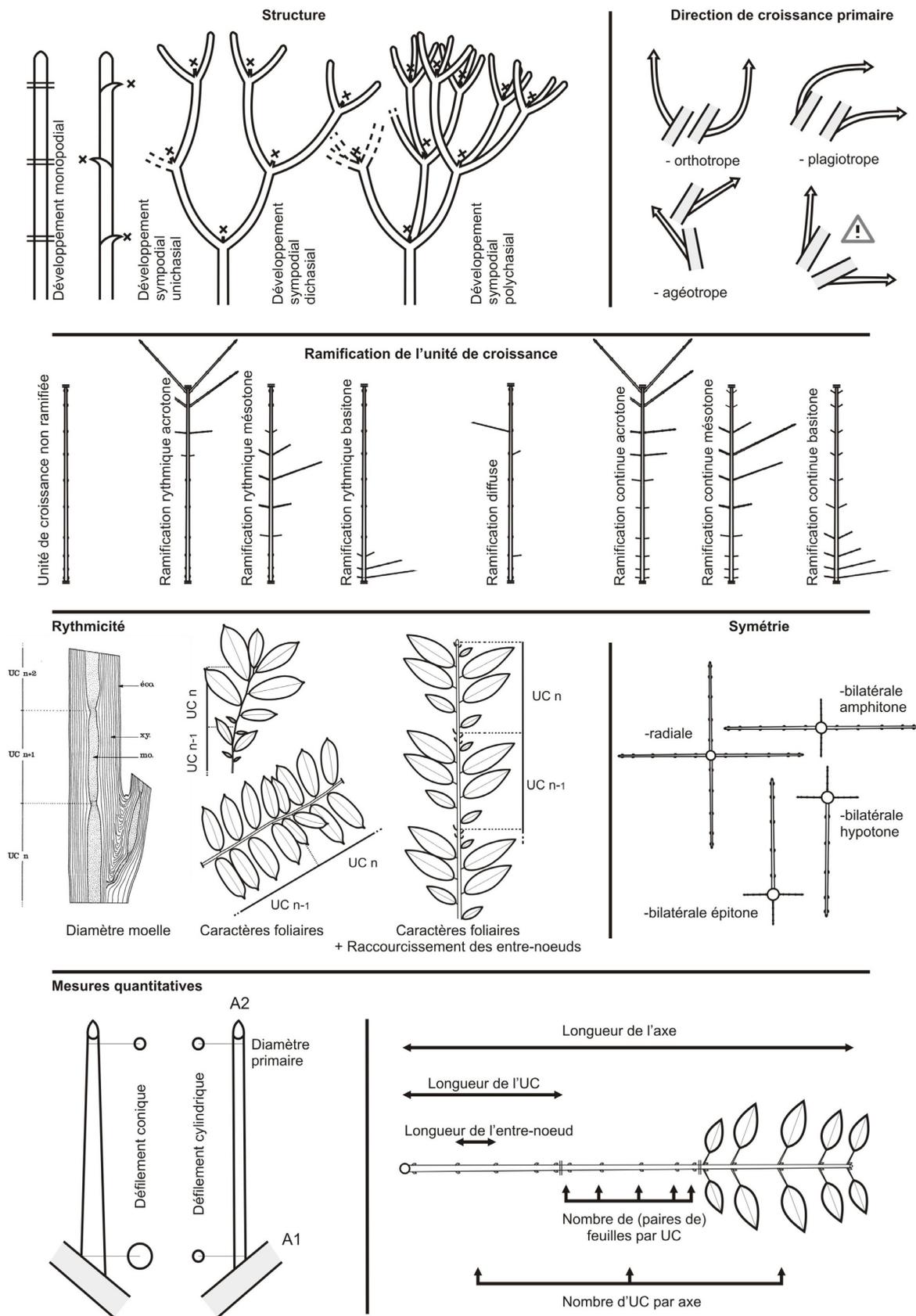


FIGURE 6 Descripteurs architecturaux : dans l'encadré réservé à la direction primaire, le focus est porté sur la différence entre la direction dans lequel l'axe est émis et la réorientation qui définit sont tropisme ; Le point d'exclamation signale des situations dans lesquelles des observations additionnelles sont nécessaires pour pouvoir conclure ; Les figures présentées dans l'encadré rythmicité ont été réalisées d'après Edelin 1993.

nombre restreint de catégories d'axe compris entre 1 et 6 chez toutes les espèces étudiées jusqu'à présent. Après cette étape, un consensus strict des caractères associés aux catégories d'axes est réalisé après observation de nombreux individus à différents stades de développement et dans différents environnements. Ce consensus est résumé sous la forme d'un tableau architectural présentant les syndromes de caractères de chacune des catégories d'axe. Il représente les propriétés des axes spécifiques à l'espèce considérée. La recherche de ces caractères invariants et discriminants au sein des catégories d'axes permet de faire ressortir, d'une part les variations morphologiques associées au développement de la plante et, d'autre part celles en relation avec son environnement. Ces variations peuvent évidemment être listées afin d'effectuer des analyses ultérieures concernant ces deux sources de variations morphologiques.

Enfin cette phase de catégorisation peut être l'occasion d'identifier les différentes causes de perturbations importantes de la structure qui laissent des traces interprétables telles que (i) les coupes dues à l'activité humaine (coupures nettes sur grand nombre d'axes selon un même plan) ou aux herbivores (coupure nette de plusieurs axes selon un même plan ; trace de dents), ces coupes souvent peu sélectives touchent aussi les autres espèces présentes et nous permettent d'attester que l'observation n'est pas propre au développement de l'espèce étudiée ; (ii)

les conséquences des chablis ou de l'écrasement par des grands mammifères (y compris tous les périphériques de l'homme comme engins, dépôts...) qui entraînent la rupture de certains points de la structure et parfois des réorientations artificielles des axes ; (iii) les perturbations naturelles extrêmes, comme un hiver particulièrement froid (tous les axes coupés la même année à une certaine hauteur), une année extrêmement venteuse (bris dans la structure), etc. ; (iv) les traces de feu. Le repérage de ces éléments est important pour la suite de l'analyse car il permet à l'architecte de focaliser son analyse sur des individus qui ne sont pas trop perturbés et permet d'interpréter les comportements de la plante associés aux perturbations.

Unités structurelles et phénomènes de répétition

Les catégories d'axes, une fois définies, permettent de classer chacun des axes rencontrés dans la plante. Cependant chez la plupart des plantes, il existe des unités structurelles (ensembles d'axes hiérarchisés) composées par des combinaisons de ces catégories d'axes. Ces unités structurelles sont alors plus efficaces que les catégories pour résumer la structuration de la plante. La première unité structurelle est composée par un ensemble d'axes regroupant toutes les catégories d'axes selon une organisation propre à l'espèce et qui a été nommée "unité architecturale" (revue complète sur le sujet dans Barthélémy et Caraglio 2007).

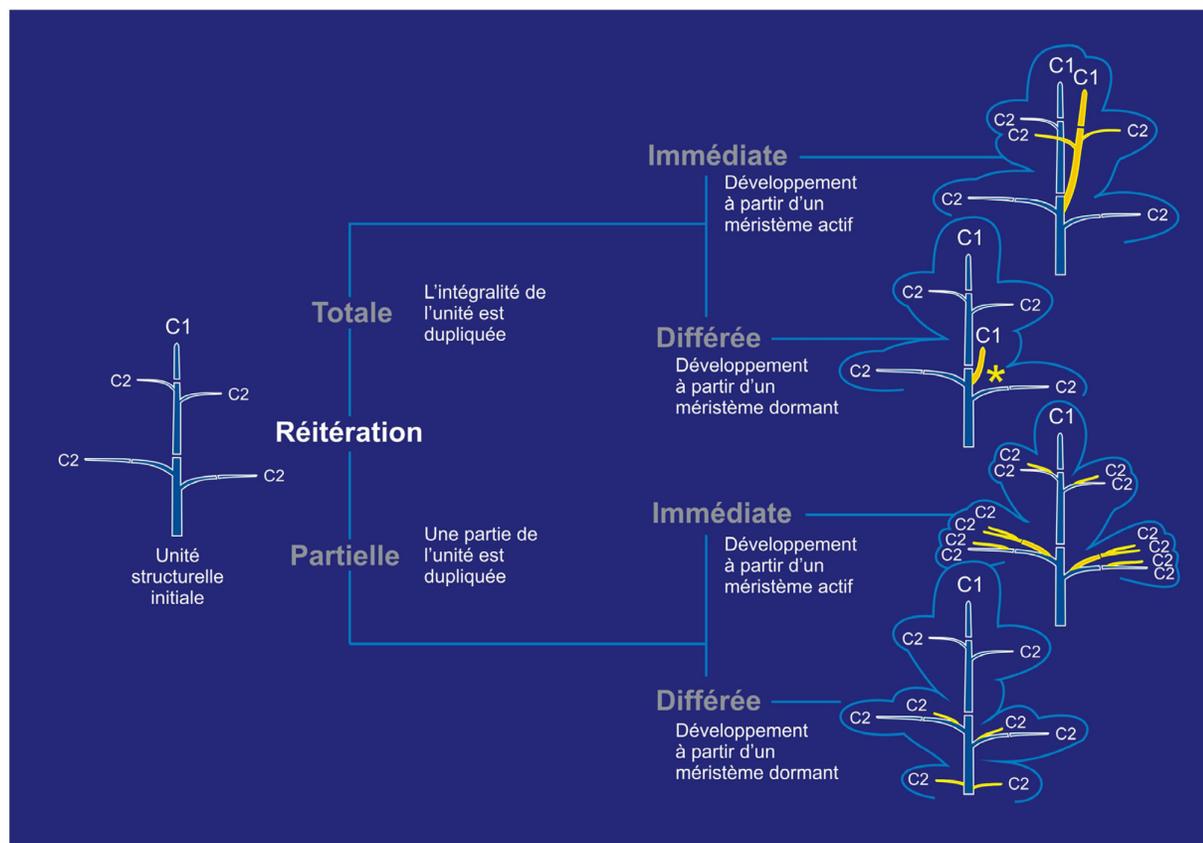


FIGURE 7 Modalité de réitération (d'après Barthélémy et Caraglio 2007) : la structure schématisée à gauche représente une unité architecturale théorique composée par deux catégories d'axes ; les quatre structures de droite correspondent à quatre modalités de réitération : totale immédiate (duplication immédiate de l'intégralité de la structure), totale différée (duplication différée de l'intégralité de la structure), partielle immédiate (duplication immédiate d'une portion de la structure) et partielle différée (duplication différée d'une portion de la structure) ; * l'attention du lecteur est attirée sur le caractère différé du réitérat : comme dans la situation présentée au dessus, l'intégralité de la structure est répétée et sera développée plus tard dans le temps.

L'observation d'individus jeunes permet d'identifier l'unité architecturale : c'est la première structure développée qui regroupe toutes les catégories d'axe. Le tableau architectural (présenté dans le chapitre précédent) et son diagramme correspondant résument les propriétés de l'unité architecturale (Barthélémy et Caraglio 2007).

La plante entière est dans la plupart des cas construite par des répétitions de l'unité architecturale : on parle alors de réitération (Fig. 7). La réitération peut être une répétition de l'intégralité de l'unité architecturale dans le cas de la réitération totale ou d'une partie seulement (les catégories les plus périphériques) dans le cas de la réitération partielle. Elle peut être immédiate ou différée. Les quatre combinaisons possibles à partir de ces deux caractères sont représentées dans la figure 7 et peuvent intervenir chez la même espèce. Le repérage des réitérats totaux s'effectue généralement en cherchant les structures qui possèdent à leur base un axe de la première catégorie d'axe. Les réitérats partiels se repèrent : par une redondance entre les catégories de l'axe porteur et de l'axe porté chez les axes périphériques, comme par exemple, un axe C2 portant un axe C2 ; et/ou par la mise en place à partir d'un bourgeon dormant d'une catégorie d'axe autre que la première catégorie d'axe.

Le déterminisme de la réitération peut être endogène, la réitération est alors intégrée dans la séquence de développement de l'espèce, elle est alors dite séquentielle (Barthélémy et Caraglio 2007). La réitération non séquentielle est induite par l'environnement. Deux situations sont discernées parmi les cas de réitération non séquentielle : (i) la réitération adaptative qui intervient après l'augmentation d'une ressource exploitable par la plante ; (ii) la réitération traumatique qui intervient à la suite d'un dommage porté à la structure. Ces trois situations peuvent être discriminées par un raisonnement logique. La comparaison de nombreux individus bien développés dans des environnements différents permet d'établir la régularité des différentes modalités de réitération pour une espèce : la réitération séquentielle se retrouve chez tous les individus bien développés quel que soit leur environnement ; la réitération non séquentielle adaptative sera représentée par tous les individus se trouvant sous une condition environnementale particulière ; la réitération non séquentielle traumatique est souvent associée à quelques individus (sauf cas où la perturbation est à large échelle) et, dans de nombreuses situations, la cause entraînant la réitération est facilement interprétable (voir chapitre identification des catégories d'axes).

La réitération totale séquentielle génère la mise en place de structures composées par des unités architecturales. Chez certaines plantes, il est possible que ces unités s'agencent d'une manière hiérarchisée entre elles, définissant un patron régulier chez les individus développés. Il est alors possible de décrire ces structures en suivant les étapes suivies lors de la description de l'unité architecturale mais en les adaptant à une échelle d'observation plus grande.

Analyse de l'ontogenèse

Les analyses précédentes (identification des catégories d'axes, des unités structurelles et de leur réitération) sont validées par l'analyse de l'ontogenèse. A cette étape, une liste des événements morphogénétiques les plus marquants

du développement de la plante est dressée. Ces événements morphogénétiques sont évidemment propres à chaque espèce considérée et ne peuvent pas être définis à l'avance de manière générique. Les caractères fréquemment utilisés sont l'apparition des nouvelles catégories d'axe, la floraison, l'apparition de la réitération, les niveaux de relais (plantes sympodiales), l'apparition d'un nouveau niveau d'organisation ou encore le développement de l'unité architecturale minimale (voir Barthélémy et Caraglio 2007).

Chacun de ces événements est placé sur une frise chronologique que nous appellerons par la suite séquence de développement de l'espèce, en comparant des individus à différents stades de développement. L'approche la plus souvent suivie est de démarrer par la description de la plantule. Par la suite, la description porte sur le stade ontogénique suivant, c'est-à-dire qui possède un seul nouvel événement morphogénétique. Cette opération est répétée de proche en proche jusqu'à ce que l'ensemble des événements morphologiques définissant l'architecture de l'espèce soit positionné sur la séquence. Dans certaines situations, il peut aussi être utile de procéder de manière inverse, par exemple quand l'identification des plantules est difficile.

La description de l'ontogenèse est effectuée par la présentation d'un individu représentatif de chaque stade par une description complète incluant un dessin et une description textuelle. Il doit être possible, qu'une description des stades est terminée, de comprendre le passage d'un stade de développement au suivant. Pour maximiser la clarté de l'explication, les structures pérennes de la plante devraient idéalement être transposables entre les dessins représentatifs des stades.

Enfin, une synthèse dynamique du développement de l'espèce est réalisée sous la forme d'un schéma de synthèse. Ce schéma doit faire apparaître visuellement les règles développementales de l'espèce ainsi que les transformations ontogéniques principales. Les seuls impératifs de ce schéma final sont la véracité biologique et la clarté pédagogique. Il peut donc, par exemple, faire coexister des structures qui ne coexistent pas dans le temps afin de révéler une transformation des axes au cours de l'ontogenèse.

VARIABILITE ENVIRONNEMENTALE

Le tableau 2 présente l'intégralité des variables environnementales utilisées. La majorité des variables ont été mesurées par Karyne Benjamin au cours de son doctorat : nous présenterons donc très brièvement les variables car leur description est disponible dans Benjamin (2006). Les propriétés du sol ont été mesurées et moyennées à partir de 20 placettes circulaires de 50 m² par site et concernent la composition du sol en argile, limon et sable, son pH, la texture du sol, le dépôt géomorphologique de surface et la pierrosité. Les propriétés spatiales des sites ont été estimées une seule fois par site à partir du logiciel FRAGSTATS© et concernent la pente du site, son périmètre, son aire et trois indices de formes : PARA SHAPE et FRAC (McGarigal et Marks 1995). Toutes les variables lumineuses ont été estimées avec le logiciel Gap Light Analyser Version 2.0 à partir de photographies hémisphérique prises à 1 mètre au-dessus du sol avec un

TABEAU 2

Variables environnementales intégrées dans les analyses à l'échelle du paysage : ¹Variables mesurées par Karyne Benjamin sur 20 placettes circulaires à chaque site (Benjamin 2006) ; ²Variables mesurées durant ce travail de thèse au-dessus de chaque individu collecté ; ³Individus comptés dans un rayon de 5 mètres autour de chaque individu ; ⁴Une seule position GPS a été mesurée pour chaque site ; Les trois indices de forme ont été calculés à l'aide du logiciel Fragstats et sont expliqués dans McGarigal et Marks (1995) ; Les variables lumineuses sont les sorties d'analyses de photographies hémisphériques par le logiciel Gap Light Analyser Version 2.0 : les calculs permettant d'obtenir ces valeurs sont présentés dans Frazer *et al.* (1999).

	Type de variable	Variable	Etat de caractère / unité	
Variables abiotiques	Propriétés du sol	% Argile ¹	Sans unité	
		% Limon ¹	Sans unité	
		% Sable ¹	Sans unité	
		pH ¹	Sans unité	
		Texture du sol - Loam ¹	Oui/Non	
		Texture du sol - Argile ¹	Oui/Non	
		Texture du sol - Loam sableux ¹	Oui/Non	
		Texture du sol - Loam argileux ¹	Oui/Non	
		Dépôt géomorphologique marin ¹	Oui/Non	
		Dépôt géomorphologique morainique ¹	Oui/Non	
	Propriétés spatiales des sites	Pierrosité ¹	Sans unité	
		Pente ¹	En degré	
		Périmètre ¹	m	
		Aire ¹	m ²	
		Indice de forme - PARA ¹	m ⁻¹	
		Indice de forme - SHAPE ¹	Sans unité	
		Indice de forme - FRAC ¹	m ⁻¹	
		Lumière	Ouverture de la canopée 2003 ¹	Sans unité
			Ouverture de la canopée 2010 ²	Sans unité
			LAI 4 Ring ²	W.m ⁻²
LAI 5 Ring ²	W.m ⁻²			
% Radiation directe ²	Sans unité			
% Radiation diffuse ²	Sans unité			
Variables biotiques	Composition floristique	% Radiation totale ²	Sans unité	
		<i>Cornus sericea</i> ³	Nombre d'individus / parcelle	
		<i>Rhamnus cathartica</i> ³	Nombre d'individus / parcelle	
		<i>Prunus virginiana</i> ³	Nombre d'individus / parcelle	
		<i>Zanthoxylum americanum</i> ³	Nombre d'individus / parcelle	
		<i>Rhus typhina</i> ³	Nombre d'individus / parcelle	
	Strate	Strate herbacée ¹	Oui/Non	
		Strate arbustive ¹	Oui/Non	
	Matrice environnante	Matrice forestière ¹	Oui/Non	
		Matrice agricole ¹	Oui/Non	
Variables anthropiques	Historique d'utilisation des terres	Temps depuis abandon ¹	Années	
		Durée de pâturage ¹	Années	
		Durée de culture ¹	Années	
Géo-localisation		Position GPS ⁴	Degré/Minutes/secondes	

Nikon Coolpix 990 équipé d'une lentille 'fisheye'. Une première série de photographies hémisphériques permettant d'estimer l'ouverture de la canopée a été effectuée en 2003 par Karyne Benjamin au centre de chacune des 20 placettes. Au cours de la seconde série, réalisée par nos soins en 2010, chaque photographie hémisphérique était centrée sur un individu collecté et a été utilisée pour estimer l'ouverture de la canopée, les LAI 4 Ring, LAI 5 Ring et les radiations directe, diffuse et totale (Frazer *et al.* 1999). Pour chaque espèce collectée, un comptage du nombre d'individus de sa propre espèce et des quatre autres espèces dans un rayon de 5 mètres a été réalisé sur 3 individus et pour chaque site afin de mettre en évidence des relations spatiales fines s'établissant entre les 5 espèces étudiées. La strate dominante (herbacée ou arbustive) à chaque site ainsi que la matrice environnante le site (forestière ou agricole) ont également été estimés par Benjamin (2006). À partir de photographies aériennes et satellites par pas d'environ 5 ans depuis 1965, l'histoire de l'utilisation des terres a été estimée en déterminant le temps depuis abandon, la durée de

pâturage et la durée de culture de chacun des sites (Benjamin 2006). Enfin les positions de chacun des sites ont été acquises à l'aide du GPS Lawrence iFinder Go.

PROCEDURE ET ECHANTILLONNAGE

Au cours de cette partie, nous présentons les grandes étapes suivies au cours de cette thèse afin de fournir au lecteur une vue d'ensemble de la procédure et de l'échantillonnage. Nous n'aborderons pas le détail des tests utilisés ou de l'ensemble des opérations effectuées ; ceci sera traité plus amplement dans chacune des parties de la thèse.

1. La première phase (Fig. 8.1) consiste en l'analyse architecturale approfondie des 5 espèces. La méthode architecturale, présentée dans le chapitre précédent, implique la définition des catégories d'axes et des unités structurales de la plante, l'étude de leur réitération et de leur séquence ontogénique. La validité statistique de l'identification des catégories d'axes ainsi que des processus ontogéniques est vérifiée en utilisant les méthodes de statistiques descriptives classiques.

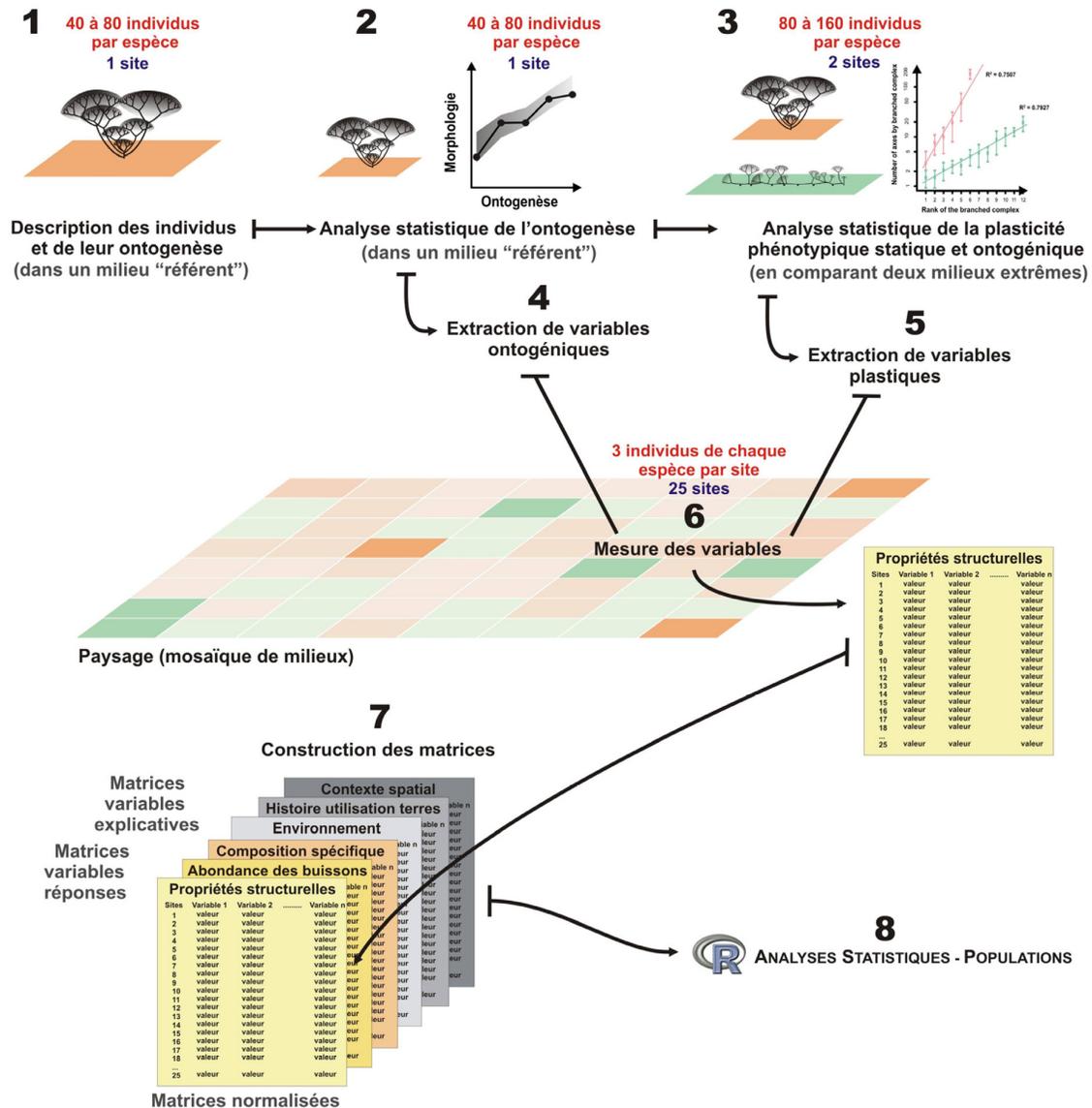


FIGURE 8 Procédure et échantillonnage : l'échantillonnage est indiqué pour chacune des étapes (lorsque cela s'applique) en rouge ; il est présenté par espèce et a été répété pour les 5 espèces analysées au cours de la thèse ; le nombre de sites concernés par chaque étape (lorsque cela s'applique) en bleu.

2. L'expression de la séquence de développement est ensuite quantifiée dans un milieu de référence (Fig. 8.1). La quantification est effectuée dans des milieux ouverts afin de pouvoir décrire les structures mises en place par la plante sans contrainte environnementale limitante. Ces deux premières phases requièrent l'observation de plus d'une centaine d'individus et des mesures quantitatives effectuées sur 40 à 80 individus par espèce jusqu'à obtenir entre 15 et 20 axes par catégorie et position topologique analysées.
3. Lorsque les unités structurales et leurs transformations ontogéniques sont caractérisées dans le milieu ouvert, la même analyse est réalisée en milieu fermé afin de pouvoir comparer les variations architecturales (Fig. 8.3). Le but de cette phase est de révéler l'étendue des normes de réaction relatives à l'ouverture de la canopée. Cette phase

nécessite de répéter l'échantillonnage réalisé en milieu ouvert dans le sous-bois.

Lorsque ces trois phases sont réalisées, il devient possible de séparer d'une part les variations morphologiques dues aux transformations ontogéniques de celles expliquées par la plasticité phénotypique. Une synthèse est réalisée, toutes espèces confondues, afin d'identifier les points de convergences dans la structure des buissons.

4. Les structures analogues aux cinq espèces de buissons sont utilisées pour définir des variables ontogéniques (Fig. 8.4) mesurables chez tous les buissons étudiés et possédant des significations analogues.
5. Les propriétés qui varient à l'échelle individuelle en fonction du milieu sont synthétisées afin de définir des variables plastiques utiles à mesurer, à l'échelle du paysage, pour caractériser le comportement des espèces (Fig. 8.5).

6. Ces variables, une fois identifiées seront mesurées sur les trois individus les plus développés de chacun des 25 sites.
7. Les mesures seront transformées afin de construire une matrice de propriétés structurelles par espèce qui puisse être à la fois utilisée comme matrice explicative et comme matrice réponse dans les analyses de régressions multiples. Le détail des transformations est présenté dans le chapitre VI.
8. La dernière étape concerne un ensemble d'analyses statistiques présentées au chapitre VI et dont la finalité est d'étudier les relations entre l'environnement, la prolifération de chacune des espèces et l'architecture individuelle.

LITTERATURE CITEE

- Anonymous.** 2008. Bulletin d'information no. 4. Paris: European and Mediterranean Plant Protection Organization.
- Aubin I, Messier C, Bouchard A.** 2008. Can plantations develop understory biological and physical attributes of naturally regenerated forests? *Biological Conservation* **141**: 2461-2476.
- Bariteau L.** 1988. La carte géomorphologique au 1:20 000 de modelés polygéniques: un exemple des basses terres du Saint-Laurent. Montréal, Université de Montréal. M. Sc.
- Barthélémy D, Edelin C, Hallé F.** 1989. Some architectural aspects of tree ageing. *Annales des Sciences Forestières* **46**: 194s-198s.
- Barthélémy D.** 1991. Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. *Acta Biotheoretica* **39**: 309-323.
- Barthélémy D, Caraglio Y.** 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of botany* **99**: 375-407.
- Benjamin K, Domon G, Bouchard A.** 2005. Vegetation composition and succession of abandoned farmland: effects of ecological, historical and spatial factors. *Landscape Ecology* **20**: 627-647.
- Benjamin K.** 2006. Les friches agricoles herbacées et arbustives du sud-ouest québécois étudiées par une approche écologique et sociologique inspirée de l'écologie du paysage. Thèse de doctorat, Université de Montréal, Faculté de l'aménagement, Montréal.
- Benjamin K, Bouchard A, Domon G.** 2007. Abandoned farmlands as components of rural landscapes: An analysis of perceptions and representations. *Landscape and Urban Planning* **83**: 228-244.
- Benjamin K, Bouchard A, Domon G.** 2008. Managing abandoned farmland: the need to link biological and sociological aspects. *Environmental Management* **42**: 603-619.
- de Blois S, Domon G, Bouchard A.** 2001. Environmental, historical, and contextual determinants of vegetation cover: a landscape perspective. *Landscape Ecology* **16**: 421-436.
- de Blois S, Domon G, Bouchard A.** 2002. Factors affecting plant species distribution in hedgerows of southern Quebec. *Biological Conservation* **105**: 355-367.
- Bouchard A, Dyrda S, Bergeron Y, Meilleur A.** 1989. The use of notary deeds to estimate the changes in the composition of 19th century forests in Haut-Saint-Laurent, Québec. *Canadian Journal of Forest research* **19**: 1146-1150.
- Bouchard A, Brisson J.** 1996. Domaine de l'érablière à caryer cordiforme. *Manuel de foresterie*. Bérard J and Côté M, Les Presses de l'Université Laval, Ordre des ingénieurs forestiers du Québec: 160-170.
- Bouchard A, Domon G.** 1997. The transformation of the natural landscapes of the Haut-Saint-Laurent (Québec) and their implications on future resource management. *Landscape and Urban Planning* **37**: 99-107.
- Brisson J, Bouchard A.** 2003. Human activities caused major changes in tree species composition in southern Quebec, Canada. *Ecoscience* **10**: 236-246.
- Canham CD, Hill JD, Berkowitz AR, Ostfeld RS.** 1998. Ecological perspectives on tree invasion in rights-of-way: quantifying variation among communities in resistance to tree invasion. *Fifth International Symposium on Environmental concerns in right-of-way management*, Montréal, Québec (Canada).
- Cogliastro A, Gagnon D, Bouchard A.** 1997. Experimental determination of soil characteristics optimal for the growth of ten hardwoods planted on abandoned farmland. *Forest Ecology and Management* **96**: 49-63.
- Domon G, Bouchard A, Gariépy M.** 1993. The dynamics of the forest landscape of Haut-Saint-Laurent (Quebec, Canada): interactions between biophysical factors, perceptions and policy. *Landscape and Urban Planning* **25**: 53-74.
- Domon G, Bouchard A.** 2007. The landscape history of Godmanchester (Quebec, Canada): two centuries of shifting relationships between anthropic and biophysical factors. *Landscape Ecology* **22**: 1201-1214.
- Edelin C.** 1984. *L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie Tropicale*. PhD Thesis, Université Montpellier II, France.
- Edelin C.** 1990. The monopodial architecture: the case of some tree species from tropical Asia. *Forest Research Institute Malaysia Research Pamphlet* **105**: 1-222.
- Edelin C.** 1993. Aspects morphologiques de la croissance rythmique chez les arbres tropicaux. *Groupe d'étude de l'arbre*. Angers, France.
- Environment Canada.** 2001. National climate data and information archive. Canadian normals or averages 1971-2000. [Accessed 5 April 2011]. Available: http://climate.weatheroffice.gc.ca/climate_normals/index_e.html

- Frazer GW, Canham CD, Lertzman KP. 1999.** *Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation.* Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies Millbrook, New York.
- Globensky Y. 1987.** Région de Huntingdon. Ministère de l'énergie et des ressources, Québec, Rapport géologique 198, 53p., 1 carte (n° 1964) à 1/63360 (=31 G/01).
- Hallé F, Oldeman RAA. 1970.** Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson [ed], Paris, France.
- Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB. 1978.** *Tropical trees and forests - An architectural analysis*, Berlin, Springer.
- Johnson K. 2000.** *Prunus virginiana*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory. [Accessed 10 October 2011] Available: <http://www.fs.fed.us/database/feis/>
- Keil P, Loos GH. 2005.** Preliminary account of ergasiophygytic and xenophytic trees, shrubs and subshrubs in the Central Ruhrgebiet (Germany). *Electronic Publications of the Biological Station of Western Ruhrgebiet* 3: 1-12.
- Legendre P, Legendre L. 1998.** Numerical ecology. 2nd English edition. Elsevier, Amsterdam
- Lorimer C, Chapman J, Lambert W. 1994.** Tall understory vegetation as a factor in the poor development of oak seedlings beneath mature stands. *Journal of Ecology* 82: 227-237.
- McGarigal K, Marks BJ. 1995.** FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis. Program for Quantifying Landscape Structure. Gen. Tech. Report PNW-GTR-351, USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Portland.
- Meilleur A, Bouchard A, Bergeron Y. 1992.** The use of the understory species as indicators of landform ecosystem type in heavily disturbed forest: an evaluation in the Haut-Saint-Laurent, Quebec. *Vegetatio* 102: 13-32.
- Meilleur A, Véronneau H, Bouchard A. 1994.** Shrub communities as inhibitors of succession in southern Quebec. *Environmental management* 18: 907-921.
- Meilleur A, Véronneau H, Bouchard A. 1997.** Shrub propagation techniques for biological control of invading tree species. *Environmental management* 21: 433-442.
- Mercier C, Brisson J, Bouchard A. 2001.** Demographic analysis of tree colonization in a 20-year-old right-of-way. *Environmental Management* 28: 777-787.
- Middleton B. 2002a.** Nonequilibrium dynamics of sedge meadows grazed by cattle in southern Wisconsin. *Plant Ecology* 161: 89-110.
- Middleton B. 2002b.** Winter burning and the reduction of *Cornus sericea* in sedge meadows in Southern Wisconsin. *Restoration Ecology* 10: 723-730.
- Moulià B, Coutand C, Lenne C. 2006.** Posture control and skeletal mechanical acclimation in terrestrial plants: implications for mechanical modelling of plant architecture. *American Journal of Botany* 93: 1477-1489.
- Mulligan G, Munro D. 1981.** The Biology of Canadian Weeds. 51. *Prunus virginiana* L. and *P. serotina* Ehrh. *Canadian Journal of Plant Science* 61: 977-992.
- Mustard J, Renault S. 2004.** Effects of NaCl on water relations and cell wall elasticity and composition of red-osier dogwood (*Cornus stolonifera*) seedlings. *Physiologia Plantarum* 121: 265-271.
- Pan D, Domon G, de Blois S, Bouchard A. 1999.** Temporal (1958-1963) and spatial patterns of land use changes in Haut-Saint-Laurent (Québec, Canada) and their relation to landscape physical attributes. *Landscape Ecology* 14: 35-52.
- Pan D, Domon G, Marceau D, Bouchard A. 2001.** Spatial pattern of coniferous and deciduous forest patches in an Eastern North America agricultural landscape: the influence of land use and physical attributes. *Landscape Ecology* 16: 99-110.
- Paquette S, Domon G. 1997.** The transformation of the agroforestry landscape in the nineteenth century: a case study in southern Quebec (Canada). *Landscape and Urban Planning* 37: 197-209.
- Paquette S, Domon G. 2001.** Trends in rural landscape development and sociodemographic recomposition in southern Quebec (Canada). *Landscape and Urban Planning* 55: 215-238.
- Paquette S, Domon G. 2003.** Changing ruralities, changing landscapes: exploring social recomposition using a multi-scale approach. *Journal of Rural Studies* 19: 425-444.
- Predick KI, Turner MG. 2008.** Landscape configuration and flood frequency influence invasive shrubs in floodplain forests of the Wisconsin River (USA). *Journal of Ecology* 96: 91-102.
- Reinhardt D, Kuhlemeier C. 2002.** Plant architecture. *EMBO reports* 3:846-851.
- Richburg JA, Dibble AC, Patterson WA. 2000.** Woody invasive species and their role in altering fire regimes of the Northeast and Mid-Atlantic states. *The First National Congress on Fire Ecology, Prevention, and Management. Miscellaneous Publication*, Tallahassee, FL, Tall Timbers Research Station.
- Simard H, Bouchard A. 1996.** The precolonial 19th century forest of the Upper St. Lawrence Region of Quebec: a record of its exploitation and transformation through notary deeds of wood sales. *Canadian Journal of Forest research* 26: 1670-1676.
- Stubbendieck J, Friisoe GY, Bolick MR. 1994.** Weeds of Nebraska and the Great Plains. Nebraska Department of Agriculture, Bureau of Plant Industry. Lincoln, Nebraska.
- Uva RH, Neal JC, DiTomaso JM. 1997.** Weeds of the Northeast. Cornell University Press. Ithaca, New York.

- Wang G, Jiang G, Yu S, Li Y, Liu H. 2008.** Invasion possibility and potential effects of *Rhus typhina* on Beijing municipality. *Journal of Integrative Plant Biology* **50**: 522–530.
- Wang Y, Li J. 2008.** Molecular Basis of Plant Architecture. *Annual Review of Plant Biology* **59**: 253-279.
- White KL. 1965.** Shrub-carrs of southeastern Wisconsin. *Ecology* **46**: 286–304.
- Zhang Z, Jiang C, Zhang J, Zhang H, Shi L. 2009.** Ecophysiological evaluation of the potential invasiveness of *Rhus typhina* in its non-native habitats. *Tree physiology* **29**: 1307-1316.

Architectural strategies of *Rhamnus cathartica* L. (Rhamnaceae) in relation to canopy openness

T Charles-Dominique^{1,2}, C Edelin^{1,2}, J Brisson³ and A Bouchard³

¹Université Montpellier 2, UMR AMAP, Montpellier, F-34000 France, ²CNRS, UMR AMAP, Montpellier, F-34000 France and ³Institut de recherche en biologie végétale, Université de Montréal 4101 est, rue Sberbrooke, Montréal (Québec) H1X 2B2, Canada

Background and Aims The competition of plants can in part be explained by their ability to modify their growth and developmental properties. We performed an architectural analysis in order to gain an understanding of the relationship between the developmental plasticity of plant architecture and the competitive properties of common buckthorn (*Rhamnus cathartica* L. Rhamnaceae).

Methods An architectural analysis was performed to compare the structural and ontogenic properties of individuals growing in the understory and under an open canopy.

Key results and Conclusions We found that the plant structure and ontogenic effects on growth need to be calibrated if a full description is to be obtained of phenotypic plasticity. Our analysis pointed to three levels of organization (or nested structural units) in *Rhamnus cathartica*. Their modulation in relation to light conditions leads to the expression of two architectural strategies that involve sets of traits known to confer competitive advantage in their respective environments. In the understory, the plant develops a tree-like form. Its strategy here is based on restricting investment in exploitation structures while promoting major vertical exploration, and is probably key to species survival in understory. Under an open canopy, the second strategy leads the plant to adopt a shrub-like shape. It develops densely branched exploitation structures and flowers abundantly and rapidly. This strategy perfectly matches its aggressive behaviour observed in full sunlight. We propose, as hypotheses, that these two light-related strategies are implicated in the *R. cathartica*'s ability to outcompete competitors when environmental conditions are favourable and unfavourable.

Plant architecture – Phenotypic plasticity – Plant behaviour – Shrub – Tree – *Rhamnus cathartica* – Common buckthorn – Plant functioning – Light environment.

INTRODUCTION

Invasive plants share the ability to spread and to reproduce rapidly (Baker, 1965; Sharma *et al.* 2005). They thus provide an interesting framework to study plant competition. Although the methods of reproduction conferring good competition abilities to invasive plants have been well studied (Goodwin *et al.* 1999; Alpert *et al.* 2000), the implication of vegetative characters is only partially understood (Pyšek *et al.* 1995; Williamson and Fitter, 1996; Pyšek and Richardson 2007). Because of methodological constraints, we dispose for many perennial plants of information only on their seedling stage. This state of knowledge has two main consequences: firstly we have only few data about the components responsible for competition in the whole morphology of mature plant; secondly, its limits our ability to interpret phenotypic plasticity as seedling has been shown to be the least responsive stage of the plant lifecycle (Chaubert-Pereira *et al.* 2009; Costes *et al.* 2009; Taugourdeau *et al.* 2011).

Many studies have suggested that the greater phenotypic plasticity of invasive plants (Funk 2008; Davidson *et al.* 2011)

lends them an advantage over non-invasive plants (Baker, 1965; Schweitzer and Larson, 1999; Richards *et al.* 2006; Muth and Pigliucci 2007). However, few of these studies over phenotypic plasticity take account of plant ontogenesis while these two sinks of morphological variations are deeply interconnected (Grosfeld *et al.* 1999; Hill and Germino 2005; Barthélémy and Caraglio 2007; Chaubert-Pereira *et al.* 2009; Charles-Dominique *et al.* 2010).

In this paper, our aim was to calibrate ontogenic variations of an invasive perennial shrub, *Rhamnus cathartica* L. (Rhamnaceae), to disclose variations of the different components of its whole architecture in response to canopy openness. *R. cathartica* is a wide-ranging species native to Europe and West Asia (Knight *et al.* 2007). In North America, it has become naturalized from Nova Scotia to Saskatchewan, south to Missouri, and east to New England (Knight *et al.* 2007). Studies on *R. cathartica* have suggested that it possesses high phenotypic plasticity in response to light conditions (Knight *et al.* 2007). It is at the same time very shade-tolerant and capable of rapid growth when the canopy is open. It has also been suggested that the invasiveness of *R. cathartica* lies partly in its great ability to grow well in various habitats.

R. cathartica is observed to invade open areas, forest edges, woodlands, disturbed areas and wetlands (Heneghan *et al.* 2004; Kurylo *et al.* 2007). It forms dense, monospecific populations over extensive areas (Knight *et al.* 2007) threatening native biodiversity (Catling, 1997). It frequently becomes the dominant species in the understory (Archibold *et al.* 1997) where it accounts for more than 50 % of the stems encountered (Wyckoff *et al.* 2005) and produces a sapling stem density of up to 34 600 per hectare (Knight *et al.* 2007). Knight *et al.* (2007) considered that an understanding of the underlying mechanisms that allow *R. cathartica* to survive in the understory (Grubb *et al.* 1996; Archibold, 1997) and demonstrate greater growth than other shrubs under an open canopy (Gourley and Howell, 1984), should provide a mechanistic explanation for its invasiveness. In this context, several questions need to be addressed: (i) Does *R. cathartica* have different manners of development in the understory and under an open canopy? (ii) if so, what structural units are subject to phenotypic plasticity? (iii) Are the developmental properties of *R. cathartica* and their variations related to its invasiveness?

We conducted a comparative architectural analysis (*sensu* Barthélémy and Caraglio 2007) of *R. cathartica* in understory and under an open canopy in order to characterise its responses to canopy openness. In the study reported here, we firstly performed a qualitative and quantitative analysis of the architecture of *R. cathartica* throughout its ontogenesis. This analysis was conducted at two different sites subject to contrasted canopy openness. The ontogenesis results in the two situations were then compared for discussions on the structural and ontogenic plasticity of *R. cathartica*. Lastly, conclusions were drawn concerning the effect of architectural plasticity on species invasiveness.

MATERIALS AND METHODS

Plant material

Common buckthorn (*Rhamnus cathartica* L.; Rhamnaceae) is a deciduous shrub or a small tree. It has simple opposite to sub-opposite leaves that are broadly oval and possess 3-4 pairs of upcurved veins. It is a dioecious species with a sex ratio of six to seven female individuals per male individual (Godwin, 1943) and its flowers form axillary clusters. Pollination is by insects (Godwin, 1943). Fruit production is very prolific and seeds are frequently dispersed by birds (Godwin, 1936).

Study sites

The study was conducted in the Upper St. Lawrence Regional County Municipality (Municipalité Régionale de Comté, MRC du Haut-Saint-Laurent), which is located in the south-west of the province of Québec (Canada). This region has a wet continental climate with annual rainfall of 1102 mm (Environment Canada 2001) and average temperatures of -9.1°C in January and 21.3°C in July. The regional bedrock is mainly Beekmantown dolomite and Potsdam sandstone. Many studies in the region have already identified the anthropic, biotic and abiotic determinants of vegetation cover on a landscape scale (de Blois *et al.* 2001, 2002; Cogliastro *et al.* 2006) together with the factors involved at a community scale

in tree colonization (Meilleur *et al.* 1997; Mercier *et al.* 1999; Paquette *et al.* 2007). In this area, *R. cathartica* is found in spiny shrub communities growing on open-canopy morainic sites (Meilleur *et al.* 1992), that have been abandoned for many years after being used for pasture (Benjamin *et al.* 2005). *R. cathartica* is also found in the understory of the same area and conditions were therefore ideal for studying the behaviour of *R. cathartica* in different light environments.

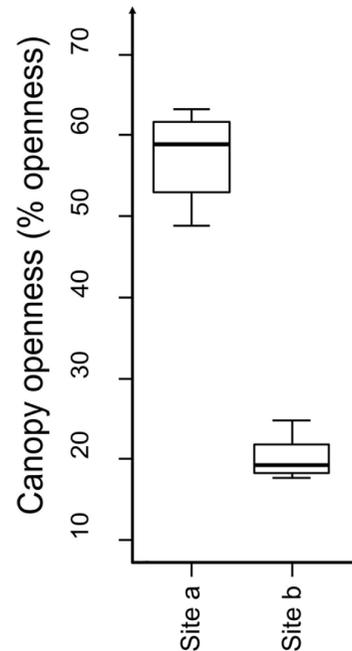


FIGURE 1 Canopy openness at both sites: each box-and-whisker contains the lowest value in the range, the first quartile, the median, the third quartile and the highest value in the range for one site's openness.

The soil in the study area (45°05.284'N; 74°15.601'W), is a brown stony loam underlain with surface deposits of morainic origin (Globensky 1987). We selected two contiguous sites subject to different light conditions in order to study the architectural variations expressed by *R. cathartica* in response to this factor. At each site we measured canopy openness in 20 different samples. Percent canopy openness was determined by analysing hemispherical photographs were analysed on a Gap Light Analyser (GLA) running version 2.0 software (Frazer *et al.* 1999). This variable was then used to define the growing environment, given that light is considered to be one of the important determining factors for vegetation (Parent and Messier, 1996; Beaudet and Messier, 1998; Messier *et al.* 1998). Each sample of canopy openness was centred on an individual and selected individuals were at least 20 m apart. The first site (site a) corresponded to farmland that had been abandoned since at least 1958 and had been maintained as shrub-land by frequent cuttings. Its canopy was open (Fig. 1; 57.46 ± 5.27 % canopy openness). The second site (site b) was a forest that has been dominated by *Thuja occidentalis* L. for at least 150 years and presented a closed canopy (Fig. 1; 20.35 ± 2.46 % canopy openness). These two sites had significantly different canopy openness values (Wilcoxon-rank test; H_0 : their distributions are the same; p-value < 0.005).

Architectural analysis

General principles

The architectural analysis of *R. cathartica* was performed according to the concepts and methods initiated by Hallé and Oldeman (1970), Hallé *et al.* (1978), modified by Edelin (1984, 1990) and Barthélémy *et al.* (1989, 1991), and more recently revisited by Barthélémy and Caraglio (2007). The method consists of (a) selecting individuals at various growth stages from seedling to adult to senescent individuals and (b) qualitatively and quantitatively describing the structure of all stems for each individual at each stage of development. The analysis identifies axis categories that constitute the organism and highlights repeated structures within the organism. In a given environment, the species' development pattern is then deduced from a comparison of the architectures shown at each growth stage.

Selection of growth stages

Growth stages are defined on the basis of precise and objective morphological criteria, but these may vary depending on the species studied. Each stage was defined by the appearance of a new morphogenetic event. Using this criterion for all individuals provided a rigorous framework for comparison; changes in growth rate prohibited any comparison of plants with the same absolute ages (Coleman *et al.* 1994; Wright and McConnaughay 2002). Plant age was estimated *a posteriori* for each individual by counting the number of growth units (Barthélémy and Caraglio 2007). In the species studied here, each growth unit is usually equivalent to 1 year.

Qualitative and quantitative morphological descriptors

When describing plant axes (*sensu* Barthélémy, 1991), the morphological descriptors prescribed for the architectural analysis were used with selection of the following diagnostic qualitative descriptors: monopodial or sympodial structure, determinate or indeterminate growth, growth direction (plagiotropism/orthotropism), symmetry, stem shape and reiteration ability. Concerning stem shape, conicity corresponds to a basal/distal difference in diameter of $\geq 10\%$. The axis was considered to be cylindrically shaped when this difference was $< 10\%$. In order to complete and reinforce the morphological observations, quantitative variables were acquired using the following descriptors: length of growth unit and axes, number of leaves per growth unit, number of growth units by axis and basal diameter. The diameter reported is the mean diameter of the axes when the plant reached 25 successive modules from its base to its periphery. Lastly, the results were presented in the form of an architectural table.

Sampling

In all, 40 individuals were selected at each site yielding at least 18 measurements by axis category and stage described. Female and male individuals were studied indifferently given that preliminary analyses did not show any architectural difference between their structures. Flowers were counted

only on female plants in order to correlate this variable with seed production.

Statistical analysis

The different axis categories were separated on the basis of their morphological traits, and this was confirmed by non-parametric statistical tests: Kruskal–Wallis test (null hypothesis, H_0 : no difference between the groups). Multiple comparison tests using the Bonferroni correction were performed to indicate grouping of axis types. Non-parametric tests were used because the distributions were not always normal. Mean values were used for all measured parameters in order to detect global differences between axis types, not only differences due to growth stages. Variables for all ontogenic stages were processed together. Significant results were reported as * for a P-value < 0.05 , as ** for a P-value < 0.005 and as *** for a P-value < 0.0005 . Flowering frequencies were compared by the Z-test (null hypothesis, H_0 : frequencies are not different).

Ontogenic changes in axis category parameters were then studied, firstly using a Kruskal–Wallis test (null hypothesis, H_0 : no difference between ontogenic stages). If the result was a non-significant difference between the stages, it was concluded that no change had occurred in the parameter. When the result was significant, the effect of the structural unit's rank on the parameters was tested using a non-parametric regression (H_0 : rank has no effect on the parameter; Bowman and Azzalini, 1997) and the sign of the slope of the regression was reported. If the effect was significant and the slope was positive, it was concluded that the parameter increased between successive structural units. Otherwise, it was concluded that the parameter decreased between successive structural units. The effect of the environment on parameters for each axis category was then tested using a non-parametric ANCOVA (H_0 : regressions are the same between conditions; Young and Bowman, 1995). For each axis category, it was concluded that environmental conditions have an effect on a parameter when the test was significant; otherwise it was concluded that the axis category does not show a response to environmental conditions.

RESULTS

Qualitative architectural analyses

Levels of organization

Our structural analysis of *R. cathartica* showed that the plant has three levels of organization. It is composed of a rootstock that gives rise to several branched complexes consisting of dichasia where each axis is a pseudo-monopodium which itself is formed from monopodial modules.

The module (Fig. 2 D) is a branched system composed of four differentiated axis categories:

Primary axis. This is a long, thick, orthotropic axis. Its growth is rhythmic and definite. Its branching is rhythmic, one-year-deferred and follows an acrotonic gradient. Its growth units bear 5 to 10 leaf pairs separated by long internodes. Its apex lignifies and forms a spine when growth ends (Fig. 2G). It gives rise to all other axis

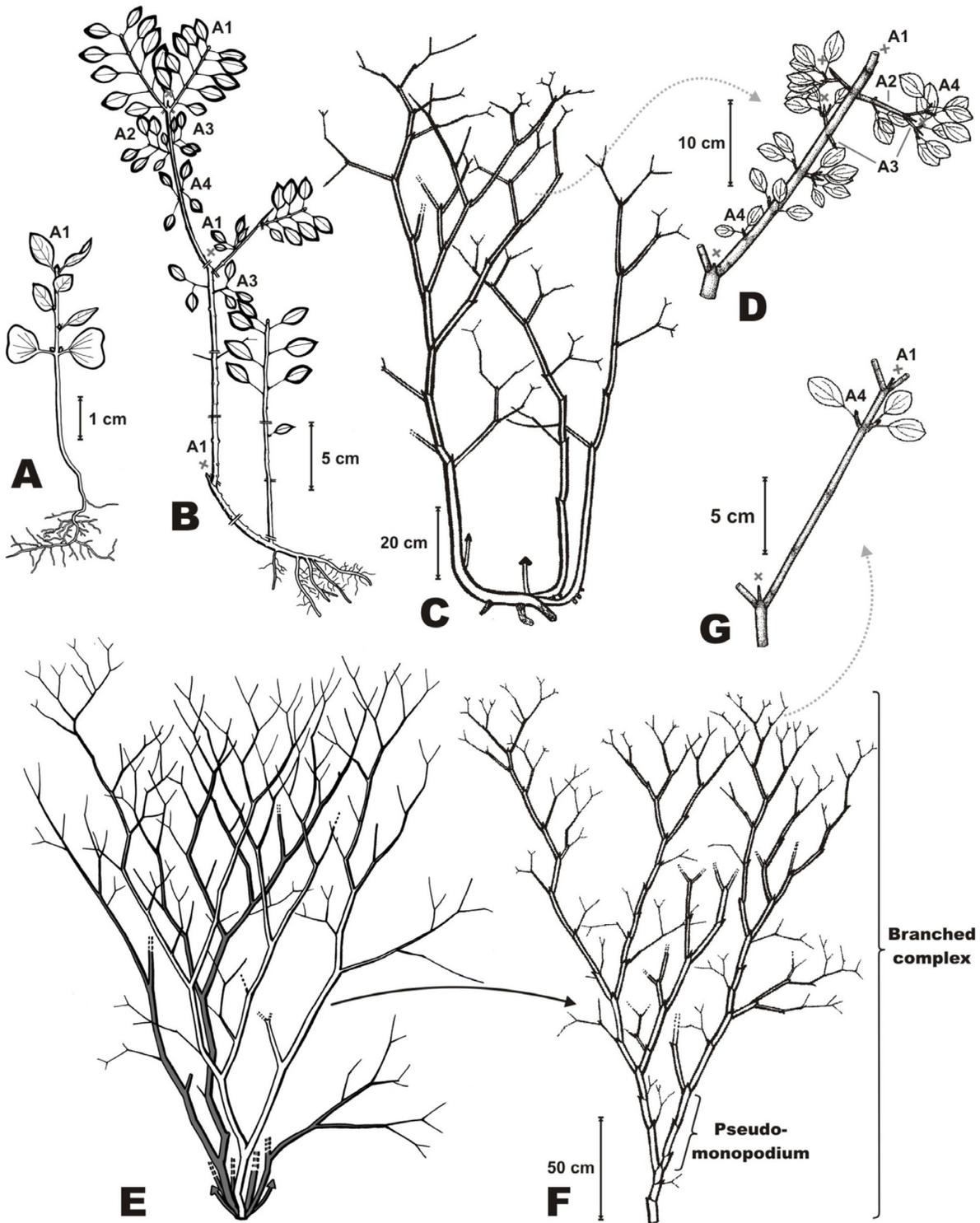


FIGURE 2 Ontogenic stage description of plants growing under an open canopy (site a): (A) 1-year-old plant (stage 1); (B) 7-year-old plant (stage 2); (C) 17-year-old plant (stage 3); (D) module organization in a 17-year-old-plant; A1: Primary axis; A2: Plagiotropic shoot; A3: Spiny shoot; A4: Short shoot; (E) 25-year-old plant (stage 4); (F) branched complex organization in a 25-year-old-plant; (G) module organization in a 25-year-old plant.

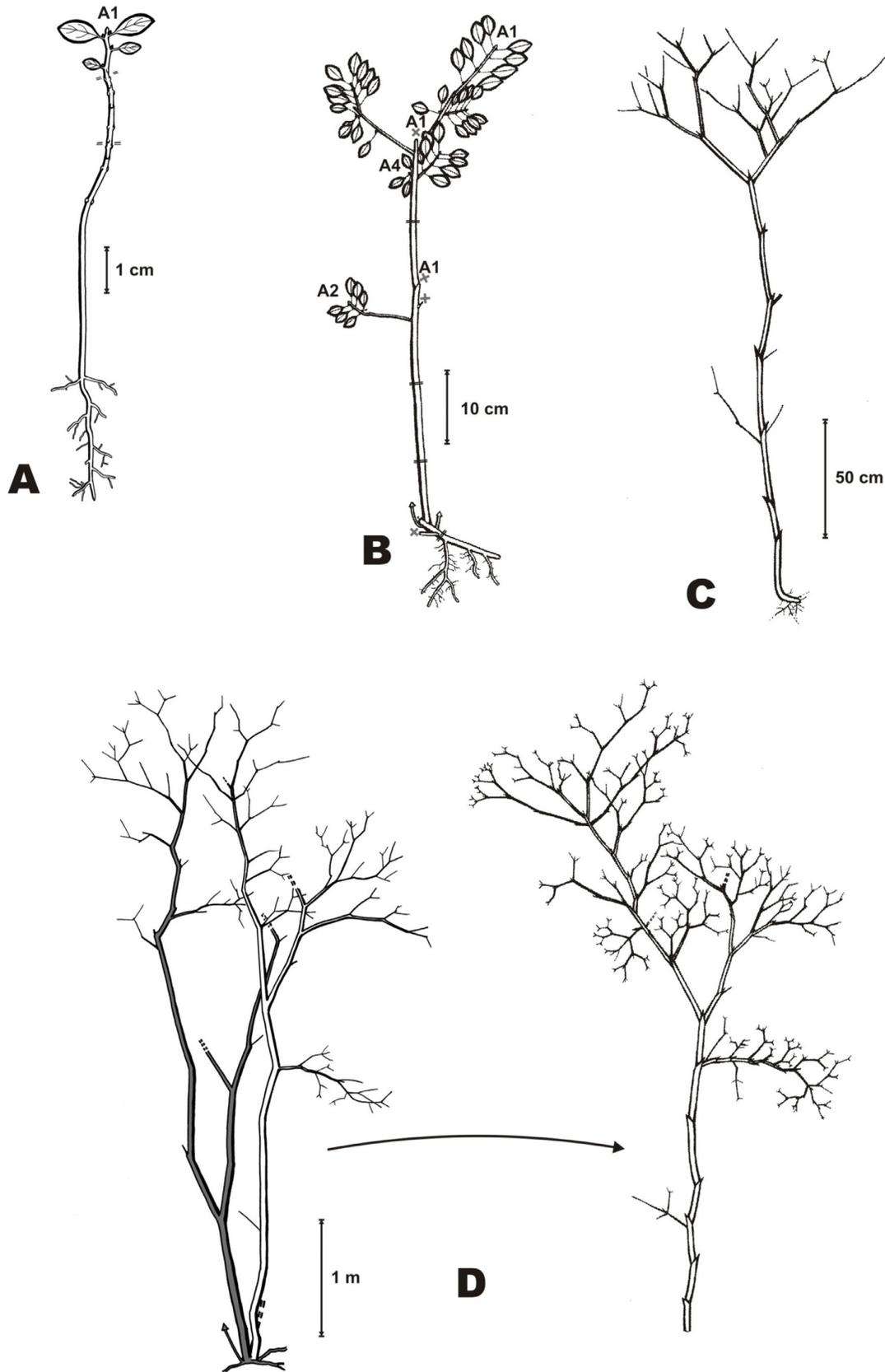


FIGURE 3 Ontogenic stage of plants growing under a closed canopy (site b): (A) 3-year-old plant (stage 1); (B) 9-year-old plant (stage 2); (C) 15-year-old plant (stage 3); (D) 24-year-old plant (stage 4).

categories excepted at the axils of its basalmost leaves where it can bear lateral inflorescences.

Plagiotropic shoots. These are long, plagiotropic axes of medium diameter. Their growth is definite and they bear 4 to 6 leaf pairs separated by long internodes. When their growth ends, their apex lignifies. They bear lateral spines and short shoots. They can flower at the axils of their basalmost leaves.

Spiny shoots. These are short, thin, ageotropic axes. Their growth is definite and they bear two to three leaf pairs separated by long internodes. Their lignified apex forms a spine. They give rise laterally to short shoots and can flower from the axils of their basalmost leaves.

Short shoots. These are very thin orthotropic axes with indefinite rhythmic growth. Each growth unit bears one to two leaf pairs separated by very short internodes. These axes are not ramified but can bear lateral flowers.

The pseudo-monopodium (Fig. 2F) is a branched system made up of a main axis bearing lateral branches regularly spaced and of increasing length from one branching level to another. Its main axis is a linear series of equivalent orthotropic modules that succeed one another by sympodial subterminal branching. Secondary growth progressively masks the sympodial nature of this axis. Branches are oblique, deciduous and sympodial structures. They start by an oblique series of aligned modules and end by forks of ever smaller modules that are all equivalent. Branches arise from the sub-apical part of each orthotropic module on the main axis, usually opposite the orthotropic relay at the same node.

Branched complexes (Fig. 2F) are dichasial sympodes made up of orthotropic pseudo-monopodia that are more or less equivalent one to another. They succeed one another by sub-terminal branching under their apex which is transformed into a spine. The size of each element decreases from one branching level to the next.

Ontogenesis

Each of the previously described structural units is set up progressively throughout ontogenesis. The first module is formed at the seedling stage. A monopodial primary axis then develops, usually over 3 to 4 years, without being branched (Fig. 2A, 3A) and this dies terminally following lignification of its apex. After differentiation of its apex, two unequal subterminal relays are set up; the first is vertical and constitutes the primary axis of the next orthotropic relay; the second is oblique and forms the primary axis of the lateral branch's first module. This process is repeated several times resulting in the edification of a pseudo-monopodium (Fig. 2B, 3B).

This first pseudo-monopodium's development ends as a fork made up of two modules equivalent in size and orientation at its apex (Fig. 2C, 3C). Each of these two modules is the starting point of a new pseudo-monopodium that over several years shows the same development as that described previously. At its extremity it develops a new subterminal fork, each element of which is the basis for a future pseudo-monopodium. The repetition of this process

leads to the edification of a branched complex (Fig. 2E, 3D). The size of the successive pseudo-monopodia decreases from one branching level to the next. They are long and composed of several modules at the base of the branched complex while at its periphery they become shorter until composed of only one module when development ends. (Fig. 2G) Throughout the branched complex's ontogenesis, the lateral branching of the modules changes simultaneously with decreasing length of the pseudo-monopodia. Clearly, at the base of the branched complex, the first modules are not laterally branched; at the complex's centre their branching is almost continuous with all axils of the leaves bearing lateral axes; then the branching regresses up to the branched complex's periphery where modules are poorly branched and bear flowers.

At the same time that the first branched complex is established, supplementary complexes edify from dormant buds located at the base of the plant (Fig. 2B). Their development, which is delayed compared to the first branched complex, leads to the edification of a series of branched complexes with the same structure as the first produced, but decreasing in size (Fig. 2E, 3D).

Environment-induced variations

Rhamnus cathartica develops in different manners under a closed or an open canopy, except for seedlings where no difference was observed.

In understory, the organism was made up of few branched complexes. A large number of small portions of necrosed axes were observed at the plant base, corresponding to deferred structures that give rise to branched complexes under an open canopy but that here did not survive. Each complex possessed a trunk formed by a long pseudo-monopodium of frequently 5 to 6 aligned modules that were long and showed little branching. This development lent the plant an arborescent shape.

Under open canopy the organism was usually two to three times smaller than in understory and was made up of many branched complexes. These had no trunk at their base because forks were rapidly formed. Pseudo-monopodia of the branched complex bases were made up of 2 or 3 aligned modules that were short and densely branched. This development lent the plant the shape of a shrub.

When the branched complexes ceased to grow, the short and not laterally branched modules they produced last were very similar in both environments but bore more flowers when the plant was growing under an open canopy.

Quantitative architectural analyses

Axis categories

Qualitative analyses were used to distinguish between different axis categories in each module (Tab. 1A). Lateral branches of the pseudo-monopodium were not analysed because their main axis is a variation of the modules' primary axis. Multiple comparison tests were used to group the quantitative values of axis categories without taking account of their topological position. Tests on quantitative variables confirmed the presence of four differentiated axis categories with significantly different diameters, growth unit lengths and number of leaf pairs (Tab. 1B). These quantitative variables

TABLE 1 Architectural table of common buckthorn giving qualitative and quantitative properties: in the latter case, data are expressed as means and standard deviation; The numbers in the column headings specify axis types under a given light condition and are used to summarize the statistical grouping; 54 axes were measured for each axis type and light condition.

	Canopy	Primary axis (A1)		Plagiotropic shoot (A2)		Spiny shoot (A3)		Short shoot (A4)		Statistical grouping
		Open (1)	Closed (2)	Open (3)	Closed (4)	Open (5)	Closed (6)	Open (7)	Closed (8)	
A Qualitative properties	Growth direction	Orthotropic		Plagiotropic		Ageotropic		Ageotropic – Orthotropic		-
	Symmetry	Radial		Bilateral		Bilateral		Bilateral		-
	Lifespan	Perennial		Medium		Short		Short		-
	Secondary growth	Extensive		Medium		Restricted		Restricted		-
	Shape	Conical		Conical		Conical to cylindrical		Cylindrical		-
	Adventitious rooting ability	Yes		No		No		No		-
	Flowering ability	Yes		Yes		Yes		Yes		-
	Branched axis	Yes		Yes		Yes		No		-
	Branching rhythm	Rhythmic or continuous		Rhythmic		Rhythmic		-		-
B Quantitative properties	Basal diameter of axis (mm)	18.9 ± 9.9	21.9 ± 8.8	4.1 ± 1.0	4.3 ± 1.5	2.5 ± 0.5	2.2 ± 0.4	1.9 ± 0.3	1.7 ± 0.3	(1-2) ; (3-4) ; (5-6) ; (7-8)
	Growth unit length (cm)	19.75 ± 7.15	28.3 ± 15.2	8.6 ± 2.6	11.8 ± 4.3	2.8 ± 0.9	2.9 ± 0.7	0.9 ± 0.5	0.9 ± 0.5	(1-2) ; (3) ; (4) ; (5-6) ; (7-8)
	Leaf number by growth unit	11.5 ± 2.1	13.1 ± 3.1	8.3 ± 1.5	9.8 ± 1.9	4.5 ± 1.0	4.1 ± 0.65	3.9 ± 0.75	3.9 ± 0.75	(1-2) ; (3) ; (4) ; (5-6) ; (7-8)
	Number of growth units by axis	1.0 ± 0.1	1.0 ± 0.1	1.0 ± 0.1	1 ± 0	1 ± 0	1 ± 0	5.3 ± 1.8	4.2 ± 1.7	(1-2-3-4-5-6) ; (7-8)
	Maximal observed diameter (mm)	72.2	56.4	6.3	9.2	3.6	3.1	2.7	2.6	-

decreased in value from the primary axis to the short shoots. The number of growth units per axis was significantly different between short shoots - which are made up of several growth units - and all the other axis categories made up of a single unit. This difference highlights the indefinite functioning of the short shoot's meristem. To sum up, we were able to distinguish between four differentiated axis categories even without taking account of the topological position of the axes. However, the results of this analysis did not show these parameters to be concerned by phenotypic plasticity *i.e.* we did not observe any significant morphological differences in these axis categories between sites. The only exception to this was for plagiotropic shoots that were longer and bore more leaf pairs per growth unit in understory.

TABLE 2 Ontogenic changes in the quantitative variables of the different axis categories in successive modules: Significant differences are indicated: * P<0.05; ** P<0.005; *** P< 0.0005

	Site canopy	Diameter	Length	Leaf number by growth unit	Number of growth units by axis
Primary axis	Open	Decrease***	Decrease**	Decrease*	No change
	Closed	Decrease***	Decrease***	No change	No change
Long shoot	Open	No change	No change	Increase**	No change
	Closed	No change	No change	No change	No change
Spiny shoot	Open	Increase*	No change	No change	No change
	Closed	Increase***	No change	No change	No change
Short shoot	Open	No change	No change	No change	No change
	Closed	No change	No change	No change	No change

Ontogenic changes in branched complexes

We studied ontogenic changes in module structural parameters (diameter, growth unit length, number of leaf pairs per growth unit and number of growth units per axis) in a branched complex. We chose to consider only the variables of the 5th, 10th and 15th modules within the first branched complex. The primary axes of the modules, established before the 5th module and after the 15th module, showed little branching and we therefore did not possess sufficient measurements to extend the analysis to all axis categories. The mean number of growth units per axis for all the axis categories did not vary from the 5th to the 15th module (Tab. 2; Fig.4). Two different behaviours were distinguished: module primary axes showed significantly decreasing quantitative variables from the 5th to the 15th module (except for number of leaf pairs in understory) whereas the

quantitative variables for the three other axis categories (plagiotropic shoot, spiny shoot and short shoot) did not vary significantly (Tab. 2; Fig. 4) or increased slightly (for number of leaves per growth unit in plagiotropic shoots in plants growing under an open canopy and for spiny shoot diameter in both sites) from the 5th to the 15th module. To sum up, the quantitative variables measured on primary axes decreased from the base to the periphery of branched complexes, while these same variables in the other axis categories remained constant or increased slightly.

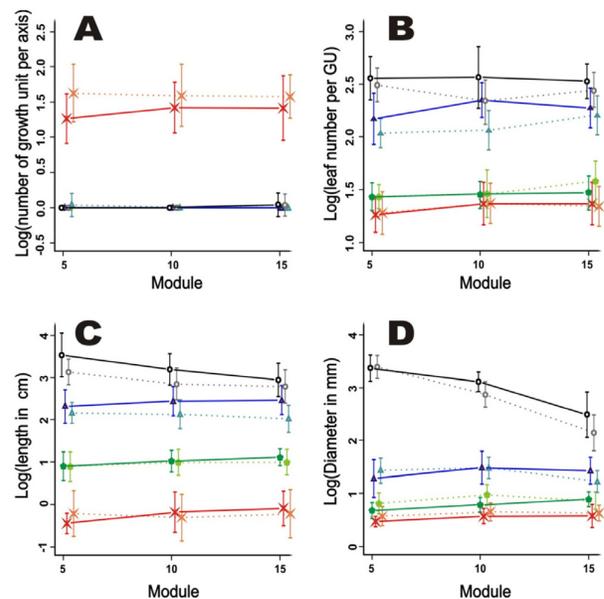


FIGURE 4 Ontogenic changes in the quantitative properties of the different axis categories: (A) Number of growth unit; (B) Number of leaves per growth unit; (C) Length; (D) Diameter; black lines are for values of primary axes, blue lines for those of long shoots, green lines for those of spiny shoots and red lines for those of short shoots. Dotted lines are for axes under open canopy (site a) and continuous lines are for axes under closed canopy (site b).

Architectural plasticity

TABLE 3 Comparison of axis category parameters in closed canopy and open canopy plants after calibration of ontogenic changes: Significant differences are indicated: * P<0.05; ** P <0.005; *** P< 0.0005

	Primary axis	Plagiotropic shoot	Spiny shoot	Short shoot
Basal diameter of axis	Thinner***	Thinner*	Thicker**	Equal
Growth unit length	Shorter**	Shorter***	Equal	Equal
Leaf number by growth unit	Fewer*	Fewer***	Equal	Equal
Number of growth unit by axis	Equal	Equal	Equal	More*

Axis category parameters

Differences between the sites with regard to axis quantitative parameters (diameter, growth unit length, number of leaf pairs per growth unit and number of growth units per axis) were studied by measuring ontogenic changes as described previously. This analysis clearly showed that the axes possessed phenotypic plasticity mechanisms in response to canopy openness. The number of growth unit per axis was modified only in short shoots (Tab. 3) that were made up of more growth units in plants growing under an open than under a closed canopy. For the others quantitative parameters, two different behaviours were observed (Tab. 3): primary axes and plagiotropic shoots were thinner, shorter and bore fewer leaves per growth unit in plants growing under an open canopy; spiny and short shoot parameters were not significantly different under the two light conditions (except that spiny shoots were larger in diameter in plants growing under an open canopy).

Module branching

Differences between the sites with regard to branching of the various axis categories were studied by measuring the ontogenic changes described above. Modules were more branched in plants growing under an open than under a closed canopy (Fig. 5), and this concerned the primary axes*,

plagiotropic shoots* and spiny shoots***. However, the lateral axes composition of the different axis categories was relatively similar. Branching modifications in plants growing under an open canopy led to an approximately 20 % increase in the number of axes on primary axes and plagiotropic shoots and a 40 % increase for spiny shoots, compared to plants under a closed understory.

Branching of pseudo-monopodia and branched complexes

Pseudo-monopodia were on average made up of 5.3±0.9 modules in plants growing in the understory and 3.1±0.4 modules in those growing under an open canopy (count made on the first 20 modules of 11 individuals). These pseudo-monopodia were made up of significantly more modules in plants growing under an open than under a closed canopy (Wilcoxon test; H₀: distributions the same; p-value<0.0005). This difference in the number of modules constituting pseudo-monopodia greatly affected the overall branching of branched complexes by establishing many forks in the plants growing under an open canopy. Their branched complexes were in consequence composed of significantly more modules (Wilcoxon test; H₀: distributions the same; p-value=0.00114). Branched complexes were composed of approximately four times more modules in plants growing under an open canopy (420±270 modules) than in those growing in understory (91±24 modules). The number of developed branched complexes per individual (15 plants measured under the two light conditions) was also higher (Student's t test; H₀: means the same; p-value=0.02) for plants growing under an open canopy (5.73±1.79 branched complexes) than for plants growing under a closed canopy (3.93±1.44 branched complexes).

Flowering frequency

Flowering frequency was determined for all axis categories considered together in the flowering crown of ten individuals at both sites, considering only the last growth unit. Flowering frequency was far higher (Z-test; H₀: proportions the same; p-

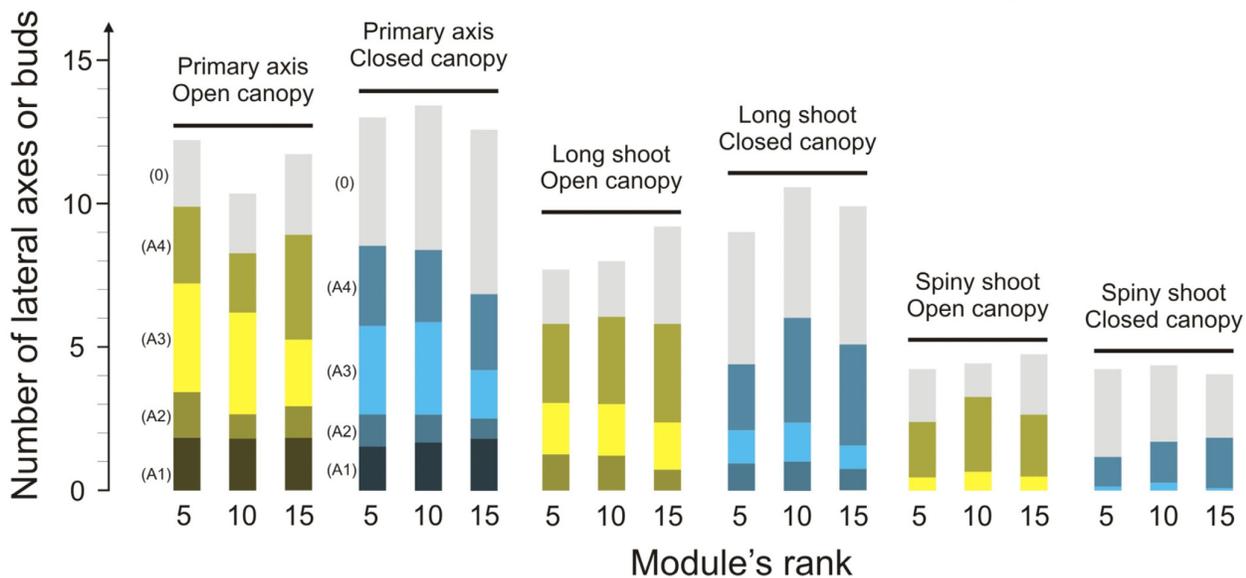


FIGURE 5 Branching of the different axis categories in successive modules (Stacked bar chart): The composition of lateral axes is indicated with the colour code and letters corresponding to primary axis (A1), long shoot (A2), spiny shoot (A3), short shoot (A4) and dormant bud (0). Short shoots are not branched.

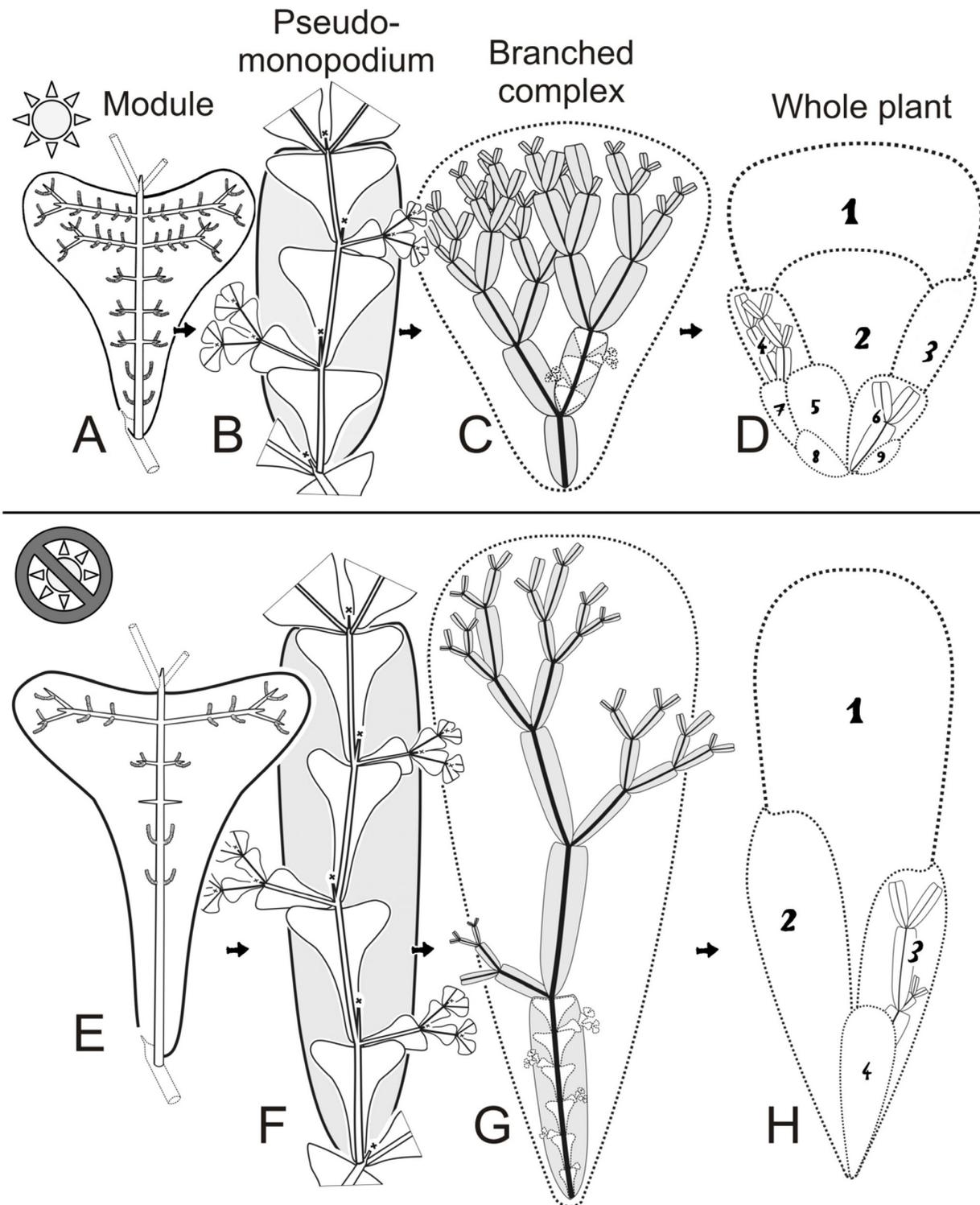


FIGURE 6 Levels of organisation in the common buckthorn: units and their plastic responses to light conditions. (A,B,C,D) Levels of organization in plants growing under open canopy. (E,F,G,H) Levels of organization in plants growing under closed canopy. Each level of organization is drawn on the same scale for plants growing under open or closed canopy. Under an open canopy: modules are smaller and more branched (A,E); stems are composed of fewer modules (B,F); branched complexes are composed of forks of equivalent stems while under a closed canopy one of the two branches of the fork develops a trunk and the other a lateral branch (C,G). Under an open canopy the whole plant is composed of far more branched complexes (D,H). Numbers give the appearance in order of successive branched complexes.

value < 0.0005) for plants growing under an open canopy (0.39) than for those growing under a closed canopy (0.15).

DISCUSSION

Architecture of the common buckthorn

Qualitative and quantitative architectural analyses were used to determine the developmental rules of common buckthorn and three levels of organization or nested structural units were distinguished (Fig. 6).

The first of these is the module (Fig. 6 A, E) made up of four differentiated axis categories: primary axis, plagiotropic shoots, spiny shoots and short shoots. Primary axes are perennial and are mainly involved in spatial exploration: *i.e.* setting up of the plant's framework in new territory. Plagiotropic shoots, borne by primary axes, are responsible for colonization: *i.e.* the occupying the space surrounding the plant framework. They possess spiny and short shoots in the horizontal plane and provide an extensive surface for photosynthesis (Nozeran, 1978; Barthélémy and Caraglio 2007). Spiny and short shoots are short-lived exploitation axes: *i.e.* involved mainly in assimilation. Indefinite functioning of the short shoots allows them, unlike the other axis categories, to produce leaves for many years, and this confers upon them the main role in exploitation (Johnson and Lakso, 1986; Lauri and Kelner 2001).

The second level of organization, the pseudo-monopodium, is formed by the subterminal branching of several aligned dominant modules (Fig. 6B, F). Oblique modules are smaller and form branches with a limited lifespan. The third level of organization, the branched complex (Fig. 6C, G), is a dichasial sympodium whose elements are pseudo-monopodia.

Lastly, the organism (Fig. 6D, H) is formed by the repetition, at the plant base, of several branched complexes. The largest is derived from the seed and the following are smaller and less branched.

Modules' ontogenic and plastic responses

Module developmental rules were similar in both sites but growth components were subjected to ontogenic variations and plastic responses. Although no genetic study was made of the *R. cathartica* populations considered here, it is hypothesized that the populations at the two study sites are genetically homogeneous and that the differences observed can be explained by phenotypic plasticity. This hypothesis is based on (i) the contiguosness of the two study sites, (ii) congruent additional observations in other populations, not shown in the results, that always associate the different behaviours described in this paper to their corresponding canopy openness and (iii) the possible reversibility of plant behaviour when the light environment of a given individual is altered.

Module primary axes, responsible for spatial exploration, were the most modified during ontogenesis in that their diameter, length, number of leaf pairs and number of lateral axes all varied. By contrast, the same parameters in the axes responsible for spatial colonization (plagiotropic shoots) and for spatial exploitation (spiny and short shoots) were relatively unchanged throughout ontogenesis. Primary axes

and plagiotropic shoots were the only axis categories that showed architectural plastic responses in that they were shorter, thinner, bore fewer leaves and were more branched under an open than a closed canopy. An interesting point to note is that spiny and short shoot parameters were also unchanged during ontogenesis and were unresponsive to canopy openness. We can thus distinguish between two contrasted behaviours in the axis categories of *R. cathartica*: slightly specialised axes (*sensu* Barthélémy and Caraglio 2007) responsible for plant spatial exploration and colonization can be modified to adapt the plant's shape to its environment. Highly specialised axes responsible for plant exploitation remain unchanged in their structure, but their number may be modulated in response to different environments.

Life forms and canopy openness

Under an open canopy it is a dense, multi-stemmed shrub composed of numerous branched complexes. It is devoid of a main trunk and rarely exceeds 2.5m in height. Under a closed canopy it is a small tree with few branched complexes. It possesses a differentiated main trunk, and frequently exceeds 7m in height (Knight *et al.* 2007). Observed differences in life forms were due to structural variations at every level in the plant's organization (module, pseudo-monopodium and branched complex). For plants growing under an open canopy, the absence of a main trunk was due to fork equivalency in the branched complexes (Fig. 6C) and this led to the edification of a regular dichasium that complied with Leeuwenberg's architectural model (Hallé *et al.* 1978). In understory, the trunk, differentiated at the plant base, consisted of a linear series of long modules. The first modules did not show any regular formation of forks, unlike in the plants growing under an open canopy: here one of the elements of the fork was oblique and formed a lateral branch with a limited lifespan. The whole plant was an unequal dichasium (Fig. 6G) complying with Koriba's architectural model (Hallé *et al.* 1978). We did not characterize any of the variable biotic or abiotic factors at the study site and to which the plants were subject in addition to canopy openness for we consider that it was the light conditions that were mainly responsible for the major differences observed in *R. cathartica* behaviour. This is supported by the fact that firstly the two sites are contiguous and secondly, main responses seem to be light-controlled. Also, the induction of axis horizontal growth has been linked in several studies to understory light conditions (Smith and Whitelam 1997; King 1998), *i.e.* low light intensity, a low red / far-red ratio (Miner *et al.* 2005; Valladares *et al.* 2007) and a horizontal light direction (Matsuzaki *et al.* 2007). The increased height of individuals in the understory is due to a combination of module lengthening (Fig. 6E) and an increase in module number per pseudo-monopodia (Fig. 6F). Stem lengthening is a frequent response to shade (Child *et al.* 1981) and has been included in "shade avoidance syndrome" (Child *et al.* 1981; Smith and Whitelam 1997). Lastly, when plants grow under an open canopy, their modules branch abundantly and they form frequent forks leading them to product a large number of modules within branched complexes. Similar responses to light conditions have been demonstrated in small trees, in shrubs and in herbaceous species (Pickett and Kempf 1980; Oliver and Larson 1990; Bonser and Aarssen 1994; Huber and Stuefer

1997; Millet 1997; Charles-Dominique *et al.* 2010). Although all these responses to light conditions are well known and widespread in the plant kingdom, their combination here is almost unique. It is an interesting point to note that the same responses at the module level in two different species can have different consequences for whole plant form and function if these species differ in their organization. For example, while *R. cathartica* and *Cornus sericea* L. (Charles-Dominique *et al.* 2010), express approximatively the same responses at the module level in understory, they show very contrasted behaviours at the whole plant scale: the horizontal growth of modules favours vertical exploration through increased acrotony at the pseudo-monopodium level in *R. cathartica* and horizontal exploration through the setting up of new stocks in *C. sericea*.

Hypotheses for the plant invasiveness

The changes in life form observed in *R. cathartica* constituted more than a change in height and involved contrasted architectural strategies. Despite the fact that we did not make any fitness measurements, we were able to identify two sets of morphological traits that are associated with the light environment and in the literature have been linked to plant performance. Plants growing under an open canopy expressed a strategy based on (i) the rapid emission of dense exploitation structures and (ii) high flowering. Extensive spatial occupation of the shrub strata was achieved by establishing numerous branched complexes with more than four times more modules than in the understory, and by the early expression of dichasial branching. This behaviour may lead *R. cathartica* to form invasive populations in open areas (Knight *et al.* 2007). Plant investments focused on developing dense spatial structures are found to lend organisms good competitive abilities (Claridge and Franklin 2002). The marked axis production should also have repercussions on the allelopathic effect of these individuals since the compounds responsible are present in leaves, bark and fruits (Seltzner and Eddy 2003). The highly branched structures of the plants growing under an open canopy were associated with the emission of more than twice the number of flowers than in the plants growing under a closed canopy. Additionally, plants growing under an open canopy produce flowers sooner, fruits are heavier and contain more seeds (Knight *et al.* 2007). All these traits expressed under an open canopy are known to be linked to the invasive behaviour of many species including shrubs such as *Ligustrum sinensis* Lour or *Lantana camara* L. (Claridge and Franklin 2002; Sharma *et al.* 2005; Theoharides and Duker 2007). It is believed that this behaviour, when expressed in disturbed open areas allows *R. cathartica* to exclude native species through competition (Kurylo *et al.* 2007).

The second architectural strategy was expressed in the understory. The plant responded to light constraints by producing long and lowly branched structures allowing it to reach a higher position in the canopy. This strategy is expressed by many trees that elongate their structure in understory, with little branching, until they reach the canopy (Grosfeld *et al.* 1999; Nicolini *et al.* 2001). Production of more elongated internodes has been demonstrated to increase individual fitness when plants compete for light (Dudley and Schmitt 1996; Weinig 2000). Rapid growth in understory is

also involved in the invasion process of the shrub *Lonicera maackii* (Rupr.) Herder (Deering and Vankat, 1999). The emission of lowly branched structures may be related to a waiting status (Heuret *et al.* 2000) that allows plants to survive in the understory. Plant survival may be assisted by the savings it makes on branching until the canopy opens or until it reaches the canopy. *R. cathartica* is known to be a very shade-tolerant species with good survival in shady conditions (Archibold *et al.* 1997; Grubb *et al.* 1996). When the plant reaches a sunny position in the canopy, it modifies its development, adopting that expressed when the plant grows under an open canopy. This architectural strategy is more advantageous than a sit-and-wait or 'Oskar' strategy (Silvertown, 1982, Closset Kopp *et al.* 2007) in that there is no growth suppression: even in unfavourable conditions, the plant keeps growing and explores vertical space.

Several factors are supposedly involved in the invasiveness of the common buckthorn, but its architectural plasticity would appear to be crucial in its capacity to invade various habitats that feature different light conditions (Kurylo *et al.* 2007). Its phenotypic plasticity allows the plant to maximise its abilities in favourable environmental conditions and to survive in unfavourable conditions (Baker, 1965; Novoplansky 2002; Richards *et al.* 2006). In this manner, the plant can survive in a great variety of habitats and invade disturbed habitats (Sultan 2003, 2004).

CONCLUSIONS

R. cathartica has three levels of structural organization: the module, the pseudo-monopodium and the branched complex. The properties of these three structures vary greatly throughout ontogenesis and in response to canopy openness. It adopts a tree-like shape in the understory and a shrub-like shape in open areas. The overall strategy of *R. cathartica* seems to arise from a trade-off between two architectural strategies: the first is based on the emission of vertical exploration structures and on limited branching; the second is based on marked branching that allows the plant to occupy the shrub strata and flower abundantly. This trade-off corresponds to *R. cathartica*'s ability to both survive in the understory and develop dense monospecific populations in open areas (Knight *et al.* 2007). Further studies are nevertheless necessary: (i) at the population scale to assess the relationship between the architectural strategies identified and the invasion dynamics of *R. cathartica*; (ii) in greenhouses under precisely controlled light conditions to identify the light component responsible for morphological changes.

It is important to note that phenotypic plastic responses came to light only after ontogenic variations had been measured. Ontogenic and plastic responses may concern the same morphological properties. Thus, any study of phenotypic plasticity should take account of ontogenic variability, at least in *R. cathartica*, or else its results may be biased. This also highlights the importance of dissociating plant development into ontogenic stages: two individuals of the same species, size or age may be at different phases of their ontogenesis (Grosfeld *et al.* 1999; Charles-Dominique *et al.* 2010).

ACKNOWLEDGEMENTS

We wish to thank Jennifer Carré for help in collecting data. Thanks are extended to Daniel Barthélémy, Yves Caraglio, Thomas Le Bourgeois, Hervé Rey, Christine Heinz, Pamela Diggle and two anonymous referees for helpful suggestions in manuscript preparation. This work was supported by a Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada grant to André Bouchard and by a Centre National de la Recherche Scientifique grant to Claude Edelin and Tristan Charles-Dominique.

LITERATURE CITED

- Alpert P, Bone E, Holzapfel C. 2000.** Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **3**: 52–66.
- Archibold OW, Brooks D, Delaney L. 1997.** An investigation of the invasive shrub European Buckthorn, *Rhamnus cathartica* L. near Saskatoon, Saskatchewan. *Canadian Field Naturalist* **111**: 617-621.
- Baker HG. 1965.** Characteristics and modes of origin of weeds. In: Baker HG, Stebbins GL, eds. *The genetics of colonizing species*. New York: Academic Press, 147-169.
- Barthélémy D. 1991.** Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. *Acta Biotheoretica* **39**: 309-323.
- Barthélémy D, Caraglio Y. 2007.** Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of botany* **99**: 375-407.
- Barthélémy D, Edelin C, Hallé F. 1989.** Some architectural aspects of tree ageing. *Annales des Sciences Forestières* **46**: 194s-198s.
- Beaudet M, Messier C. 1998.** Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple, and beech seedlings growing under a natural light gradient. *Canadian Journal of Forest Research* **28**: 1007-1015.
- Benjamin K, Domon G, Bouchard A. 2005.** Vegetation composition and succession of abandoned farmland: effects of ecological, historical and spatial factors. *Landscape Ecology* **20**: 627-647.
- de Blois S, Domon G, Bouchard A. 2001.** Environmental, historical, and contextual determinants of vegetation cover: a landscape perspective. *Landscape Ecology* **16**: 421–436.
- de Blois S, Domon G, Bouchard A. 2002.** Factors affecting plant species distribution in hedgerows of southern Quebec. *Biological Conservation* **105**: 355–367.
- Bonser SP, Aarssen LW. 1994.** Plastic allometry in young sugar maple (*Acer saccharum*): adaptative responses to light availability. *American Journal of Botany* **81**: 400-406.
- Bowman AW, Azzalini A. 1997.** *Applied smoothing techniques for data analysis: the Kernel approach with S-Plus illustrations*, Oxford: Oxford University Press.
- Catling PM. 1997.** The problem of invading alien trees and shrubs: some observations in Ontario and a canadian checklist. *Canadian Field Naturalist* **111**: 338-342.
- Chambel MR, Climent J, Alia R, Valladares F. 2005.** Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. *Investigacion Agraria – Sistemas y Recursos Forestales* **14**: 334-344.
- Charles-Dominique T, Edelin C, Bouchard A. 2010.** Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub of Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy. *Annals of botany* **105**: 205-220.
- Child R, Morgan DC, Smith H. 1981.** Control of development in *Chenopodium album* L. by shadelight – The effect of light quality (Red:Far Red ratio) on morphogenesis. *New Phytologist* **89**: 545-555.
- Claridge K, Franklin SB. 2002.** Compensation and plasticity in an invasive plant species. *Biological Invasions* **4**: 339-347.
- Cogliastro A, Benjamin K, Bouchard A. 2006.** Effects of full and partial clearing, with and without herbicide, on weed cover, light availability, and establishment success of white ash on shrub communities of abandoned pastureland in southwestern Quebec, Canada. *New forests* **32**: 197-210.
- Coleman JS, McConnaughay KDM, Ackerly DD. 1994.** Interpreting phenotypic variation in plants. *Tree* **9**: 187–191.
- Davidson AM, Jennions M, Nicotra AB. 2011.** Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology Letters* **14**: 419–431.
- Deering RH, Vankat JL. 1999.** Forest colonization and developmental growth of the invasive shrub *Lonicera maackii*. *The American Midland Naturalist* **141**: 43-50.
- Dudley SA, Schmitt J. 1996.** Testing the adaptive plasticity hypothesis: density dependent selection on manipulated stem length in *Impatiens capensis*. *American Naturalist* **147**: 445–465.
- Edelin C. 1977.** *Images de l'architecture des conifères*. PhD Thesis, Université Montpellier II, France.
- Edelin C. 1984.** *L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie Tropicale*. PhD Thesis, Université Montpellier II, France.
- Edelin C. 1990.** The monopodial architecture: the case of some tree species from tropical Asia. *Forest Research Institute Malaysia Research Pamphlet* **105**: 1-222.
- Environment Canada. 2001.** National climate data and information archive. Canadian normals or averages 1971-2000. [Accessed 5 April 2011]. Available: http://climate.weatheroffice.gc.ca/climate_normals/index_e.html
- Frazer GW, Canham CD, Lertzman KP. 1999.** *Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation*. Simon

- Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies Millbrook, New York.
- Funk JL. 2008.** Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment. *Journal of Ecology* **96**: 1162-1173.
- Globensky Y. 1987.** Région de Huntingdon. Ministère de l'Énergie et des ressources, Québec, Rapport géologique 198, 53p. 1 carte (n° 1964) à 1/63360 (=31 G/01).
- Godwin H. 1943.** Biological flora of the British Isles: Rhamnaceae. *Journal of Ecology* **31**: 66-92.
- Godwin H. 1936.** Studies in the ecology of Wicken Fen III: the establishment and development of fen scrub (carr). *Journal of Ecology* **24**: 82-116.
- Goodwin BJ, Mc Allister AJ, Fahrig L. 1999.** Predicting invasiveness of plant species based on biological information. *Conservation Biology* **13**: 422-426.
- Gourley LC, Howell E. 1984.** Factors in Buckthorn invasion documented; control measures checked (Wisconsin). *Restoration Management Notes* **2**: 87.
- Grosfeld J, Barthélémy D, Brion C. 1999.** Architectural variations of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (Araucariaceae) in its natural habitat. *The evolution of plant architecture*. Kurmann MH and H. AR, Kew: Royal Botanic Gardens: 109-122.
- Grubb PJ, Lee WG, Kollmann J, Wilson JB. 1996.** Interaction of irradiance and soil nutrient supply on growth of seedlings of ten European tall-shrub species and *Fagus sylvatica*. *Journal of Ecology* **84**: 827-840.
- Hallé F, Oldeman RAA. 1970.** *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*, Paris: Masson.
- Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB. 1978.** *Tropical trees and forests - An architectural analysis*, Berlin, Springer.
- Hastwell GT, Panetta FD. 2005.** Can differential responses to nutrients explain the success of environmental weeds. *Journal of Vegetation Science* **16**: 77-84.
- Heneghan L, Rauschenberg C, Fatemi F, Workman M. 2004.** European Buckthorn (*Rhamnus cathartica*) and its effects on some ecosystem properties in an urban woodland. *Ecological Restoration* **22**: 275-280.
- Heuret P, Barthélémy D, Nicolini E, Atger C. 2000.** Analyse des composantes de la croissance en hauteur et de la formation du tronc chez le chêne sessile, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Fagaceae) en sylviculture dynamique. *Canadian Journal of Botany* **78**: 361-373.
- Hill JP, germino MJ. 2005.** Coordinated variation in ecophysiological properties among life stages and tissue types in an invasive perennial forb of semiarid shrub steppe. *Canadian Journal of Botany* **83**: 1488-1495.
- Huber H, Stuefer JF. 1997.** Shade-induced changes in the branching pattern of a stoloniferous herb: functional response or allometric effect? *Oecologia* **110**: 478-486.
- Johnson RS, Lakso AN. 1986.** Carbon balance model of a growing apple shoot. II. Simulated effects of light and temperature on long and short shoots. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **111**: 164-169.
- King DA. 1998.** Relationship between crown architecture and branch orientation in rain forest trees. *Annals of Botany* **82**: 1-7.
- Knight KS, Kurylo JS, Endress AG, Stewart JR, Reich PB. 2007.** Ecology and ecosystem impacts of common buckthorn (*Rhamnus cathartica*): a review. *Biological Invasions* **9**: 925-937.
- Kolar CS, Lodge DM. 2001.** Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 199-204.
- Kurylo JS, Knight KS, Stewart JR, Endress AG. 2007.** *Rhamnus cathartica*: Native and naturalized distribution and habitat preferences. *The Journal of the Torrey Botanical Society* **134**: 420-430.
- Lauri P-E, Kelner J-J. 2001.** Shoot type demography and dry matter partitioning: a morphometric approach in apple (*Malus x domestica*). *Canadian Journal of Botany* **79**: 1270-1273.
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA. 2000.** Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, and Control *Ecological Applications* **10**: 689-710.
- Matsuzaki J, Masumori M, Tange T. 2007.** Phototropic bending of non-elongating and radially growing woody stems results from asymmetrical xylem formation. *Plant, Cell and Environment* **30**: 646-653.
- Meilleur A, Bouchard A, Bergeron Y. 1992.** The use of the understory species as indicators of landform ecosystem type in heavily disturbed forest: an evaluation in the Haut-Saint-Laurent, Quebec. *Vegetatio* **102**: 13-32.
- Meilleur A, Véronneau H, Bouchard A. 1997.** Shrub propagation techniques for biological control of invading tree species. *Environmental management* **21**: 433-442.
- Mercier C, Brisson J, Bouchard A. 1999.** Demographic colonization in a 20-year-old right-of-way. *Environmental Management* **28**: 777-787.
- Messier C, Parent S, Bergeron Y. 1998.** Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *Journal of Vegetation Science* **9**: 511-520.
- Millet J. 1997.** *Rapports entre le mode de développement architectural des arbres et le statut successional des espèces dans le Québec méridional*. PhD Thesis, Université de Montréal, Canada.
- Miner BG, Sultan SE, Morgan SG, Padilla DK, Relyea RA. 2005.** Ecological consequences of phenotypic plasticity. *TRENDS in Ecology and Evolution* **20**: 685-692.
- Muth NZ, Pigliucci M. 2007.** Implementation of a novel framework for assessing species plasticity in biological invasions: responses of *Centaurea* and *Crepis* to phosphorus and water availability. *Journal of Ecology* **95**: 1001-1013.

- Nicolini E, Chanson B, Bonne F. 2001. Stem growth and epicormic branch formation in understorey beech trees (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Botany* **87**: 737-750.
- Novoplansky A. 2002. Developmental plasticity in plants: implications of noncognitive behavior. *Evolutionary Ecology* **16**: 177-188.
- Nozeran R. 1978. Réflexions sur les enchaînements de fonctionnements au cours du cycle des végétaux supérieurs. *Bulletin de la Société Botanique de France* **125**: 263-280.
- Oliver CD, Larson BC. 1990. *Forest stand dynamics*, New-York, Mc Graw-Hill.
- Paquette A, Bouchard A, Cogliastro A. 2007. A less restrictive technique for the estimation of understory light under variable weather conditions. *Forest Ecology and Management* **242**: 800-804.
- Parent S, Messier C. 1996. A simple and efficient method to estimate microsite light availability under a forest canopy. *Canadian Journal of Forest Research* **26**: 151-154.
- Pickett STA, Kempf JS. 1980. Branching patterns in forest shrubs and understory trees in relation to habitat. *New Phytologist* **86**: 219-228.
- Pokswinski SM. 2008. Invasive characteristics of chinese privet (*Ligustrum sinense* Lour.) in a bay swamp in the Fall Line Hills of east-central Alabama. MSc Thesis, Auburn University, United States.
- Pyšek P. 1995. On the terminology used in plant invasion studies. *Plant Invasions - General Aspects and Special Problems*. Pyšek P, Prach K, Rejmánek M and Wade M. Amsterdam, The Netherlands, SPB Academic publishing: 71-81.
- Pyšek P, Richardson DM. 2007. Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? In: Nentwig W, ed. *Biological invasions, Ecological studies*. Berlin and Heidelberg: Springer-Verlag, 97-126.
- Richards CL, Bossdorf O, Muth NZ, Gurevitch J, Pigliucci M. 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions *Ecology Letters* **9**:981-993.
- Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS *et al.* 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **32**: 305-332.
- Seltzner S, Eddy TL. 2003. Allelopathy in *Rhamnus cathartica*, European buckthorn. *Michigan Botanist* **42**: 51-61.
- Silvertown JW. 1982. *Introduction to Plant Population Ecology*. Longman, London.
- Smith H, Whitelam GC. 1997. The shade avoidance syndrome: multiple responses mediated by multiple phytochromes. *Plant, Cell and Environment* **20**: 840-844.
- Sultan SE. 2003. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution & Development* **5**: 25-33.
- Sultan SE. 2004. Promising directions in plant phenotypic plasticity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **6**: 227-233.
- Schweitzer JA, Larson K. 1999. Greater morphological plasticity of exotic honeysuckle species may make them better invaders than native species. *Journal of the Torrey Botanical Society* **126**: 15-23.
- Theoharides KA, Dukes JS. 2007. Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytologist* **176**: 256-273.
- Valladares F, Gianoli E, Gomez JM. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New phytologist* **176**: 749-763.
- van Kleunen M, Weber E, Fischer M. 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters* **13**: 235-245.
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Westbrooks R. 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* **84**: 468-478.
- Weinig C. 2000. Differing selection in alternative competitive environments: shade avoidance responses and germination timing. *Evolution* **54**: 124-136.
- Williamson MH, Fitter A. 1996. The characteristics of successful invaders. *Biological Conservation* **78**: 163-170.
- Wright SD, McConnaughay KDM. 2002. Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. *Plant Species Biology* **17**: 119-131.
- Wyckoff P, Jansen R, Patten R. 2005. The European buckthorn (*Rhamnus cathartica*) invasion in west central Minnesota. *Symposium on the biology, ecology and management of garlic mustard (Alliaria petiolata) and European buckthorn (Rhamnus cathartica)*, St Paul, USDA Forest Service Publication.
- Young SG, Bowman AW. 1995. Nonparametric analysis of covariance. *Biometrics* **51**: 920-931.

Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub of Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy

T Charles-Dominique^{1,2}, C Edelin^{1,2} and A Bouchard³

¹Université Montpellier 2, UMR AMAP, Montpellier, F-34000 France, ²CNRS, UMR AMAP, Montpellier, F-34000 France and ³Institut de recherche en biologie végétale, Université de Montréal 4101 est, rue Sberbrooke, Montréal (Québec) H1X 2B2, Canada

Background and Aims Qualitative and quantitative studies of the pattern of invasive plant development is considered a key aspect in understanding invasiveness. An architectural analysis was therefore performed in order to understand the relationship between shoot architecture and invasiveness in red-osier dogwood, *Cornus sericea* (Cornaceae).

Methods The structural and ontogenic characteristics of individuals in invading and non-invading populations in the native range of the species were compared to test the implication of developmental plasticity on invasiveness.

Key Results and Conclusions The results show that the shrub has a modular architecture governed by strong developmental rules. *Cornus sericea* is made up of two levels of organization, each with its own intrinsic sequence of differentiation. These intrinsic mechanisms were used as a framework for comparison and it was found that, in response to the light environment, developmental plasticity was elevated, resulting in two architectural strategies. This developmental plasticity concerns the growth direction and the size of the modules, the speed of their time course changes, their branching and flowering. Under an open canopy, *C. sericea* rapidly develops large vertical structures and abundant flowering. This strategy leads the plant to be invasive by excluding competitors and disseminating in the landscape. In the understorey, *C. sericea* slowly develops long horizontal structures which creep across the soil surface, while assimilating structures are poorly developed. This strategy does not lead to invasiveness but may allow the plant to survive in the understorey and reach sunny patches.

Cornus sericea – *Cornus stolonifera* – red-osier dogwood – shrub – invasive – architecture – phenotypic plasticity – development – light – human disturbance

INTRODUCTION

Biological invasions are a threat to biodiversity and cause public health problems and major financial losses (Vitousek *et al.*, 1996; Mack *et al.*, 2000; Pimentel *et al.*, 2000; Olden and Poff, 2003). Although invasive plants are a major problem, little is known of the relative importance of the characteristics of the invading plants, the features of the invaded communities and the landscape context in determining invasion success (Bartuszevige *et al.*, 2006; Theoharides and Dukes, 2007). Four main phases have been recognized in plant invasions: transport, colonization, establishment and landscape spread (Williamson, 1996; Theoharides and Dukes, 2007). These phases are determined by an interplay between human activities, abiotic and biotic environmental conditions and the traits of the invasive species itself. Species traits are involved in each of the four phases, and those such as propagule pressure, vegetative reproduction rate, generation time, dispersal and physiological phenotypic plasticity have been studied in depth, but mainly in exotic species that have become invasive after introduction. Few studies have been performed in invasive native species (Goodwin *et al.*, 1999; Schweitzer and Larson, 1999; Chesson, 2000; Kolar and Lodge, 2001; Sakai *et al.*, 2001; Lockwood *et al.*, 2005). Also, plant structure and developmental pattern are

rarely taken into account although they determine ramet type, number, disposal and establishment, i.e. the main parameters conditioning plant spatial competitive abilities (Birnbaum, 1994; Baret *et al.*, 2003a, b, 2004). Qualitatively and quantitatively studying the pattern of invasive plant development is now considered key in understanding invasiveness (Kolar and Lodge, 2001; Sakai *et al.*, 2001; Chambel *et al.*, 2005). In this context, several questions remain unanswered: (a) Do invasive plants change their pattern of development when they become invasive? (b) If so, how are these changes modulated throughout ontogeny? (c) What is the influence of the environment on these changes? (d) Lastly, what structural properties are involved in invasiveness?

In an attempt to address these questions, we chose to work on shrubs, firstly because they are one of the most invasive life forms on all continents (Archer, 1994) and secondly because their structure is that which has been the least studied. Studies have already been performed in south Québec (Canada), to understand vegetation successions on abandoned farmlands and these shed light on about ten shrub species that spread over pastures and previously cultivated fields (Benjamin *et al.*, 2005). Although most of these species are indigenous, they are invasive and inhibit plant successions, thus forming monospecific communities (Meilleur *et al.*, 1994; Canham *et al.*, 1998). The negative impact of these shrub

communities has tended to increase with land abandonment over the last few decades (Cogliastro *et al.*, 2006). The present studies focused on one of these shrub species, the red-osier dogwood (*Cornus sericea*) which is native to this region. This species is of particular interest for, although it is in an equilibrium in natural wetland habitats (Meilleur and Bouchard, 1989; Richburg *et al.*, 2000), it becomes invasive after habitat perturbations such as pasturage (Middleton, 2002a, b), changes in fire frequency (Richburg *et al.*, 2000; Middleton, 2002b) or an increase in soil salt levels subsequent to salt mining (Mustard and Renault, 2004). It develops monospecific populations of up to 100 000 stems per hectare (Meilleur *et al.*, 1994) and is recognized as one of the main plants that inhibits vegetation succession (Meilleur *et al.*, 1998; Véronneau *et al.*, 1998). The ecological situation in south Québec has been the subject of very considerable study. Numerous authors have analysed the anthropic, biotic and abiotic determinants of vegetation cover on a landscape scale (de Blois *et al.*, 2001, 2002; Cogliastro *et al.*, 2006) and factors implicated in tree colonization on a community scale (Meilleur *et al.*, 1997, 1998; Véronneau *et al.*, 1998; Mercier *et al.*, 1999; Paquette *et al.*, 2007). On an individual scale, we were already in possession of a comprehensive description of adult red-osier dogwood (Meilleur and Bouchard, 1993) but its ontogenesis and variations had never been described. The two behaviours of the red-osier dogwood, which is invasive under an open canopy and in equilibrium under a closed canopy, allow the observation of potential modifications in plant structure and ontogenesis. This approach is used to test the hypothesis of a link between developmental patterns and invasiveness related to differences in light conditions. A comparative architectural study of red-osier dogwood was conducted in the invasive and non-invasive situations. The architectural analysis defines the nature and relative arrangement of each part of the plant. It reveals, at any given time, the expression of an equilibrium between endogenous growth processes and exogenous constraints exerted by the environment (Edelin, 1977; Barthélémy and Caraglio, 2007). The study of the plant architecture considers both the properties of the structural elements, their patterns of development and the ontogeny of the plant throughout its whole life.

In this study, the vegetation type and light conditions in the invasive and non-invasive situations are briefly described. Then the red-osier dogwood architecture is analysed qualitatively and quantitatively and its ontogenesis defined in both situations. These ontogeneses were compared for discussions on the structural and ontogenic plasticity of red-osier dogwood. Lastly, conclusions concerning the link between architectural plasticity, light conditions and invasiveness in red-osier dogwood were drawn.

MATERIALS AND METHODS

Plant material

Red-osier dogwood (*Cornus sericea* L., syn. *Cornus stolonifera* Michx.; Cornaceae) is a woody, deciduous multi-red-stemmed shrub. It has simple opposite leaves 5–10 cm long and its white-petal flowers form terminal clusters. They are auto-sterile and pollination is by insects. Seeds are dispersed by birds. Red-osier dogwood is wide-ranging and proliferates in

swamps, low meadows, riparian zones, wetlands, floodplains, forest openings and understoreys (Crane, 1989). It grows from sea level up to 2500 m a.s.l. and tolerates very low temperatures. Red-osier dogwood occurs from Alaska to Newfoundland, south to Virginia in the east, to Kansas in the Great Plains, to northern Mexico, in the Rocky Mountains, and through California on the West Coast (Crane, 1989) and is reported as being a major environmental risk in ten European countries (Anonymous, 2008).

Study sites

The study was conducted in the Montreal area (southwestern Québec), a region with a humid continental climate. Annual rainfall is between 940 and 1100 mm (Benjamin *et al.*, 2005; Poulain *et al.*, 2007) and average temperatures are 21.0 °C in January and 20.8 °C in July.

The first site was called 'site I'; it is a shrubland where *Cornus sericea* forms dense and massive invasive communities (Meilleur *et al.*, 1994, 1998). It constitutes a right-of-way for electricity power lines in Haut-Saint-Laurent Municipalité Régionale de Comté (MRC) located in the south-western part of the province of Quebec, Canada, between the Saint Lawrence River to the north and the state of New York, USA, to the south (45°05'2"N; 74°15'9"W). The regional bedrock is mainly composed of Beekmantown dolomite and Postdam sandstone. These moraine deposits are occupied by eluvial brown soils and podzols (Meilleur *et al.*, 1997). The corridor under the right-of-way was fully cleared in 1977 to a width of 60 m (Mercier *et al.*, 1999).

The second site was called 'site NI' because of the non-invasive behaviour of *Cornus sericea* that fits into the vegetation. Samples at site NI (45°59'4"N; 73°59'9"W) were taken around Cromwell Lake in a forest which belongs to the University of Montréal Laurentides station, and is located 75 km north of Montreal. The soil here is composed of 1–5 m of glacial deposits on a granite base. The site is protected with no interventions apart from road maintenance.

Measurement of vegetation status and canopy openness

A rough qualitative and quantitative characterization was made of the vegetation interacting with *C. sericea* and its light status in order to substantiate our main hypotheses concerning differences in vegetation successional status. The context of the shrub and tree species in the vegetation surrounding the red-osier dogwood was characterized in 12 different samples of 10-m circular quadrats at each site. Quadrats were centred on red-osier dogwood individuals with at least 20 m maintained between them to avoid pseudoreplication. The presence of shrub and tree species and the number of individuals or patches (for shrubs) were documented by species. At both sites, the dominant species (present in more than one-third of the sites) were documented in order to specify vegetation associations and the proportion of individuals divided into three type classes (conifers, deciduous trees, shrubs). These data were compared with the literature (White, 1965; Légaré *et al.*, 2001; Savage, 2001; Middleton, 2002a) to determine vegetation status. Species were determined using the Flore Laurentienne (Marie-Victorin, 1995).

Lastly, canopy openness was estimated at both locations over 12 different samples at least 20 m apart. Canopy

openness was measured by means of a concave spherical densiometer (Forest Densiometers, Arlington, VA, USA). A study previously conducted in Quebec in different biomes showed that the results obtained by this method were closely correlated with the global light index (A. Paquette *et al.*, University of Montréal, Canada, unpubl. res., 2006). Similar results have been obtained for other forest types (Comeau *et al.*, 1998; Englund *et al.*, 2000). Finally a close correlation has been demonstrated between openness measurements taken by hemispherical photographs and the densiometer (Ferment *et al.*, 2001). Therefore the results obtained by this method were used to discuss the effect of the canopy openness and light conditions on plant growth.

Architectural analysis

General principles.

The architectural analysis of *C. sericea* was performed according to the concepts and methods initiated by Hallé and Oldeman (1970), Hallé *et al.* (1978), modified by Edelin (1984, 1990) and Barthélémy *et al.* (1989, 1991), and more recently revisited by Barthélémy and Caraglio (2007). The method consists of (a) selecting individuals at various developmental stages from seedling to adult to senescent individuals and (b) qualitatively and quantitatively describing the structure of all stems, in each individual and at each stage of development, in order to identify axis categories which constitute the organism, and to highlight the possible repeated structures within the organism. In a given environment, the species' development pattern is then deduced from a comparison of the architectures shown at each growth stage.

Selection of growth stages.

Growth stages are defined a priori on the basis of precise and objective morphological criteria, but which may vary depending on the species studied. *Cornus sericea* is composed of relays which succeed over time (Meilleur and Bouchard, 1993). Thus, each stage was defined by the emergence of a new relay. Using this criterion for all individuals provided a rigorous framework for comparison; changes in the rate of expression stages prohibited any comparison of plants with the same absolute ages (Wright and McConaughay, 2002).

Plant age.

Plant age was estimated a posteriori for each individual by counting the number of growth units (Barthélémy and Caraglio, 2007). In this species, each growth unit is usually equivalent to 1 year. The age of the oldest individuals, which had lost part of their structures, was estimated by comparison and cross-checking with younger individuals' structures.

Qualitative and quantitative morphological descriptors.

To describe plant axes (*sensu* Barthélémy, 1991), the morphological descriptors prescribed for the architectural analysis were used with the following diagnostic qualitative descriptors being selected: monopodial or sympodial structure, determinate or indeterminate growth, growth direction (plagiotropy/ orthotropy), symmetry, shape and reiteration ability. Concerning shape, conicity corresponds to

a basal/distal difference in diameter of $\geq 10\%$. Cylindrical-shaped axes were defined when this difference was $< 10\%$. In order to complete and reinforce the morphological observations, quantitative variables were acquired using the following descriptors: length of growth unit and axes, number of leaves per growth unit, number of growth units by axis and basal diameter. The reported diameter is the mean diameter of axes at the end of their development. Lastly, the results were summarized in the form of architectural tables.

Graphic expression of the results.

Each plant was drawn, but in results given below, only the drawing that corresponded to the most representative individual selected is shown, such that its properties are similar to the mean quantitative values for the stage. An interpretative scheme of the representative individual was drawn up to explain its structure. On this scheme only the main structural entities were represented. When an event occurred in several individuals at the same stage, but not in the described individual, this is still noted in the text.

Sampling

At site NI, 47 individuals aged 1 year to about 35 years were described and measured, with all individuals encountered in the area being studied. At site I, 82 individuals aged 1–30 years were selected in order to obtain at least 30 measures by axis category and described stage.

Statistical analysis

The different axis categories were separated on the basis of their morphological traits, and this was confirmed by nonparametric statistical tests: Kruskal–Wallis test (null hypothesis, H_0 : no difference between groups) or multiple tests of equal or given proportions (with the same null hypothesis). Multiple comparison tests using Bonferroni correction (or Holm correction for proportions) were performed to indicate grouping of axis types. Non-parametric tests were used because homoscedasticity was not verified. Mean values were used for all measured parameters and in order to detect global differences between axis types, and not only differences due to developmental stages, variables for all ontogenic stages were processed together. Significance of tests was reported as “*” for a P-value < 0.05 , by “**” for a P-value < 0.005 and by “***” for a P-value < 0.0005 . The same procedure was applied to determine the plastic responses when comparing axis types between the two sites.

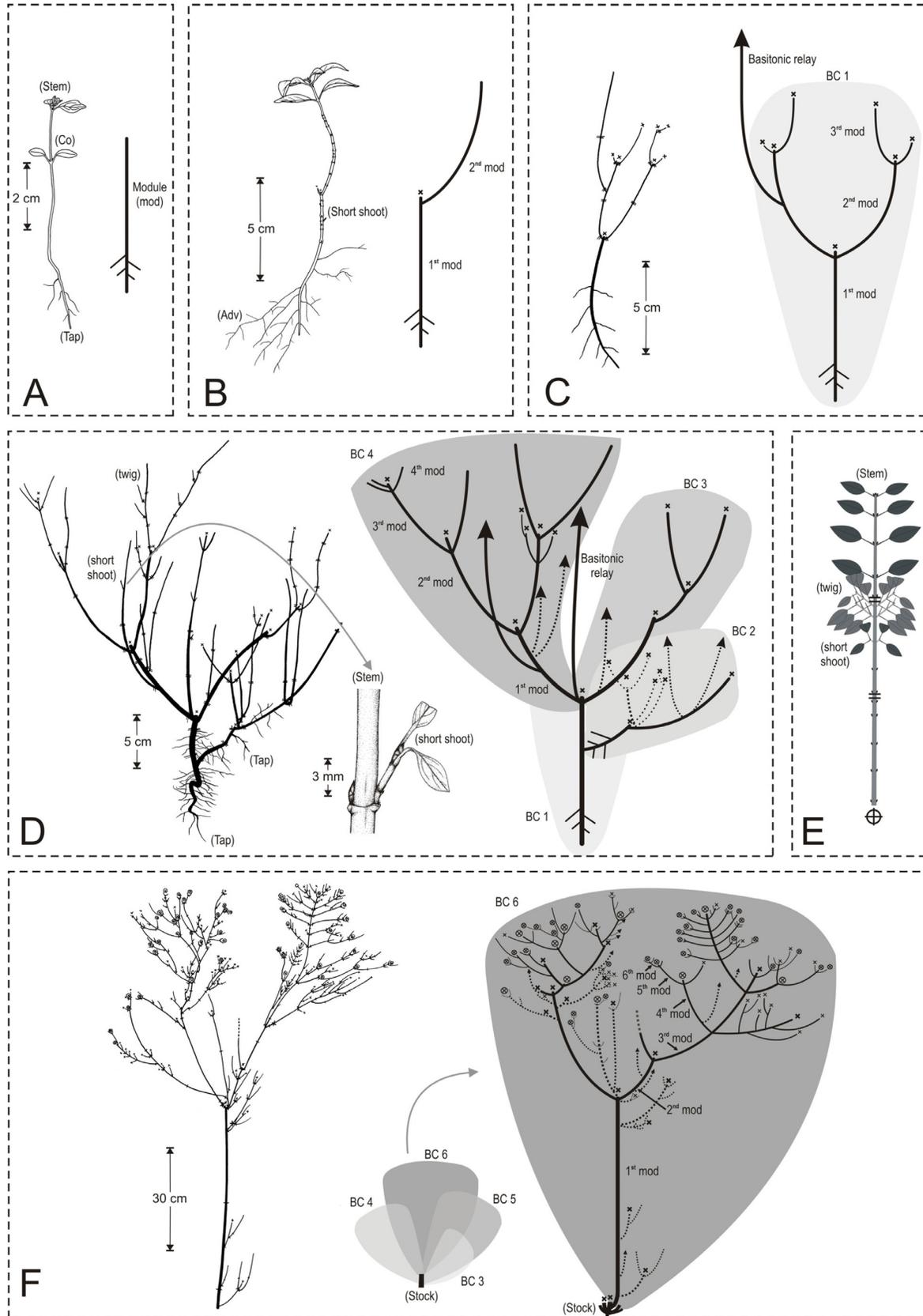


FIGURE 1 Ontogenic stage description of plants growing under open canopy (site 2): **A** 1-year-old plant (stage 1); **B** 5-year-old plant (stage 1); **C** 7-year-old plant (stage 2); **D** 13-year-old plant (stage 3); **E** module organization in 13-year-old plants (stage 3); **F** 25-year-old plant (stage 4); **Co** collar; **Tap** taproot; **Adv** adventitious root; **BC** branched complex; in schematic views, solid lines represent structuring axes, spears are delayed axes, dotted lines represent helpers, crosses are dead apices, grey envelopes are BCs and circles are inflorescences.

TABLE 1 Comparison of vegetation composition (in number of individuals per site) and canopy openness (percentage) between site I and site NI

	Conifers	Deciduous trees	Shrubs	<i>Cornus sericea</i>	Mean canopy openness
Site I	10	57	122	96	90.1 ± 22.6
Site NI	112	95	34	5	27.5 ± 10.11
	Chi-squared test***			Wilcoxon-Mann-Whitney test***	

Shrubs do not include *C. sericea*. The number of *C. sericea* per site does not include the individuals on which the quadrats were centred

Then changes in axis category parameters among successive structural units were studied, firstly using a Kruskal–Wallis test (null hypothesis, Ho: no difference between ontogenic stages). If the result was a non-significant difference between the stages, it was concluded that no change had occurred in the parameter. When the result was significant, the effect of the structural unit's rank on the parameters was tested using a non-parametric regression (Ho: rank had no effect on the parameter; Bowman and Azzalini, 1997) and the sign of the slope of the regression line reported. If the effect was significant and the slope was positive, it was concluded that the parameter increased among successive structural units. Otherwise, it was concluded that the parameter decreased among successive structural units. Then the changes in the parameters among successive structural units for the two sites were compared using a non-parametric ANCOVA (Ho: parallel regression surfaces for parameter values between conditions; Young and Bowman, 1995). It was concluded that changes were the same when the tests were non-significant and that changes were different when the tests were significant.

RESULTS

Canopy openness and vegetation status

Site I, where red-osier dogwood is invasive, is dominated by shrubs species such as *Rhamnus cathartica* which was found in 92 % of the quadrats (0.92) and *Salix discolor* (0.58). Shrub individuals accounted for 64.5 % of the shrub and tree population (Table 1). This site has a widely open canopy, with on average 90.1 % openness.

Site NI, where red-osier dogwood fits into the vegetation, is dominated by coniferous trees such as *Picea mariana* (0.5), *Abies balsamea* (0.42) and *Thuja occidentalis* (0.33), and deciduous trees such as *Acer rubrum* (0.67) and *Betula papyrifera* (0.42). Dominant species also included a shrub which is also usually found in the understorey: *Viburnum cassinoides* (0.58). Conifer trees and deciduous trees accounted for 46.5 % and 39.4 % of the global population (Table 1). This site had a closed canopy with on average 27.5 % openness. Canopy openness and vegetation composition in terms of shrubs and trees were significantly different at the two sites (Table 1). Site I, where red-osier dogwood is invasive, was in a typical early vegetation successional status of disturbed habitats; while site NI, where red-osier dogwood fits in the vegetation, was in a late successional status.

Qualitative architectural analysis

Stage 1.

At site I, the seedling shows an orthotropic monopodial conical-shaped stem with opposite phyllotaxy and radial symmetry (Fig. 1A). Its growth is rhythmic with growth units, separated by leaf scars, bearing four or five pairs of leaves. After about 3 years (Fig. 1B), the stem is 10 cm tall and it dies terminally. Two kinds of branching occur, both 1-year differed: (1) Lateral branching along the stem which produces ageotropic short shoots located in an acrotonic position on its growth units. These short shoots have only one or two pairs of leaves disposed in a horizontal plane; their diameter is very small, and they prune when they are 1 or 2 years old. (2) Subterminal branching which gives rise to one or two opposite new orthotropic stems with the same structure and development as that from which they are derived. Then, at around the 5th year, the 10- to 12-cm-tall plant is an erected sympodium composed of two or three similar 'modules' (Hallé and Oldeman, 1970). A module is an axis that has a determinate growth. It is the elementary unit of a sympodium. At site NI, the seedling (Fig. 2A) has the same structure as at site I. It is an orthotropic monopodial conical-shaped stem with opposite phyllotaxy, radial symmetry and rhythmic growth. But, unlike site I, its apex dies without producing subterminal branches; further, after 2 or 3 years, this young plant collapses in its entirety onto the ground.

Stage 2.

In this stage, at site I, the plant (Fig. 1C) is a regular dichasial sympodium with three levels of erected acrotonic modules which decrease in size from the base to the periphery. Each module is a small monopodium with a main stem bearing lateral short shoots and dying terminally. When it reaches approx. 15–20 cm tall, the sympodium halts its apical development and constitutes as a whole an acrotonic branching system which will be referred to hereinafter as a 'branched complex' (BC). Laterally on this branched complex the plant develops a long, thick and fast-growing orthotropic module which grows out of a dormant bud located basically on a growth unit of a basal module of the branched complex. At this stage this long axis is not yet branched.

At the same stage, at site NI, the collapsed axis of the young plant decays almost entirely except for its basis which remains alive. This part bears laterally a fast-growing orthotropic stem generally derived from one of the dormant cotyledonary buds (Fig. 2B). This basitonic originating axis is the first module of an erected sympodial branched complex composed of orthotropic modules with definite growth, similar to that observed at site I.

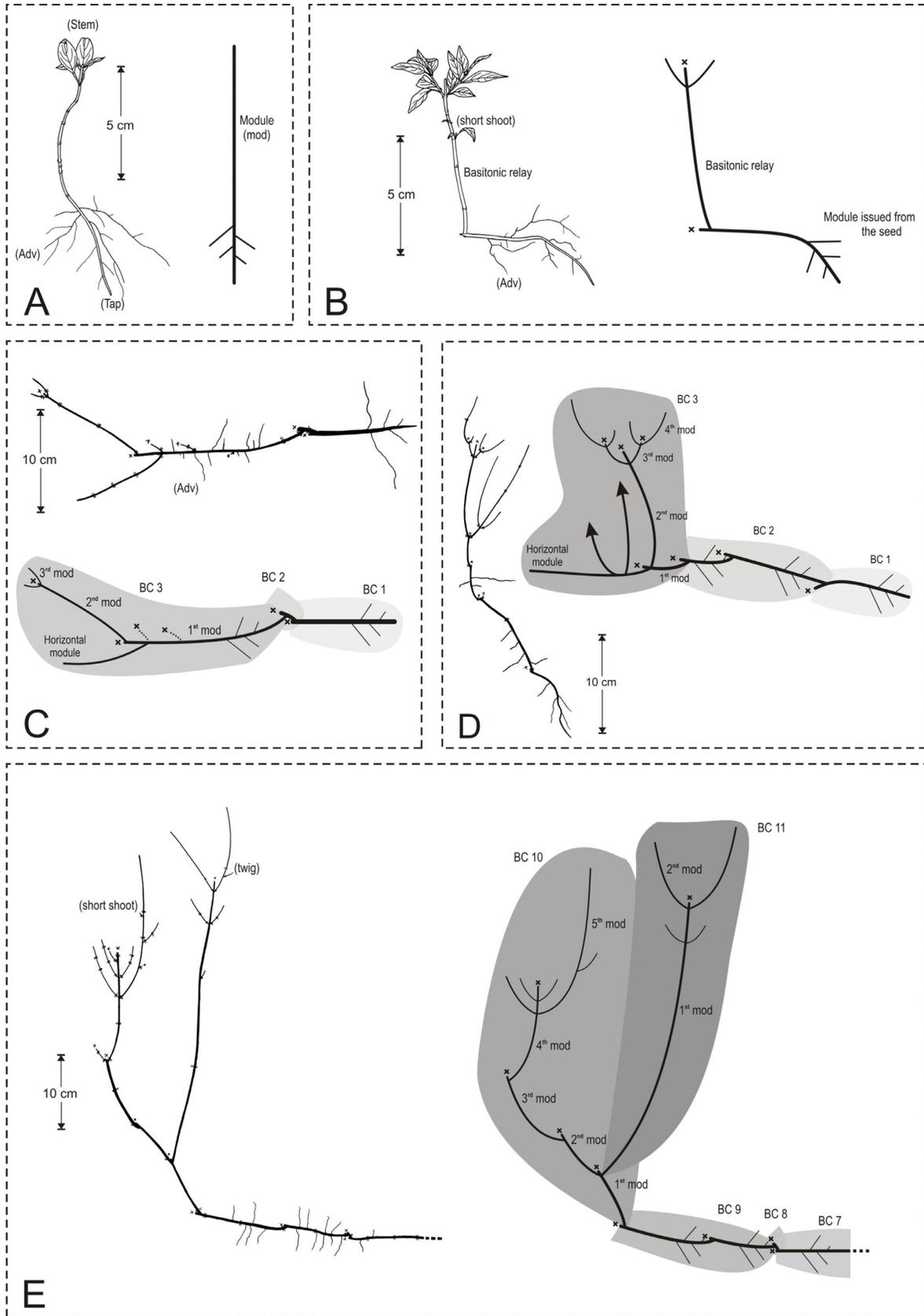


FIGURE 2 Ontogenic stage description of plants growing under closed canopy (site ND): **A** 3-year-old plant (stage 1); **B** 5-year-old plant (stage 2); **C** 13-year-old plant (stage 3); **D** 15-year-old plant (stage 3); **E** 27-year-old plant (stage 4); **Co** collar; **Tap** taproot; **Adv** adventitious root; **BC** branched complex; in schematic views, solid lines represent structuring axes, spears are delayed axes and crosses are dead apices.

Stage 3.

At site I, when the plant is about 13 years old, it consists of four branched complexes initiated one after another. The first, derived from the seed and described above, is the smallest. Only its first module is still alive, the others have died and have been naturally pruned away. It bears lateral adventitious roots where the stem is in contact with the soil and acts as a stock for the other branched complexes. Near its base is located the secondly occurred branched complex (BC2). Only two alive modules remain on this sympodium, the others have died and fallen off. Its short shoots have been pruned. The third branched complex (BC3) is a sympodium with three successive series of modules. At the same level on the stock is the 4th branched complex (BC4) which is the newest and largest on the plant. It has four successive series of long modules which are progressively shorter and smaller in diameter. Its modules are small monopodia, which bear short shoots and twigs laterally disposed in an acrotonic position on their growth units (Fig. 1E). The twigs are orthotropic axes with rhythmic growth and opposite phyllotaxy. They have bilateral symmetry, are smaller in diameter, bear fewer leaves, and are shorter than the stems. They are located near the top of the modules' growth units. The short shoots are similar to those described above.

The plant also shows two kinds of recently occurred axes derived from dormant buds located in a basitonic position on the main branched complexes. The first corresponds to a few orthotropic axes that are large in diameter and possess long growth units with numerous internodes. These are the first modules of future branched complexes. The second kind corresponds to short-lived orthotropic axes that are small in diameter and possess short growth units. These often die without branching or sometimes with only one level of small subterminal modules. They are numerous and contribute to increasing the photosynthetic surface of the plant without participating in its edification. They are called 'helpers'.

At site NI, the plant is also made up of three branched complexes (Fig. 2C and D) increasing in size from one to the other and bearing a few helpers. However, the collapse of the stems, which occurs in the first growth stage, partly alters the regularity of this structure. In each branched complex, only the modules in contact with the soil and producing adventitious roots remain alive. Others, which are more or less erected, die and decay in a few years such that only the

most recent ones are still present at the periphery of the plant. Further, the development of new branched complexes does not proceed from the base of the whole plant but from the base of the last branched complex. This behaviour leads to the differentiation of a sympodial stoloniferous axis that creeps across the soil. At this stage the stems produce lateral short shoots but no twigs.

Stage 4

At around 25 years old at site I, the plant is approx. 2.0 m tall and is composed of a stock supporting three or four branched complexes. The stock includes the base of the module derived from the seed and the base of former branched complexes. Because the whole plant is complex to represent, and because the branched complexes are similar in structure, only the newest and the largest is represented and described (Fig. 1F). The plant is a sympodium branched up to the 6th order of subterminal modules. Modules are orthotropic monopodia laterally bearing twigs and short shoots. The twigs are rhythmically ramified and laterally bear short shoots in an acrotonic position. At this stage, the plant flowers profusely; inflorescences are terminal on stems, twigs and short shoots. Helpers occur within the entire structure of the branched complexes. This is considered to be the last stage of development because all types of structure are expressed and also because subsequent branched complexes, emitted from the stock, show the same qualitative and quantitative properties as this described branched complex.

At site NI, and around the same age (27 years), the plant is also made up of branched complexes of increasing size but their maximum height is smaller than at site I. There is no single stock but a stoloniferous, sympodial, irregularly forked axis, already mentioned for the previous stage, with several rooting zones mainly located at the junction between horizontal and erected modules. Its oldest part, derived from the seed, shows necrosis, as do all the lateral modules and the short shoots associated with this sympodial creeping axis. It supports one or two erected or semi-erected distal branched complexes derived one from another. The largest one reaches only five orders of subterminal modules with lateral twigs and short shoots. Only some stems and twigs are able to bear inflorescences terminally. Table 2A outlines the qualitative properties of stems, twigs and short shoots for the plants present at both sites.

TABLE 2 Architectural table of red-osier dogwood

	Stem		Twig		Short shoot		Grouping	
	Site I (1)	Site NI (2)	Site I (3)	Site N (4)	Site I (5)	Site NI (6)		
A Qualitative properties	Growth direction	Orthotropic	Orthotropic to oblique	Orthotropic	Ageotropic		-	
	Symmetry	Radial		Bilateral	Bilateral		-	
	Pruning	Long term (3 to 12 years)		Medium term (2 to 3 years)		Short term (1 year)		-
	Secondary growth	Extensive		Restricted		None		-
	Shape	Conical		Cylindrical		Cylindrical		-
	Adventitious rooting ability	Yes		No		No		-
	Reiteration ability	Yes		Yes		No		-
	Flowering ability	Yes		Yes		Yes	?	-
	Branched axis	Yes		No → Yes		No		-
	Branching rhythm	Rhythmic → continuous		Not ramified → Rhythmic		Not ramified		-
B Quantitative properties	Observed flowering frequency	0.1	0.02	0.03	0.01	0.01	0	1; 2-3-4-5; 3-4-5-6
	Basal diameter of axis (mm)	2.55 ± 0.98	3.22 ± 1.12	1.01 ± 0.13	1.03 ± 0.08	0.61 ± 0.11	0.58 ± 0.09	1; 2; 3-4; 5-6
	Growth unit length (cm)	8.82 ± 7.11	11.23 ± 8.32	1.33 ± 0.44	1.42 ± 0.52	0.25 ± 0.12	0.2 ± 0.07	1; 2; 3-4; 5-6
	Leaf number by growth unit	5.55 ± 1.31	6.38 ± 1.92	3.29 ± 0.77	3.54 ± 1	1.79 ± 0.59	1.63 ± 0.48	1; 2; 3-4; 5-6
	Number of growth unit by axis	2.29 ± 0.89	3.1 ± 1.41	1.79 ± 0.79	1.41 ± 0.66	1 ± 0	1 ± 0	1; 2; 3; 4; 5-6
	Length of axis (cm)	20.95 ± 21.37	37.41 ± 39.61	2.38 ± 1.5	2.06 ± 1.09	1.79 ± 0.59	1.63 ± 0.48	1; 2; 3-4; 5-6
Maximal observed diameter (mm)	9.55	7.88	1.3	1.23	0.86	0.89	-	

Mean ± Standard deviation. Grouping is indicated by numbers 1, 2, 3, 4, 5 and 6. Ex: number 1 is for a stem in site I.

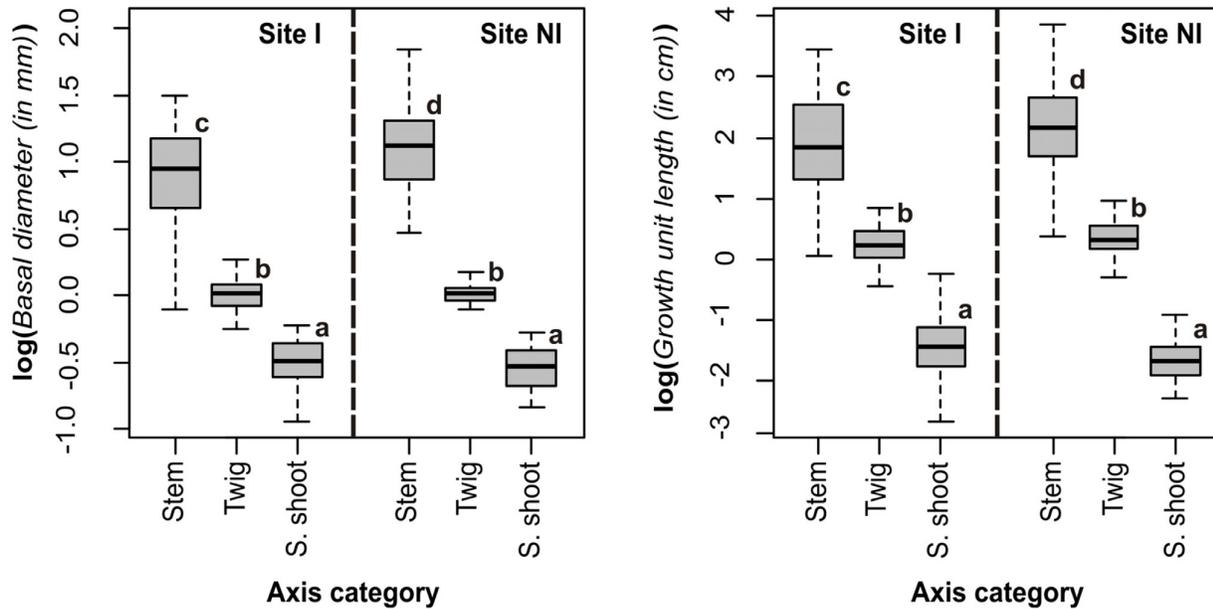


FIGURE 3 Quantitative parameters relative to axis categories: mean, SD, extreme values. Grouping is indicated by letters a, b, c and d. S. shoot is for short shoot.

Quantitative architectural analysis

Axis categories

Quantitative analyses were used to distinguish different axis categories (stem, twig and short shoot) in each module. Then the effectiveness of these differences was verified by statistical tests on the quantitative parameters relative to the axis categories. Results for diameter and length are illustrated in Fig. 3 which shows basal diameters and lengths for growth units on the three axis categories at both sites. All the quantitative and qualitative parameters used to distinguish the axes are given in Table 2B. Multiples comparison tests were used to group the diameter and length distributions. This showed that diameters and lengths for the three axis categories were significantly different at both sites (Fig. 3). The same approach was used to distinguish the axis categories as based on quantitative parameters, and the results are outlined in Table 2B. They show, at both sites, that stems, twigs and short shoots belonged to different groups, i.e. growth unit length, number of leaves by growth unit, diameter, number of growth units by axis and flowering

frequency on the three axis categories were significantly different. Firstly, these results show that, in addition to possessing different qualitative properties, the axes also had significantly different quantitative properties, and, secondly, that the parameters associated with each axis category were organized in a similar manner: all the axis categories showed a decrease in their quantitative parameters from the stem to the short shoots (Table 2B).

Moreover, it appears (Table 2B) that distributions of stem parameters were significantly different at site I and site NI, i.e. the stems were thicker, had longer growth units and axes, were composed of a larger number of growth units and bore more leaves at site NI than at site I. Mean diameter was greater at site NI but increased more rapidly at site I; thus, the largest diameter observed was greater at site I than at site NI. Distributions of twigs and short shoots were not significantly different for any quantitative parameters between site I and site NI. The only exception to this concerned the number of leaves borne by twigs; twigs at site NI bore significantly fewer leaves than twigs at site I.

TABLE 3 Time-course changes in the quantitative properties of different axis categories in branched complexes

		Number of data by module	Length	Diameter	Number of leaves pairs	Growth unit number by axis
Stem (Site I)	3 rd BC	30	Decrease**	Decrease**	Decrease*	Decrease***
	Parallelism		Yes	Yes	Yes	Yes
Stem (Site NI)	9 th BC	30	Decrease*	Decrease***	Decrease*	Decrease***
	Parallelism		-	Not tested	Not tested	Not tested
Twig (Site I)	3 rd BC	30	No evolution	No evolution	No evolution	No evolution
	Parallelism		Yes	Yes	Yes	Yes
Twig (Site NI)	11 th BC	15	No evolution	No evolution	No evolution	No evolution
	Parallelism		Yes	Yes	Yes	Yes
Short shoot (Site I)	3 rd BC	30	No evolution	No evolution	No evolution	-
	Parallelism		Yes	Yes	Yes	-
Short shoot (Site NI)	11 th BC	11	No evolution	No evolution	No evolution	-
	Parallelism		Yes	Yes	Yes	-

Parallelism tests whether changes in quantitative parameters are the same by comparing the 3rd BC to the 1st and the 5th BC for stems at site I, the 3rd BC to the 4th BC for twigs and short shoots at site I and the 11th BC to the 12th BC for twigs and short shoots at site NI.

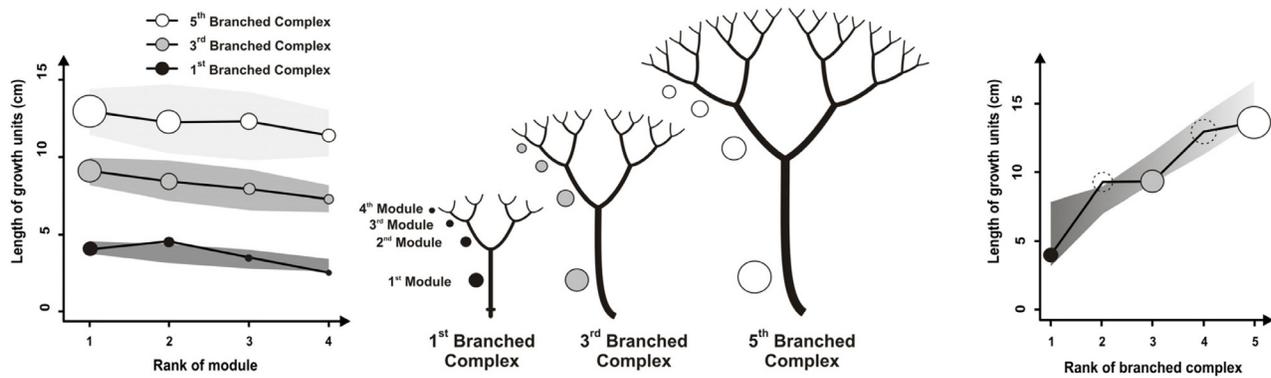


FIGURE 4 Time-course changes in stem length in branched complexes and from one branch complex to another in plants growing under open canopy (site I).

Intrinsic morphogenetic gradients.

At both sites, the time-course changes observed in the quantitative properties (diameter, length of growth unit, number of pairs of leaves and number of growth unit by axis) of the different axis categories were studied among successive modules in a branched complex. Then these time-course changes were compared with those of one or two other complexes. Lastly, time-course changes in the quantitative properties of axis categories on the first module were studied from the first branched complex to the last.

The procedure is illustrated in Fig. 4 for changes in stem length at site I.

(1) Time-course changes in axis categories properties in branched complexes.

A significant decrease in all stem quantitative parameters was observed at both sites (Table 3) for the successive modules on a branched complex (tested on the modules of the 3rd branched complex at site I and the 9th branched complex at site NI to generate sufficient data). At site I, the stem parameters for successive modules were compared from the 3rd to the 1st and 5th branched complexes and showed similar time-course changes (Table 3). The twigs and short shoots on the successive modules within a branched complex (tested on the modules of the 3rd branched complex at site I and the 11th branched complex at site NI) did not show any significant time-course changes in their quantitative parameters at either site (Table 3). The parameters relative to the twigs and short shoots on successive modules among the branched complexes were similar at the two sites (tested on

the modules of the 3rd and 4th branched complexes at site I and the 11th and 12th branched complexes at site NI). To sum up, the quantitative parameters for stems on successive modules from the base to the periphery of the complexes decreased in value, while the parameters for twigs and short shoots remained constant.

(2) Time-course changes in the properties of axis categories in successive branched complexes.

A significant increase was noted at both sites in the quantitative parameters of the stems for the first modules of successive branched complexes (Table 4). The only exception to this was at site NI where the diameter of the first modules of successive branched complexes did not change over time. The twigs and short shoots on the first modules of successive branched complexes (tested on the modules of the 3rd and 4th branched complex at site I and the 11th and 12th branched complex at site NI) did not show any significant time-course changes at either site (Table 4). To sum up, the quantitative parameters of stems on the first modules increased from the first to the last complexes while the quantitative parameters of twigs and short shoots remained constant.

Then tests were carried out to see whether changes in quantitative parameters of the stems, for the first modules of successive branched complexes, are the same or not between site I and site NI (see Fig. 5 for slowing of ontogenesis $\frac{1}{4}$ 1). It was found that length, diameter and number of leaf pairs increased significantly faster (at 10 % level of significance) when plants grew under an open canopy than under a closed canopy; while the number of growth units by stem was unaffected by canopy openness.

Following on from this the aim was to quantify the slowing of

TABLE 4 Time-course changes in the quantitative properties of axis categories from one branched complex to another

		Number of data by module	Length	Diameter	Number of leaves pairs	Growth unit number by axis
Stem (Site I)	1 st BC to 5 th BC	30	Increase***	Increase***	Increase***	Increase**
Stem (Site NI)	1 st to 12 th BC	30	Increase***	No evolution	Increase***	Increase***
Twig (Site I)	3 rd to 4 th BC	30	No evolution	No evolution	No evolution	No evolution
Twig (Site NI)	11 th to 12 th BC	15	No evolution	No evolution	No evolution	No evolution
Short shoot (Site I)	3 rd to 4 th BC	30	No evolution	No evolution	No evolution	-
Short shoot (SiteNI)	11 th to 12 th BC	11	No evolution	No evolution	No evolution	-

Significant differences are indicated: ** P<0.005; *** P< 0.0005.

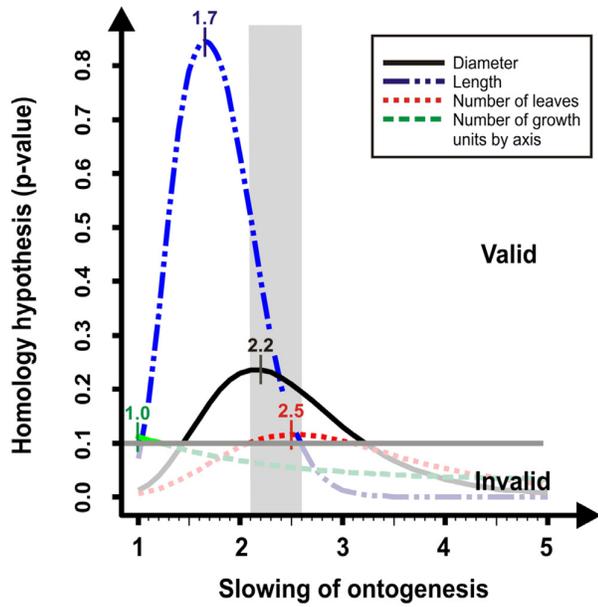


FIGURE 5 Slowing of ontogenesis in plants growing under open and closed canopy: slowing of ontogenesis corresponds to the number of times the increase in stem parameters under open canopy was greater than the increase in stem parameters under closed canopy; the homology hypothesis is the equality of changes in the two sites; the grey zone is the range of slowing for which the homology hypothesis was validated (not rejected) for a maximum of parameters.

ontogenesis (changes of stem quantitative parameters from one branched complex to another) from site I to site NI. For both parameters, the ontogenesis of site I was artificially slowed down from 1- (no slowing) to 5-fold (the ontogenesis of plants growing under an open canopy is slowed 5-fold) and this slowed ontogenesis compared with the real ontogenesis at site NI (Fig. 5). It appeared that from one complex to another, length increased approx. 1.7 times faster, diameter increased approx. 2.2 times faster and the number of leaves increased approx. 2.5 times faster when plants grew under an open rather than a closed canopy. By considering these three variables together, it was possible to approximate the effective slowing of ontogenesis and this corresponds to the range of slowing for which the three variables are not significantly different in sites I and NI. Considering these three variables together, ontogenesis was 2.1- to 2.6-fold slower in plants growing under a closed canopy compared with an open canopy.

Number of axes by branched complex.

Plants under an open canopy possessed branched complexes that bore significantly more axes than those under a closed canopy (Wilcoxon test; H_0 ¼ equality of their distribution; P-value ¼ 0.0019). At both sites, the number of axes borne by branched complexes increased by means of exponential growth from one complex to another (Fig. 6). The ratio of the slopes of the linear regressions was calculated after log transformation (for site I, R^2 ¼ 0.7505; for site NI, R^2 ¼ 0.7927) in order to specify to what degree the increase was more rapid under an open canopy than under a closed canopy. The result was that the number of axes borne by branched complexes increased 10-fold over a time lapse that was approx. 3.22 times shorter under an open canopy than under a closed canopy (ratio ¼ 3.22).

DISCUSSION

Red-osier dogwood architecture

The comparison of the qualitative and quantitative results given by the architectural analysis of *Cornus sericea* between the successive ontogenic stages allows the species ontogenesis to be outlined. It implies three main events:

(1) The setting up of an acrotonic and sympodial branched complex (BC) composed of monopodial modules with three axis categories: the stem, which is a long, thick, long-lived and adventitious root-bearing exploration axis; twigs and short shoots, both of which are thin and short-lived exploitation axes (Johnson and Lakso, 1986; Lauri and Kelner, 2001)

(2) The repetition of these branched complexes by delayed basitonic branching, with a progressive increase in their size and complexity (module number, length, diameter, branching, etc.) up to a stabilization phase.

(3) The formation of helpers, which are small, short-lived modules with delayed development from a dormant bud, occurring randomly in space and time. These complement plant architecture by adding small branched complexes on the different parts of the organism during the senescence phase of branched complexes. These helpers correspond to the epicormic branches described by Nicolini *et al.* (2003) in beech trees.

However, even if this general pattern is always observed, ontogenic modality expressions vary with the plant's environment.

Under an open canopy (Fig. 7), all the modules have a vertical

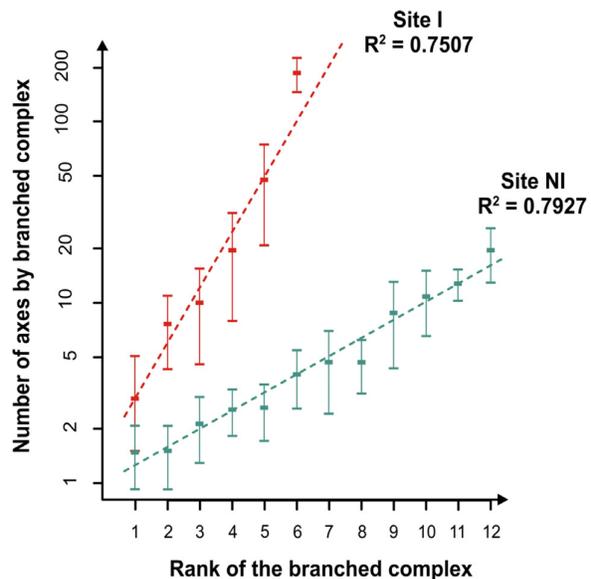


FIGURE 6 Time-course changes in the number of axes by branched complex (Logarithmic scale)

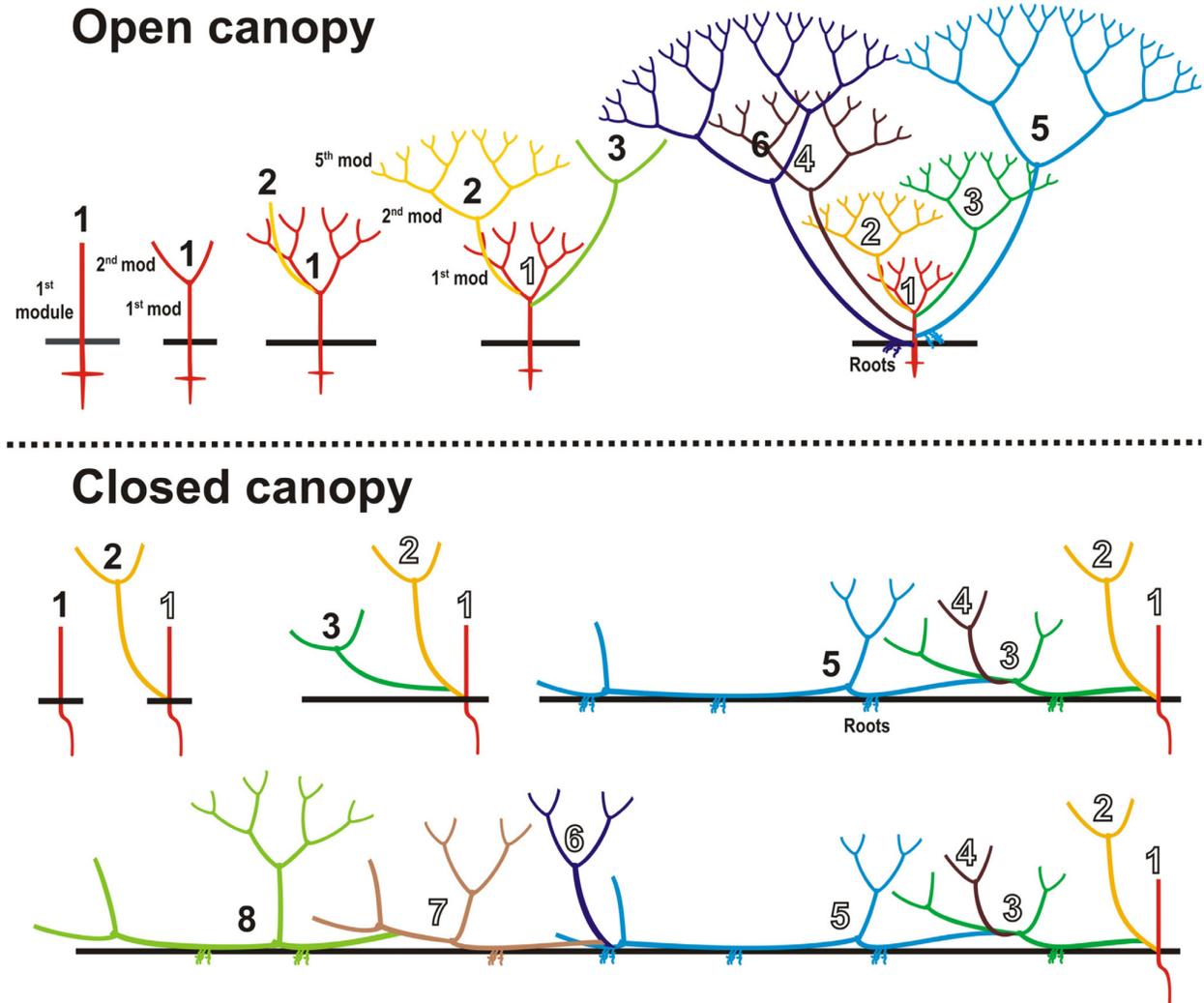


FIGURE 7 Ontogenesis under open and closed canopy: numbers correspond to the emission rank of the branched complexes; solid complexes are living branched complexes and empty complexes are necrosed branched complexes.

growth direction which results in the edification of vertical branched complexes. A single stock is set up from the axis derived from the seed and from the juxtaposition of the basal part of successive branched complexes. The upper part of the oldest branched complexes dies and undergoes necrosis. This necrosis is accompanied by the emission of helpers on the first modules of the branched complex, extending its lifespan. The branched complex rapidly increases in size and this generates highly branched structures. Flowering occurs approx. 10 years after germination and becomes abundant by rapidly spreading to all axis category apices.

Under a closed canopy (Fig. 7), the branched complexes collapse and thereafter are composed of two parts: (1) a horizontal part made up of one or two modules, which roots and lengthens considerably; (2) a vertical part made up of all the other modules.

The succession of branched complexes is generated from dormant buds of collapsed modules. This gives rise to creeping sympodial, stoloniferous axes whose oldest parts die and disappear. Simultaneous development of several branched complexes can periodically form forks that allow the plant to occupy a broad surface area. The initial stock

formed by the axis derived from the seed is rapidly replaced by secondary stocks, set up from adventitious rooting zones, in particular at the junction between horizontal and vertical modules. The helpers can scarcely occur close to these stocks. The branched complexes very slowly increase in size and lead to poorly branched structures. Flowering occurs first on 15 year-old-plants but is sparse and restricted to few axes.

Considerations concerning the shrub form of *Cornus sericea*

This architectural analysis confirmed that *Cornus sericea* is an authentic shrub as defined by Troll (1937) and Rauh (1938). In fact, it is a lignified plant constructed of axes that succeed one another by basitonic branching. Throughout this succession, the axes which are initially small and have a short lifespan grow larger and more branched, until a stabilization phase is reached. This growth pattern has been called 'establishment growth' by Tomlinson and Esler (1973). However *Cornus sericea* has the particularity of expressing two distinct shrub forms depending on its environment. Under an open canopy, it is a tree-like shrub (Troll, 1937; Rauh, 1939; Küppers, 1989). This term refers to a plant with stems,

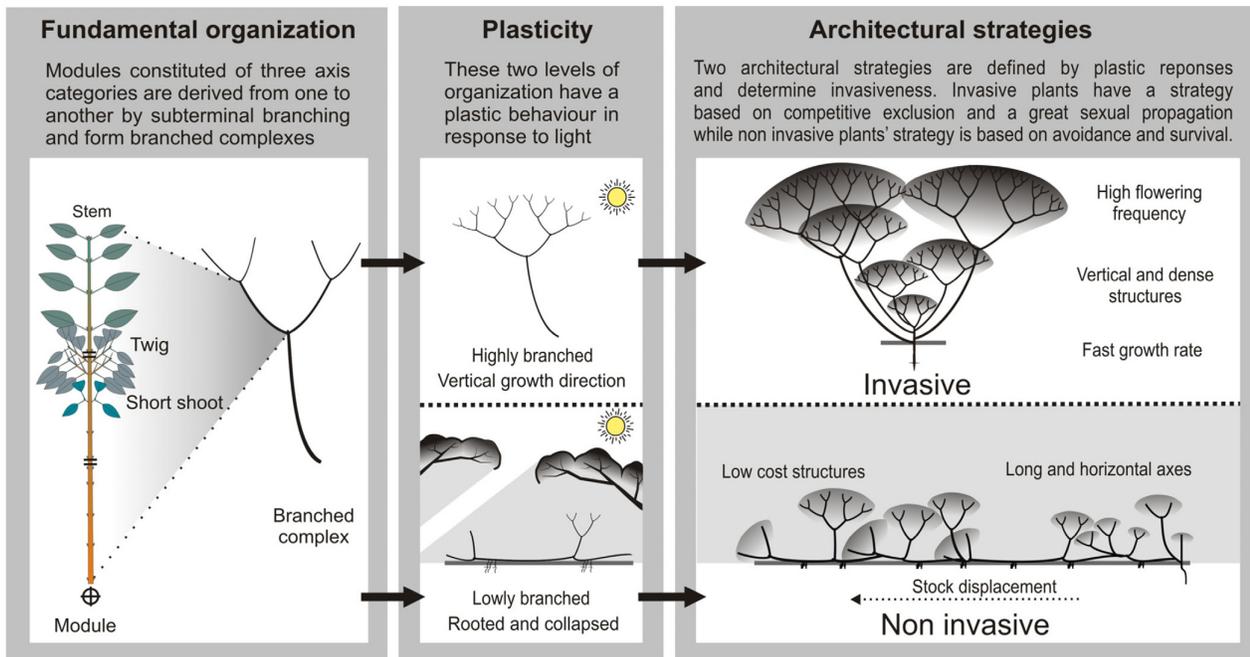


FIGURE 8 Red-osier dogwood architectural strategies

derived from basitonic branching, which show individual acrotonic behaviour, establishing erect or partially inclined, large branched complexes. Species frequently cited are *Sambucus nigra*, *Coryllus avellana*, and several species of *Prunus* and *Rhamnus*. When *Cornus sericea* grows under this form, each element of its vegetative structure is an orthotropic branched complex constructed by subterminal and sympodial branching similar to plants in Leeuwenberg's architectural model (Hallé *et al.*, 1978). These branched complexes can reach 2.70 m in height (White, 1965).

Under a closed canopy, *Cornus sericea* is a stoloniferous shrub. By this term, Rauh (1938) refers to plants that have axes with a more or less long plagiotropic proximal part and an erect distal part, frequently acrotonic. Axes succeed by basitonic branching at the curvature zone between the proximal and the distal parts. Cited species of this shrub form include *Symphoricarpos racemosus*, *Euonymus europaeus* and *Cornus suecica* (Rauh, 1938). In the understory, *Cornus sericea* conforms to this shrub form: every stolon is a collapsed axis corresponding to one of the modules of a branched complex. Erect parts of the plant are not derived from curvature zones but are orthotropic sub-parts of the branched complexes. Under this form, *Cornus sericea* rarely exceeds 1 m in height.

This expression of two shrub forms shows that this species is endowed with very considerable phenotypic plasticity. Although a genetic study of *Cornus sericea* populations was not performed, it is hypothesized that the populations at the two study sites are genetically homogeneous and that the differences observed can be explained by phenotypic plasticity. This hypothesis is based on the observation that the plants have similar leaves and flowers. Some general observations, not shown in the results, provide evidence that differences lie on plastic responses to its environment. First, it was observed that when individuals in the forest understory reached fully sunlit areas, they switched to their typical development in an open habitat. Likewise, in open-canopy

situations, the individuals least exposed to sunlight showed a creeping behaviour.

Variations induced by environment

Phenotypic plasticity occurs at the two structural units or levels of organizations (Barthélémy, 1991; Barthélémy and Caraglio, 2007): modules and branched complexes. It was noted that many biotic and abiotic factors varied at the two study sites which may explain the shape changes. However, it is believed that the light environment was essentially responsible for the main differences observed in *Cornus sericea* behaviour. First, the variations observed at the module scale match the results obtained in eco-physiological studies of shade-induced reactions. For example, King (1998) showed that shade induced a horizontal growth direction of axes in a study of 58 rain forest species. Child *et al.* (1981) linked the lengthening of modules of *Chenopodium album* to vegetational shade. Huber and Stuefer (1997) also demonstrated that the stoloniferous herb *Potentilla repens* produces significantly fewer branches when shaded. In their review of shade-induced variations, Smith and Whitlam (1997) included these above-mentioned variations in the 'shade avoidance syndrome' and explain that they are induced by the qualitative and quantitative properties of light. In the understory, these modifications are due to a decrease in light intensity, a horizontal light direction (Matsuzaki *et al.*, 2007) and a low red : far red ratio (Miner *et al.*, 2005; Valladares *et al.*, 2007).

On the other hand, it was observed in *Cornus sericea*, considered on the whole plant scale, that ontogenesis was slowed in the understory. In their study on *Araucaria araucana*, Grosfeld *et al.* (1999) showed that a slowing of ontogenesis is a response to shade. Lastly, the development of large, vertical structures composed of numerous modules as observed in red-osier dogwood growing at man-disturbed sites, has similarly been described in three shrubby species of *Viburnum* spp. by Picket and Kempf (1980) who linked this behaviour

to a response to a high-light environment. It may therefore be concluded that the two different forms of behaviour in *Cornus sericea* are effectively induced by the plant's light environment.

Architectural strategies and implications for invasiveness

The results show that the level of organization is modulated by the light environment, and, by considering all these modifications together, it is possible to define two architectural strategies (Fig. 8).

The first architectural strategy is expressed under an open canopy, and lies on extensive spatial occupation and flowering. Extensive spatial occupation is achieved by the setting up of vertical, highly developed structures. According to Meilleur *et al.* (1994), these properties of red-osier dogwood prevent neighbouring tree species from germinating and developing. A study on *Microstegium vimineum* (Claridge and Franklin, 2002) also established a link between competitive abilities and investments in spatial occupation structures. Under an open canopy, the second trait that allows red-osier dogwood to be a strong competitor is the rapid rate of its establishment growth (2.1–2.6 times faster than in the understorey). In fact in a disturbed environment, light competition between species rapidly increases (Valladares *et al.*, 2003), such that the best competitor is the one which first emits its efficient structures of spatial occupation (Bazzaz, 1979; Schlichting and Smith, 2002; Valladares *et al.*, 2007). Miner *et al.* (2005) emphasized the role played by the speed of growth by underlining that the population can only survive if individual responses are faster than environmental changes. As seen before, red-osier dogwood under an open canopy sets up a dense crown but with low lateral development. The setting up of highly branched structures is accompanied by high-flowering frequency. The plant spreads in the landscape only because of its abundant flowering that is .5 times higher than in understorey. It is believed that all these properties, expressed in invaded sites, are responsible for the observed invasive behaviour of red-osier dogwood (Meilleur *et al.*, 1994, 1998; Véronneau *et al.*, 1998; Richburg *et al.*, 2000; Middleton, 2002a, b).

The second architectural strategy expressed under a closed canopy lies on shade avoidance and survival. Plants emit long and horizontal axes that root and give rise to many stocks. This allows the plant to achieve great lateral exploration. As in the crown of a tree, the branching occurs preferentially in the more exposed areas to sunlight (Takenaka, 1994). At the same time, the vertical structures set up show little development (number of modules and branching) and produce few inflorescences. In this manner the plant sets up low-cost vertical structures and develops horizontal structures so that it can migrate to a more favourable area. This architectural strategy may be considered as a waiting status (Heuret *et al.*, 2000) until opening occurs and the plant can express its full developmental potential. Individuals were observed that switched their development from this understorey architectural strategy to the open canopy strategy at the interface between closed and open canopy stands. Moreover, this hypothesis is consistent with the fact that *Cornus sericea* is known as a species well adapted to invading cleared areas after water-level fluctuations (Hudon *et al.*, 2006). Here, the expression of the two functions of developmental

plasticity were observed: in favourable environmental conditions, plasticity allows the plant to maximize its capacities while, in unfavourable environmental conditions, plasticity allows the plant to survive (Novoplansky, 2002). In this manner, the plant can survive in a great variety of habitats and invades disturbed habitats (Sultan, 2003, 2004).

CONCLUSIONS

The architectures of invasive and non-invasive red-osier dogwood were compared to distinguish species invariant characteristics from traits expressed when the plant becomes invasive. Concerning species invariant characteristics, *Cornus sericea* is a modular plant which expresses two levels of organization associated with their morphogenetic gradient: the module and the branched complex. These two levels of organization associated with their morphogenetic gradient underline the importance of ontogenesis in the variations noted for the qualitative and quantitative properties of plant parts. The results confirm that this ontogenic effect must be described and considered if the effect of phenotypic plasticity is to be evaluated (Diggle, 2002; Wright and McConnaughay, 2002; Young *et al.*, 2005; Guédon *et al.*, 2007). Although the developmental sequence in *Cornus sericea* is similar in invasive and non-invasive plants, this sequence is highly modulated by the light environment. Plastic responses in different ways concern the different scales of the plant and highlight the necessity to study the plant simultaneously at the internode, growth unit, axis and whole plant scales (Barnola, 1970; Barthélémy and Caraglio, 2007). Architectural analysis is a pertinent method for studying and summarizing ontogenetic variations at different plant scales. These variations determine two architectural strategies. Non-invasive red-osier dogwood prefers a slow, lateral manner of development. This is a waiting status, allowing the plant to reach a more favourable environment. Invasive red-osier dogwood rapidly expresses vertical, highly developed structures that produce many inflorescences and exclude other species. This strategy prevents or slows vegetation succession.

This study should be strengthened by further analyses: (a) by field experiments on the link between competition and architectural strategy; (b) a genetic study of invasive and non-invasive plants; and (c) an extension of this study to other invasive shrubs that employ varied architectural manners of development in order to understand plant invasion processes.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Richard Carignan, Eric Valiquette and staff at the SBL (Station de biologie des Laurentides de l'Université de Montréal) for their logistical support. Thanks are extended to Daniel Barthélémy, Yves Caraglio, Thomas Le Bourgeois, Hervé Rey, Alain Meilleur and Alain Cogliastro for helpful suggestions in manuscript preparation. This work was supported by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada to André Bouchard and by the Centre National de la Recherche Scientifique to Claude Edelin and Tristan Charles-Dominique.

LITERATURE CITED

- Anonymous.** 2008. Bulletin d'information no. 4. Paris: European and Mediterranean Plant Protection Organization.
- Archer S.** 1994. Woody plant encroachment into southwestern grasslands and savannas: rates, patterns and proximate causes. In: Vavra M, Laycock WA, Pieper RD. eds. Ecological implications of livestock herbivory in the West. Denver, CO: Society for Range Management, 13–68.
- Baret S, Nicolini E, Humeau L, Le Bourgeois T, Strasberg D.** 2003a. Use of architectural and morphometric analysis to predict the flowering pattern of the invasive *Rubus* on Réunion island (Indian Ocean). *Canadian Journal of Botany* 81: 1293–1301.
- Baret S, Nicolini E, Le Bourgeois T, Strasberg D.** 2003b. Development patterns of the invasive bramble (*Rubus alceifolius* Poirét, Rosaceae) in Réunion Island: an architectural and morphometric analysis. *Annals of Botany* 91: 39–48.
- Baret S, Maurice S, Le Bourgeois T, Strasberg D.** 2004. Altitudinal variation in fertility and vegetative growth in the invasive plant *Rubus alceifolius* Poirét (Rosaceae), on Réunion island. *Plant Ecology* 172: 265–273.
- Barnola P.** 1970. Recherches sur le déterminisme de la basitonie chez le framboisier (*Rubus idaeus* L.). *Annales des Sciences Naturelles, Botanique, Paris* 11: 129–152.
- Barthélémy D.** 1991. Levels of organization and repetition phenomena in seeds plants. *Acta Biotheoretica* 39: 309–323.
- Barthélémy D, Caraglio Y.** 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* 99: 375–407.
- Barthélémy D, Edelin C, Hallé F.** 1989. Architectural concepts for tropical trees. In: Holm-Nielsen LB, Balslev H. eds. Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity. London: Academic Press, 89–100.
- Barthélémy D, Edelin C, Hallé F.** 1991. Canopy architecture. In: Raghavendra AS, ed. Physiology of trees. Chichester: John Wiley and Sons, 1–20.
- Bartuszevige AM, Gorchov DL, Raab L.** 2006. The relative importance of landscape and community features in the invasion of an exotic shrub in a fragmented landscape. *Ecography* 29: 213–222.
- Bazzaz FA.** 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 351–371.
- Benjamin K, Domon G, Bouchard A.** 2005. Vegetation composition and succession of abandoned farmland: effects of ecological, historical and spatial factors. *Landscape Ecology* 20: 627–647.
- Birnbaum P.** 1994. Histoire de l'invasion d'une plante introduite, *Miconia calvescens*, dans une île polynésienne, Tahiti. *Journal d'agriculture traditionnelle et de botanique appliquée* 36: 283–295.
- de Blois S, Domon G, Bouchard A.** 2001. Environmental, historical, and contextual determinants of vegetation cover: a landscape perspective. *Landscape Ecology* 16: 421–436.
- de Blois S, Domon G, Bouchard A.** 2002. Factors affecting plant species distribution in hedgerows of southern Quebec. *Biological Conservation* 105: 355–367.
- Bowman AW, Azzalini A.** 1997. Applied smoothing techniques for data analysis: the Kernel approach with S-Plus illustrations. Oxford: Oxford University Press.
- Canham CD, Hill JD, Berkowitz AR, Ostfeld RS.** 1998. Ecological perspectives on tree invasion in rights-of-way: quantifying variation among communities in resistance to tree invasion. In: Doucet GJ, Séguin C, Giguère M. eds. Fifth International Symposium on Environmental Concerns in Right-of-way Management. Montréal: Vice présidence Environnement Hydro-Québec, 81–86.
- Chambel MR, Climent J, Alia R, Valladares F.** 2005. Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. *Investigación agraria – Sistemas y recursos forestales* 14: 334–344.
- Chesson P.** 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343–366.
- Child R, Morgan DC, Smith H.** 1981. Control of development in *Cbenopodium album* L. by shadelight – the effect of light quality (red:far red ratio) on morphogenesis. *New Phytologist* 89: 545–555.
- Claridge K, Franklin SB.** 2002. Compensation and plasticity in an invasive plant species. *Biological Invasions* 4: 339–347.
- Cogliastro A, Benjamin K, Bouchard A.** 2006. Effects of full and partial clearing, with and without herbicide, on weed cover, light availability, and establishment success of white ash on shrub communities of abandoned pastureland in southwestern Quebec, Canada. *New Forests* 32: 197–210.
- Comeau PG, Gendron F, Letchford T.** 1998. A comparison of several methods for estimating light under a paper birch mixedwood stand. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 1843–1850.
- Crane MF.** 1989. *Cornus sericea*. <http://www.fs.fed.us/database/feis/plants/shrub/corser/all.html> (accessed 10 July 2009).
- Diggle PK.** 2002. A developmental morphologist's perspective on plasticity. *Evolutionary Ecology* 16: 267–283.
- Edelin C.** 1977. Images de l'architecture des conifères. PhD Thesis, Université Montpellier II, France.
- Edelin C.** 1984. L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie Tropicale. PhD Thesis, Université Montpellier II, France.
- Edelin C.** 1990. The monopodial architecture: the case of some tree species from tropical Asia. *Forest Research Institute Malaysia Research Pamphlet* 105: 1–222.
- Englund SR, O'Brien JJ, Clark DB.** 2000. Evaluation of digital and film hemispherical photography and spherical

- densiometry for measuring forest light environments. *Canadian Journal of Forest Research* **30**: 1999–2005.
- Ferment A, Picard N, Gourlet-Fleury S, Baraloto C. 2001.** A comparison of five indirect methods for characterizing the light environment in a tropical forest. *Annals of Forest Science* **58**: 877–891.
- Goodwin BJ, McAllister AJ, Fahrig L. 1999.** Predicting invasiveness of plant species based on biological information. *Conservation Biology* **13**: 422–426.
- Grosfeld J, Barthélémy D, Brion C. 1999.** Architectural variations of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (Araucariaceae) in its natural habitat. In: Kurmann MH, Hemsley AR. eds. The evolution of plant architecture. London: Royal Botanic Gardens, Kew, 109–122.
- Guédon Y, Caraglio Y, Heuret P, Lebarbier E, Meredieu C. 2007.** Analyzing growth components in trees. *Journal of Theoretical Biology* **248**: 418–447.
- Hallé F, Oldeman RAA. 1970.** Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris: Masson.
- Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB. 1978.** Tropical trees and forests – an architectural analysis. Berlin: Springer.
- Heuret P, Barthélémy D, Nicolini E, Atger C. 2000.** Analyse des composantes de la croissance en hauteur et de la formation du tronc chez le chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., Fagaceae) en sylviculture dynamique. *Canadian Journal of Botany* **78**: 361–373.
- Huber H, Stuefer JF. 1997.** Shade-induced changes in the branching pattern of a stoloniferous herb: functional response or allometric effect? *Oecologia* **110**: 478–486.
- Hudon C, Wilcox D, Ingram J. 2006.** Modeling wetland plant community response to assess water-level regulation scenarios in the lake-Ontario– St. Lawrence river basin. *Environmental Monitoring and Assessment* **113**: 303–328.
- Johnson RS, Lakso AN. 1986.** Carbon balance model of a growing apple shoot. II. Simulated effects of light and temperature on long and short shoots. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **111**: 164–169.
- King DA. 1998.** Relationship between crown architecture and branch orientation in rain forest trees. *Annals of Botany* **82**: 1–7.
- Kolar CS, Lodge DM. 2001.** Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 199–204.
- Küppers M. 1989.** Ecological significance of above-ground architectural patterns in woody plants: a question of cost-benefit relationships. *Tree* **4**: 375–379.
- Lauri P-É, Kelner J-J. 2001.** Shoot type demography and dry matter partitioning: a morphometric approach in apple (*Malus × domestica*). *Canadian Journal of Botany* **79**: 1270–1273.
- Légaré S, Bergeron Y, Leduc A, Paré D. 2001.** Comparison of the understory vegetation in boreal forest types of southwest Quebec. *Canadian Journal of Botany* **79**: 1019–1027.
- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn T. 2005.** The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* **20**: 223–228.
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA. 2000.** Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* **10**: 689–710.
- Marie-Victorin F. 1995.** Flore laurentienne, 3rd edn. Montréal: Presses de l'Université de Montréal.
- Matsuzaki J, Masumori M, Tange T. 2007.** Phototropic bending of non-elongating and radially growing woody stems results from asymmetrical xylem formation. *Plant, Cell and Environment* **30**: 646–653.
- Meilleur A, Bouchard A. 1989.** Contrôle biologique de la végétation incompatible sous les lignes de transport d'électricité d'Hydro-Québec – Phase I – Synthèse bibliographique et dispositifs expérimentaux. Rapport annuel pour la vice-présidence environnement, Hydro-Québec, Université de Montréal, Québec.
- Meilleur A, Bouchard A. 1993.** Contrôle biologique de la végétation incompatible sous les lignes de transport d'électricité d'Hydro-Québec – Phase III – Travaux expérimentaux sur les arbustes. Rapport annuel pour la vice-présidence environnement, Hydro-Québec, Université de Montréal, Québec.
- Meilleur A, Véronneau H, Bouchard A. 1994.** Shrub communities as inhibitors of succession in southern Quebec. *Environmental Management* **18**: 907–921.
- Meilleur A, Véronneau H, Bouchard A. 1997.** Shrub propagation techniques for biological control of invading tree species. *Environmental Management* **21**: 433–442.
- Meilleur A, Véronneau H, Bouchard A. 1998.** Les critères de sélection des espèces arbustives comme contrôle de la végétation indésirable dans les emprises. In: Doucet GJ, Séguin C, Giguère M. eds. Fifth International Symposium on Environmental Concerns in Right-of-way Management. Montréal: Vice présidence Environnement Hydro-Québec, 127–135.
- Mercier C, Brisson J, Bouchard A. 1999.** Demographic colonization in a 20-year-old right-of-way. *Environmental Management* **28**: 777–787.
- Middleton B. 2002a.** Nonequilibrium dynamics of sedge meadows grazed by cattle in southern Wisconsin. *Plant Ecology* **161**: 89–110.
- Middleton B. 2002b.** Winter burning and the reduction of *Cornus sericea* in sedge meadows in Southern Wisconsin. *Restoration Ecology* **10**: 723–730.
- Miner BG, Sultan SE, Morgan SG, Padilla DK, Relyea RA. 2005.** Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* **20**: 685–692.
- Mustard J, Renault S. 2004.** Effects of NaCl on water relations and cell wall elasticity and composition of red-osier dogwood (*Cornus stolonifera*) seedlings. *Physiologia Plantarum* **121**: 265–271.

- Nicolini E, Chanson B, Bonne F. 2003. Stem growth and epicormic branch formation in understorey beech trees (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Botany* **87**: 737–750.
- Novoplansky A. 2002. Developmental plasticity in plants: implications of noncognitive behavior. *Evolutionary Ecology* **16**: 177–188.
- Olden JD, Poff LR. 2003. Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *American Naturalist* **162**: 442–460.
- Paquette A, Bouchard A, Cogliastro A. 2007. A less restrictive technique for the estimation of understory light under variable weather conditions. *Forest Ecology and Management* **242**: 800–804.
- Pickett STA, Kempf JS. 1980. Branching patterns in forest shrubs and understory trees in relation to habitat. *New Phytologist* **86**: 219–228.
- Pimentel D, Lach L, Zuniga R, Morrison D. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience* **50**: 53–65.
- Poulain AJ, Roy V, Amyot M. 2007. Influence of temperate mixed and deciduous tree covers on Hg concentrations and photoredox transformations in snow. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **71**: 2448–2462.
- Rauh W. 1938. Über die Verzweigung ausläuferbildender Sträucher mit besonderer Berücksichtigung ihrer Beziehungen zu den Stauden. *Herynia* **1**: 187–231.
- Rauh W. 1939. Über Gesetzmäßigkeit der Verzweigung und deren Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. *Mitteilungen der deutschen dendrologischen Gesellschaft* **52**: 86–111.
- Richburg JA, Dibble AC, Patterson WA. 2000. Woody invasive species and their role in altering fire regimes of the Northeast and Mid-Atlantic states. In: Galley KEM, Wilson TP. eds. *The First National Congress on Fire Ecology, Prevention, and Management*. Tallahassee, FL: Tall Timbers Research Station, 104–111.
- Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, et al. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **32**: 305–332.
- Savage C. 2001. Recolonization forestière dans les Basses Laurentides au sud du domaine climacique de l'érablière à bouleau jaune. M.Sc. Thesis, Université de Montréal, Québec.
- Schlichting CD, Smith H. 2002. Phenotypic plasticity: linking molecular mechanisms with evolutionary outcomes. *Evolutionary Ecology* **16**: 189–211.
- Schweitzer JA, Larson KC. 1999. Greater morphological plasticity of exotic honeysuckle species may make them better invaders than native species. *Journal of the Torrey Botanical Society* **126**: 15–23.
- Smith H, Whitlam GC. 1997. The shade avoidance syndrome: multiple responses mediated by multiple phytochromes. *Plant, Cell and Environment* **20**: 840–844.
- Sultan SE. 2003. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution & Development* **5**: 25–33.
- Sultan SE. 2004. Promising directions in plant phenotypic plasticity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **6**: 227–233.
- Takenaka A. 1994. A simulation model of tree architecture development based on growth response to local light environment. *Journal of Plant Research* **107**: 321–330.
- Theoharides KA, Dukes JS. 2007. Plant invasion across space and time: factors affecting non-indigenous species success during four stages of invasion. *New Phytologist* **176**: 256–273.
- Tomlinson PB, Esler AE. 1973. Establishment growth in woody monocotyledons native to New Zealand. *Principes* **19**: 83–99.
- Troll W. 1937. *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. Berlin: Springer.
- Valladares F, Gianoli E, Gomez JM. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist* **176**: 749–763.
- Valladares F, Hernandez LG, Dobarro I, Garcia-Perez C, Sanz R, Pugnaire FI. 2003. The ratio of leaf to total photosynthetic area influences shade survival and plastic response to light of green stem leguminous shrub seedlings. *Annals of Botany* **91**: 1–8.
- Véronneau H, Meilleur A, Bouchard A. 1998. Méthodes expérimentales favorisant les espèces arbustives comme contrôle de la végétation indésirable dans les emprises de lignes de transport d'électricité. In: Doucet GJ, Séguin C, Giguère M. eds. *Fifth International Symposium on Environmental Concerns in Right-of-way Management*. Montréal: Vice présidence Environnement Hydro-Québec, 203–209.
- Vitousek PM, d'Antonio CM, Loope LL, Westbrooks R. 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* **84**: 468–478.
- White KL. 1965. Shrub-carrs of southeastern Wisconsin. *Ecology* **46**: 286–304.
- Williamson MH. 1996. *Biological Invasions*. London: Chapman & Hall.
- Wright SD, McConnaughay KDM. 2002. Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. *Plant Species Biology* **17**: 119–131.
- Young SG, Bowman AW. 1995. Nonparametric analysis of covariance. *Biometrics* **51**: 920–931.
- Young TP, Petersen DA, Clary JJ. 2005. The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology Letters* **8**: 662–673.

Comportements architecturaux de *Zanthoxylum americanum* L. (Rutaceae) en milieu ouvert et en sous-bois au sud du Québec (Canada)

T Charles-Dominique^{1,2}, C Edelin^{1,2}, J Brisson³ and A Bouchard³

¹Université Montpellier 2, UMR AMAP, Montpellier, F-34000 France, ²CNRS, UMR AMAP, Montpellier, F-34000 France and ³Institut de recherche en biologie végétale, Université de Montréal 4101 est, rue Sherbrooke, Montréal (Québec) H1X 2B2, Canada

Contexte et objectif La compréhension des modes de développement des plantes envahissantes est une étape clef afin de cerner les mécanismes d'invasion. Une analyse architecturale a été menée pour identifier les relations entre la plasticité architecturale et les propriétés compétitives d'une plante drageonnante, native et envahissante en Amérique du Nord : le clavalier d'amérique (*Zanthoxylum americanum* L., Rutaceae).

Méthodes Une analyse architecturale comparative a été menée chez des individus se développant en milieu ouvert et en sous-bois afin de discerner les parts de la variation morphologique associées à l'ontogenèse de la plante et à sa plasticité phénotypique.

Résultats clés et Conclusions Nous avons identifié chez cette espèce trois niveaux d'organisation caulinaires (ou unités structurelles emboîtées) développés sur un système racinaire horizontal : le module, le complexe ramifié et la série de complexes. La position des axes au sein de ces trois niveaux d'organisation influence leurs propriétés morphologiques. Sa prise en compte a permis de séparer efficacement les transformations morphologiques associées à l'environnement lumineux de celles associées à l'ontogenèse de la plante. En pleine lumière, chaque potentialité de mise en place de nouvelle structure est exploitée conduisant la plante à occuper efficacement l'espace en produisant des structures très développées, explorant toutes les directions et fleurissant abondamment. En sous-bois, les unités structurelles caulinaires possèdent un développement extrêmement limité et adoptent une forme d'attente permettant à la plante de survivre le temps qu'une trouée intervienne ou que la plante atteigne une zone plus lumineuse. La sélection de chemins racinaires portant les drageons situés dans les zones les plus lumineuses conduit la plante à migrer progressivement dans une direction préférentielle en émettant des structures peu développées et sans être capable de fleurir.

Architecture des plantes – Plasticité phénotypique – Buisson – Drageon – *Zanthoxylum americanum* – Clavalier d'amérique – Fonctionnement des plantes – Environnement lumineux – Niveaux d'organisation.

INTRODUCTION

Les plantes envahissantes sont connues pour partager des capacités telles que celle de se reproduire rapidement et d'exclure compétitivement les autres espèces présentes (Baker 1965 ; Sharma *et al.* 2005). Elles constituent des modèles d'autant plus intéressants pour étudier la compétition végétale qu'elles sont très répandues et donc facilement accessibles et analysables. Bien que les propriétés reproductives des plantes envahissantes aient été largement étudiées (Goodwin *et al.* 1999 ; Alpert *et al.* 2000), l'implication des caractères végétatifs n'est encore que partiellement comprise (Pyšek *et al.* 1995 ; Williamson et Fitter 1996 ; Pyšek et Richardson 2007). Un effort important dans ce sens doit encore être mené pour caractériser les comportements globaux des espèces envahissantes. L'étude des espèces envahissantes natives (Simberloff 2010) permet d'étudier les phénomènes et les mécanismes d'invasions en écartant d'office un certain nombre d'hypothèses explicatives

de l'invasion associées à la phase de transport des espèces telles que la perte des ennemis pendant le transport ou encore la présence d'une niche vide dans le nouvel environnement (Sharma *et al.* 2005 ; Theoharides et Dukes 2007).

Zanthoxylum americanum L. est une espèce buissonnante native en Amérique du Nord (Wisconsin state herbarium 2007) et envahissante dans cette même zone (Predick et Turner 2008) : elle est fréquemment l'espèce buissonnante qui est la plus représentée tant par sa présence sur de nombreux types de terrains que par son abondance sur chacun des sites (Benjamin *et al.* 2005 ; Predick et Turner 2008) et possède une capacité inhibitrice de la succession végétale très importante en émettant des tiges à partir des drageons avec une densité supérieure à 100 000 tiges/hectare (Meilleur *et al.* 1994). *Z. americanum* tolère bien les zones sèches, mais aussi les zones riveraines et inondées occasionnellement (Immel 2001 ; Hale 2004 ; Predick et Turner 2008). Elle est aussi capable de se développer dans des environnements lumineux très variés allant de sous-bois denses à des milieux complètement ouverts (Reinartz et Popp 1987). Ces capacités à se

développer dans une grande diversité de milieux et surtout dans des environnements lumineux très variés suggère que cette espèce présente une très forte plasticité phénotypique ou une très grande tolérance. Reinartz et Popp (1987) ont réaffirmé l'importance de considérer la structure modulaire chez cette espèce drageonnante mais n'ont pas poussé leur analyse pourtant très complète jusqu'à caractériser les modifications du comportement de l'espèce en fonction du régime lumineux dans lequel elle se développe. Dans ce contexte, nous nous posons plusieurs questions : (i) *Z. americanum* présente-t-il des modes de développements divergents en sous-bois et en milieu ouvert ? (ii) toutes les unités structurelles sont-elle également soumises à la plasticité phénotypiques ? (iii) Enfin, en quoi ces variations plastiques pourraient-elles signifier un avantage compétitif pour l'espèce ?

Nous avons mené une analyse architecturale (*sensu* Barthélémy et Caraglio 2007) comparative de *Z. americanum* en sous-bois et en milieu ouvert afin de caractériser les réponses morphologiques liées à l'ouverture de la canopée. Les différentes unités structurelles de la plante ont d'abord été identifiées. Par la suite, l'analyse fut portée sur les transformations morphologiques associées à la répétition de ces unités structurelles, *i.e.* au développement de la plante. Cette analyse a été répétée dans deux milieux ayant des ouvertures de canopée très distinctes afin de comparer les structures des plantes dans les deux situations et décrire la plasticité architecturale de l'espèce en réponse à l'environnement lumineux.

MATERIEL ET METHODE

Espèce étudiée

Le clavier d'amérique (*Zanthoxylum americanum* L., Rutaceae) est une espèce native du centre et de l'est de l'Amérique du Nord. C'est un buisson décidu mesurant entre 1 et 8 mètres de hauteur. Il possède des épines stipulaires et épidermiques. Ses feuilles sont composées imparipennées avec 3 à 15 folioles ovées de 4 à 8 cm de longueur. La périphérie des folioles est marquée de glandes translucides. Cette espèce est dioïque (Reinartz et Popp 1987). Les fruits sont des follicules à deux valves contenant une seule graine pesant en moyenne 0,035 g (Reinartz et Popp 1987). Leur dissémination est assurée par des oiseaux et par des petits rongeurs (Predick et Turner 2008).

Sites d'étude

L'étude a été menée dans la Municipalité Régionale de Comté (MRC) du Haut-Saint-Laurent, située au sud-ouest de la province de Québec (Canada). Cette région possède un climat continental humide avec des précipitations annuelles moyennes de 1102 mm et des températures moyennes comprises entre -9,1°C en janvier et 21,3°C en juillet (Environnement Canada 2001). Le socle géologique régional est composé de dolomies de Beekmantown et de grès de Postdam. Plusieurs études dans la région ont permis d'identifier les facteurs anthropiques, biotiques et abiotiques qui déterminent la couverture végétale à l'échelle du paysage (de Blois *et al.* 2001, 2002 ; Cogliastro *et al.* 2006) et ceux impliqués dans la colonisation des arbres à l'échelle des communautés (Meilleur *et al.* 1997 ; Mercier *et al.* 1999 ; Paquette *et al.* 2007).

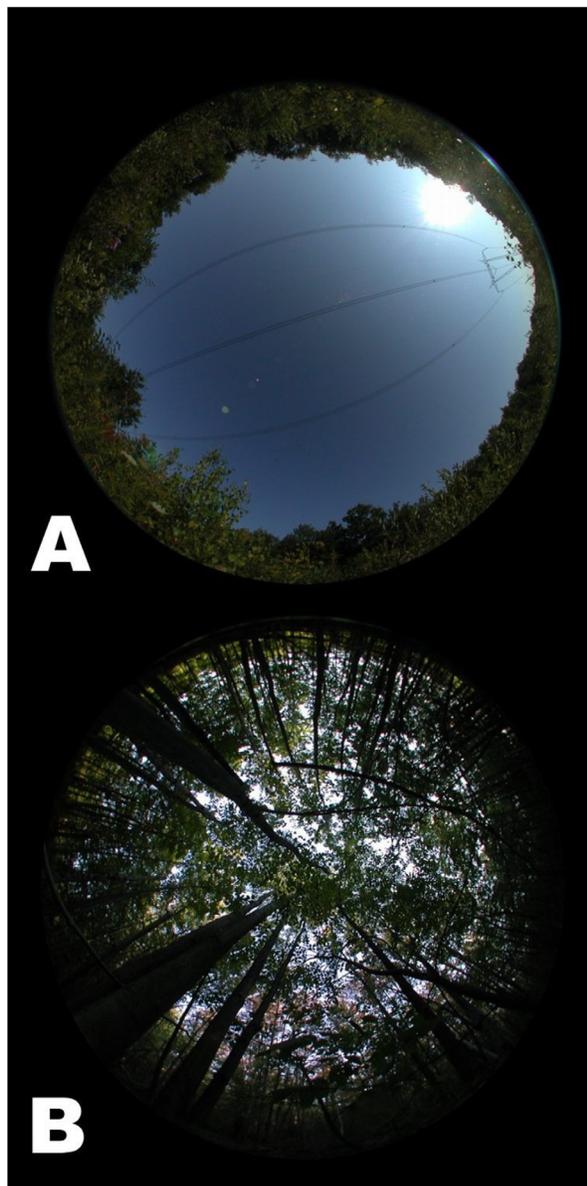


FIGURE 1 Photographies hémisphériques illustrant l'ouverture de la canopée aux deux sites étudiés : A site choisi pour représenter les situations où *Z. americanum* se développe sous une canopée ouverte ; B site choisi pour représenter les situations où *Z. americanum* se développe sous une canopée fermée.

Dans cette zone, *Z. americanum* fait parti d'un groupe phytosociologique associé aux perturbations (Meilleur *et al.* 1992) qui se développe sur des sites abandonnés depuis de nombreuses années après avoir été utilisé pour le pâturage (Benjamin *et al.* 2005). *Z. americanum* est aussi trouvé dans le sous-bois dans la même zone. Ce comportement nous permet de disposer des conditions idéales pour étudier le comportement de cette espèce en fonction de son environnement lumineux.

Le sol du site étudié (45°04.566'N ; 74°18.292'O) est un loam pierreux brun recouvert d'un dépôt de surface d'origine morainique (Globensky 1987). Deux sites contigus avec des environnements lumineux très contrastés ont été choisis afin d'étudier la réponse de l'espèce à l'ouverture du milieu. L'ouverture de la canopée a été déterminée à 10 points

différents à partir de photographies hémisphériques analysées par le logiciel Gap Light Analyser (GLA) version 2.0 (Frazer *et al.* 1999). Cette variable a été utilisée pour caractériser l'environnement lumineux associé à la croissance des plantes étant donné que la lumière est considérée comme l'un des facteurs influant le plus sur la croissance de la végétation (Parent et Messier 1996 ; Beaudet et Messier 1998 ; Messier *et al.* 1998). Chaque mesure d'ouverture de la canopée a été centrée sur un individu de l'espèce et un espacement minimum de 20 mètres a été maintenu entre deux mesures successives. Le premier site correspond à une emprise sous une ligne électrique à très haute tension. Sur un corridor de 60 mètres de large, toute la végétation a été rasée en 1977 (Mercier *et al.* 1999) et sa canopée est maintenue ouverte (Fig. 1A ; $71,97 \pm 4,03$ % d'ouverture de la canopée) à cause de l'entretien de l'emprise. Le second site est une forêt avec une canopée fermée (Fig. 1B ; $11,57 \pm 0,92$ % d'ouverture de la canopée). Ces deux sites présentent des ouvertures de canopée significativement différentes (Test de Wilcoxon-Mann-Whitney ; H_0 : distributions égales ; p -value < 0,005).

Analyse architecturale

Principes généraux

L'analyse architecturale de *Z. americanum* a été réalisée conformément aux principes et méthodes initiés par Hallé et Oldeman (1970), Hallé *et al.* (1978), modifiée par Edelin (1984, 1990), par Barthélémy *et al.* (1989, 1991) et plus récemment revisitée par Barthélémy et Caraglio (2007). La méthode consiste à (i) sélectionner des individus à différents stades de croissance depuis la plantule jusqu'aux stades sénescents et (b) décrire qualitativement et quantitativement la structure de l'ensemble des tiges de chaque individu à chaque stade de croissance. L'analyse identifie les catégories d'axes qui constituent l'organisme et met en évidence les structures répétées au sein de l'organisme. Dans un environnement donné, les règles de développement de l'organisme sont enfin déduites en effectuant un consensus de toutes les architectures exprimées à chaque stade de croissance.

Sélection des stades de croissance

Les stades de croissance sont définis sur la base de critères objectifs qui dépendent de l'espèce étudiée. Chacun des stades est défini par l'apparition d'un nouvel événement morphogénétique. Ceci permet d'obtenir une grille d'analyse rigoureuse permettant de comparer les individus entre eux ; l'âge absolu ne peut pas être utilisé comme référence car des changements dans les rythmes de croissance peuvent entraîner des conclusions erronées (Coleman *et al.* 1994 ; Wright et McConnaughay 2002). L'âge des plantes a été estimé *a posteriori* pour chaque individu en comptant le nombre d'unité de croissance (Barthélémy et Caraglio 2007). Chez l'espèce étudiée, chaque unité de croissance correspond à une année. La vérification a été effectuée après de très nombreuses observations morphologiques couplées à des comptages de cerne de bois.

Descripteurs morphologiques qualitatifs et quantitatifs

Lors de l'analyse des axes (*sensu* Barthélémy 1991), les descripteurs morphologiques couramment utilisés lors de

l'analyse architecturale ont été utilisés : structure monopodiale ou sympodiale, direction de croissance (Orthotropie / Plagiotropie / Agéotropie), symétrie, forme, rythme et modalité de ramification (Acrotonie / Mésotonie / Basitonie). La forme des tiges est dite conique si la différence entre les diamètres basal et distal excède 10 %, légèrement conique si une différence est constatée et cylindrique si les diamètres basal et apical sont identiques. Afin de renforcer les observations morphologiques qualitatives, des variables quantitatives ont été acquises : longueur des axes et des unités de croissance, nombre d'unités de croissance par axe, diamètre basal et nombre d'axes latéraux portés par unité de croissance. Le diamètre basal est mesuré à la fin du développement de l'ensemble ramifié porté par l'axe. Enfin les résultats sont présentés sous la forme d'un tableau architectural.

Echantillonnage

Les axes provenant de 47 individus en pleine lumière et de 26 individus se développant en sous-bois ont été analysés afin de disposer, pour chaque catégorie d'axe et à chaque position topologique étudiée, de 20 mesures. Les femelles et les mâles ont été étudiés indifféremment car l'étude de Reinartz et Popp (1987) ainsi que nos observations préliminaires n'ont pas montrés de différences majeures dans la structure en fonction du genre mâle ou femelle des individus. Les fleurs ont été comptées uniquement sur les individus femelles afin d'obtenir une mesure reliée à la production de graines.

Analyses statistiques

Les catégories d'axes ont été séparées sur la base de leurs propriétés morphologiques. Cette discrimination a été vérifiée par des tests non-paramétriques de Kruskal-Wallis (hypothèse nulle H_0 : pas de différence entre les moyennes). Des tests de comparaisons multiples avec une correction de Holm ont été appliqués pour indiquer le groupement des catégories d'axes. Les valeurs utilisées pour ce groupement sont les valeurs moyennes mesurées pour une catégorie d'axe, sans tenir compte de son stade ontogénique, afin de détecter des règles globales de différenciation entre les catégories d'axes. Les seuils de signification sont reportés par '*' pour une P-value < 0,05, par '**' pour une P-value < 0,005 et par '**'' pour une P-value < 0,0005. Les fréquences de floraison sont comparées en utilisant un test Z (hypothèse nulle H_0 : les fréquences ne sont pas différentes).

L'évolution des propriétés des catégories d'axe au cours de l'ontogenèse a ensuite été analysée en utilisant d'abord un test de Kruskal-Wallis (hypothèse nulle H_0 : pas de différence entre les stades ontogéniques). En absence de différence significative entre les stades, il est conclu que la propriété n'évolue pas au cours de l'ontogenèse. Quand le résultat est significatif, l'effet de l'ontogenèse sur l'évolution du paramètre est analysé par une régression non-paramétrique (hypothèse nulle H_0 : l'ontogenèse ne possède pas d'effet sur le paramètre ; Bowman et Azzalini 1997) ; le signe de la pente de la droite de régression est alors utilisé pour décrire l'effet. L'effet de l'environnement lumineux sur les paramètres de chaque catégorie d'axe a été testé en utilisant une ANCOVA non paramétrique (hypothèse nulle H_0 : les régressions sous les deux conditions sont confondues ; Young et Bowman 1995).

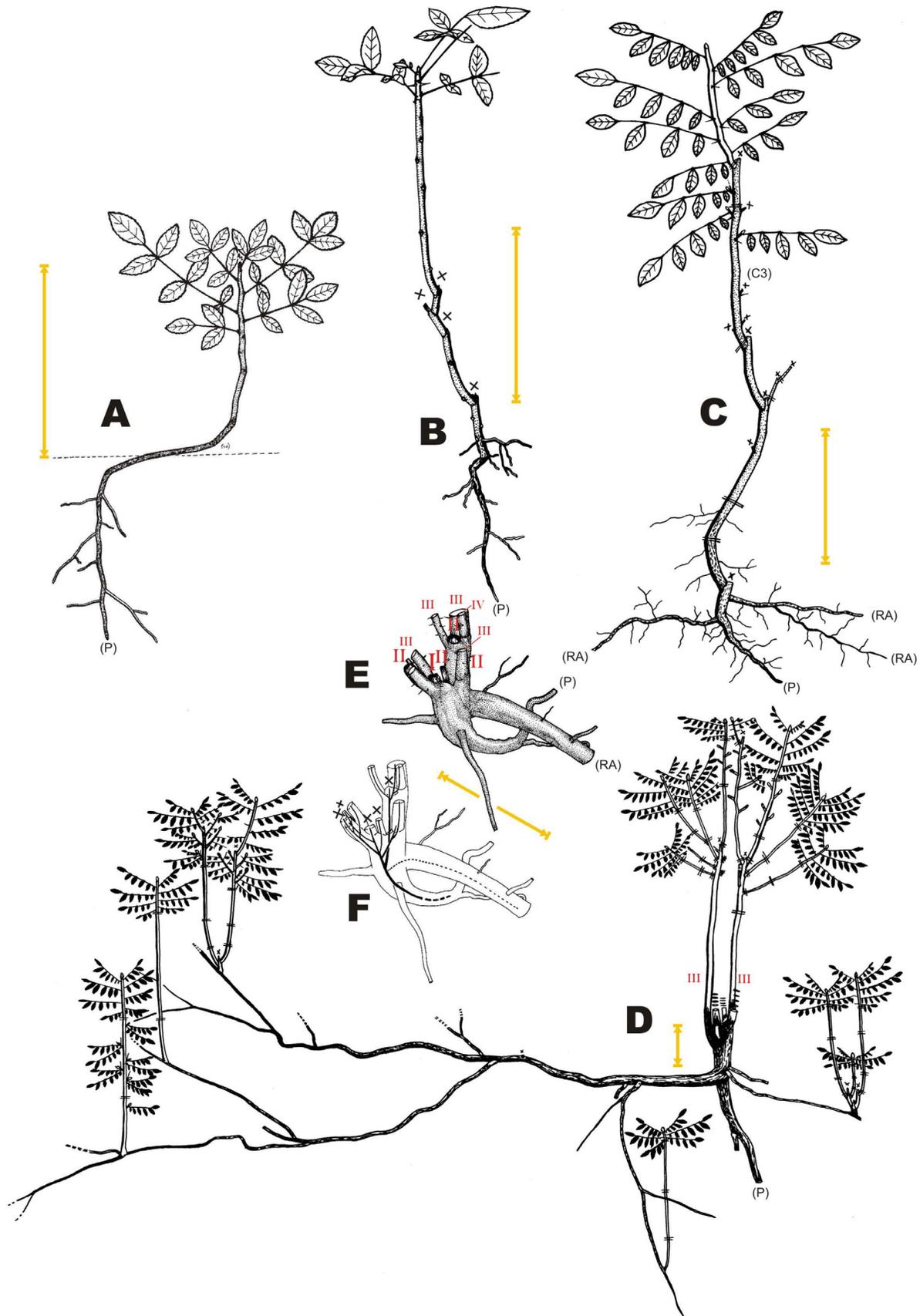


FIGURE 3 Description des stades ontogéniques - canopée ouverte : A plantule de deux ans (stade 1) ; B plant de 6 ans (stade 2) ; C plant de 8 ans (stade 3) ; D plant de 12 ans (stade 4) ; E détail de la souche de l'individu de 12 ans ; F suivi de moelle révélant les relations entre les axes de la souche ; P pivot ; RA racine adventive ; toutes les échelles jaunes mesurent 10 cm ; les chiffres romains en rouge identifient l'ordre topologique des rejets basaux.

RESULTATS

Analyses architecturales qualitatives

Niveaux d'organisation caulinaires

L'analyse de *Z. americanum* révèle que l'architecture de l'organisme repose sur la mise en place d'une structure racinaire supportant des drageons développant des systèmes ramifiés organisés selon 3 niveaux d'organisation. Chaque drageon donne naissance à une série de complexes ramifiés qui sont des structures sympodiales formées par empilement de modules monopodiaux.

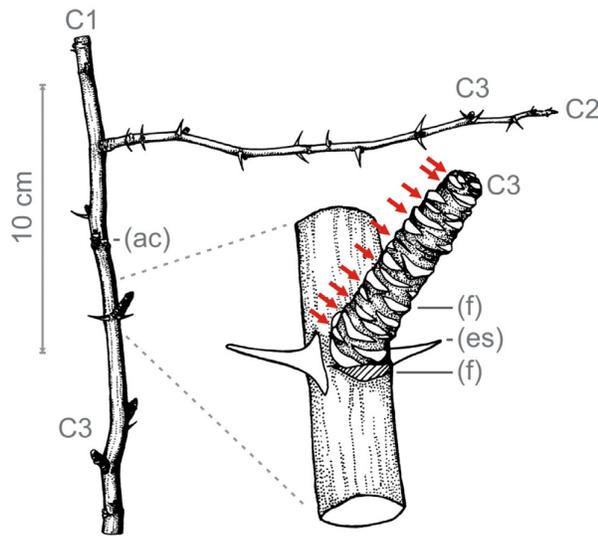


FIGURE 2 Catégories d'axes de *Zanthoxylum americanum* : les trois catégories sont symbolisées par les codes C1, C2 et C3 ; ac arrêt de croissance ; f cicatrice de feuille ; es épine stipulaire ; les flèches rouges localisent les arrêts de croissance sur le rameau court.

Le module est un système ramifié composé par trois catégories d'axes différenciés (Fig. 2) :

Axe primaire. Cet axe orthotrope est long, de fort diamètre et à croissance rythmique définie. Sa symétrie est radiale et sa phyllotaxie est alterne spiralée. Sa ramification est rythmique, différée d'un an et suit un gradient initialement acrotone. A la périphérie de la couronne, la ramification des axes primaires est mésotone. Ses unités de croissance portent de 5 à 15 feuilles séparées par des entre-nœuds longs. A la fin de son développement, son apex soit se dessèche, soit se réoriente pour suivre une direction de croissance plagiotrope. Le méristème, lorsqu'il suit sa nouvelle direction de croissance, génère des structures comparables à celles de la branche. L'axe primaire porte latéralement des rameaux plagiotropes, des rameaux courts et occasionnellement des fleurs.

Rameaux plagiotropes. Ce sont des axes longs, à symétrie bilatérale, plagiotropes et présentant un diamètre moyen. Leur croissance est définie et leurs unités de croissance portent de 3 à 7 feuilles, séparées par des entre-nœuds

longs. A la fin de leur développement, les unités de croissance des branches deviennent souvent de plus en plus petites jusqu'à ressembler à celles des rameaux courts. Leur ramification est rythmique, différée d'un an et suit un gradient mésotone. Les rameaux plagiotropes portent latéralement des rameaux courts et peuvent occasionnellement fleurir.

Rameaux courts. Ce sont des axes agéotropes à symétrie bilatérale et à croissance rythmique définie. Ils peuvent fréquemment être composés par une dizaine d'unités de croissance. Ils ne possèdent pas de croissance secondaire ou très peu. Chaque unité de croissance porte de 1 à 4 feuilles séparées par des entre-nœuds extrêmement courts. Ces axes ne sont pas ramifiés et portent très fréquemment des fleurs latérales.

Les complexes ramifiés (Fig. 3D) sont des systèmes ramifiés composés par des empilements de modules insérés les uns sur les autres juste avant la zone de courbure du module (ou zone de dessèchement apical). Les modules sont généralement de plus en plus petits depuis la base jusqu'à la périphérie des complexes ramifiés.

Les séries de complexes (Fig. 4A, 5B) sont des systèmes ramifiés composés d'une souche donnant naissance de manière basitone et différée à des complexes ramifiés de plus en plus grands, jusqu'à ce qu'ils atteignent leur taille maximale. La première série de complexes est mise en place à partir de l'axe issu de la graine.

Le système racinaire horizontal (Fig.3D, 5B) est constitué par un ensemble de racines adventives plagiotropes monopodiales et pérennes émises radialement autour du pivot. Ces racines émettent régulièrement des drageons qui donnent naissance à de nouvelles séries de complexes ramifiés structurellement identiques à celles mises en place par l'axe issu de la graine.

Ontogenèse

Chacune des unités structurelles décrites précédemment est mise en place progressivement au cours de l'ontogenèse. Le premier module est mis en place au stade plantule. Il est constitué à ce stade par un axe primaire non ramifié qui peut se développer pendant plusieurs années avant que son apex ne se dessèche (Fig. 3B). Après que l'apex du premier module soit mort, un nouveau module prend le relais. Celui-ci est mis en place sur la partie supérieure du module qui lui donne naissance. Lorsque les axes primaires des modules se réorientent pour suivre une direction de croissance plagiotrope, les relais sont mis en place avant la zone de courbure (Fig 5B). Ce processus se répète, aboutissant à la mise en place d'un complexe ramifié, constitué par l'empilement des portions orthotropes des axes primaires des modules.

Pendant que le premier complexe ramifié finit son développement, de nouveaux complexes ramifiés se développent de manière différée depuis un bourgeon dormant situé à la base de la plante (Fig. 3.D,E,F). Les complexes ramifiés successifs sont de plus en plus grands et leurs modules présentent une ramification de plus en plus abondante (Fig. 4). Après avoir atteint une certaine taille dépendante de l'environnement de la plante, la taille des complexes ramifiés suivants se stabilise. Lors de l'édification des

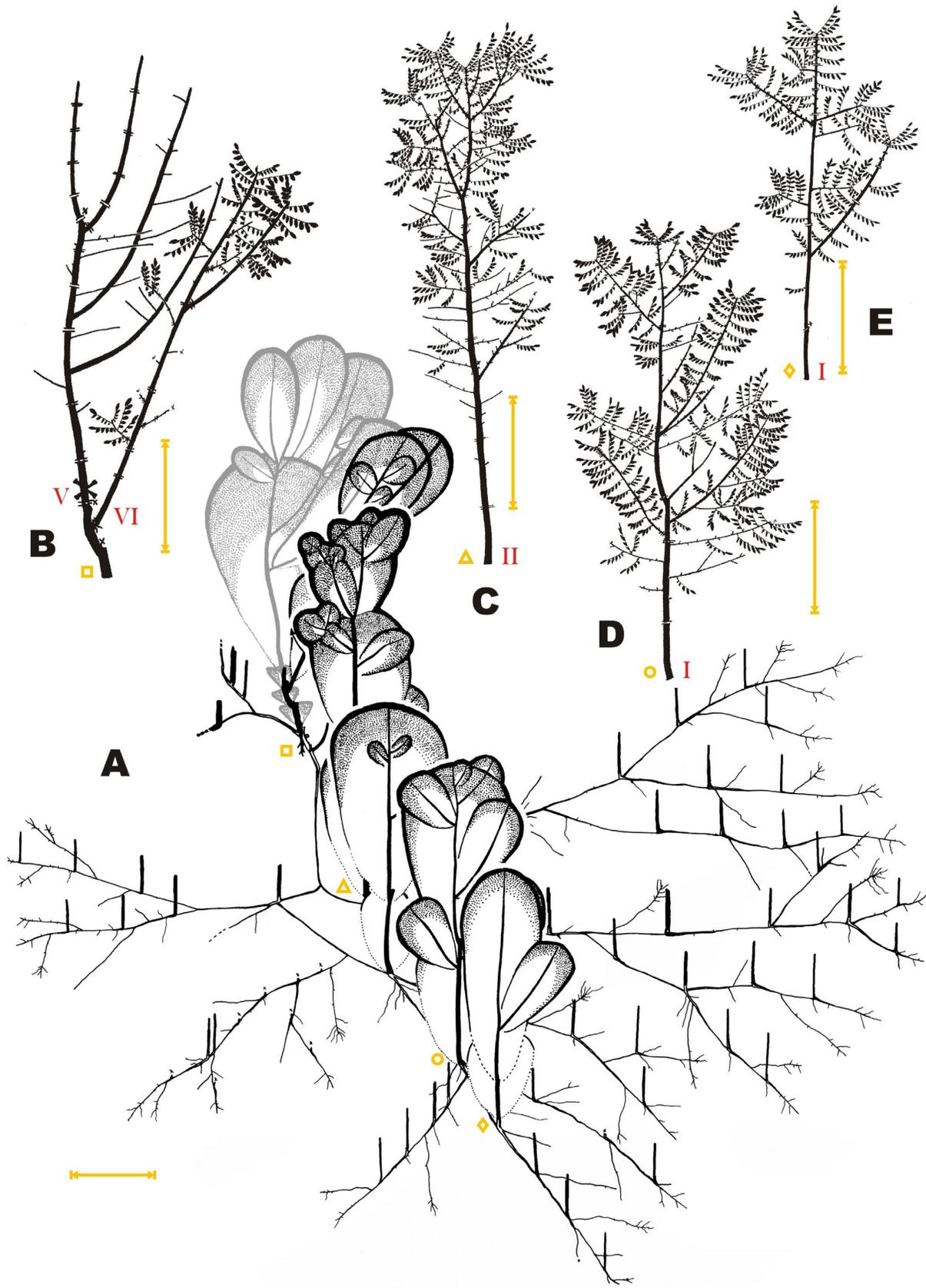


FIGURE 4 Description des stades ontogéniques - canopée ouverte (Suite) : A plant de 33 ans (stade 5) ; B détail : complexe ramifié mis en place à partir du pied-mère ; D, E, F détails de la structure des complexes ramifiés mis en place à partir des drageons successifs : les formes géométriques jaunes permettent de replacer les structures de détail à la structure d'ensemble du plant ; toutes les échelles jaunes mesurent 50 cm ; les chiffres romains en rouge identifient l'ordre topologique des rejets basaux.

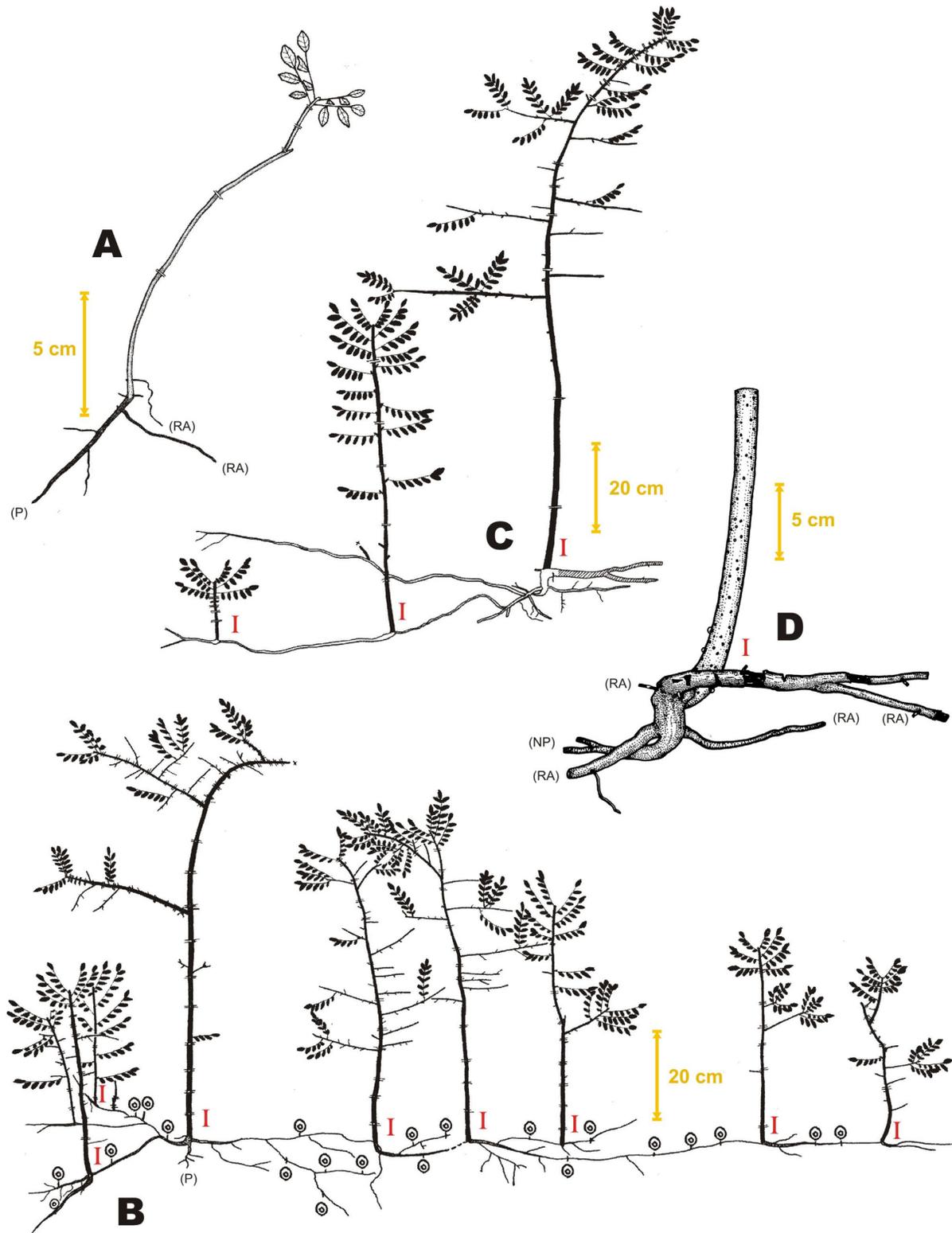


FIGURE 5 Description des stades ontogéniques - canopée fermée : **A** plantule de 6 ans (stade 2) ; **B** plant de 19 ans (stade 5) ; **C** portion de plant de plus de 23 ans (stade 6) ; **D** détail de C illustrant la formation sur la racine plagiotrope nécrosée d'un nouveau pivot portant latéralement et avec une symétrie radiale des racines plagiotropes ; P pivot ; NP nouveau pivot ; RA racine adventive ; les chiffres romains en rouge identifient l'ordre topologique des rejets basaux ; les cercles blancs indiquent la présence d'une zone morphogène (d'où sont émis de nouvelles tiges à partir des racines plagiotropes).

Tableau architectural de *Z. americanum* faisant apparaître les propriétés qualitatives des catégories d'axes racinaires :

1 Les racines plagiotropes sont pérennes uniquement lorsqu'elles portent des drageons, sinon leur durée de vie est d'environ 5 à 10 ans ;
 2 l'émission d'un drageon perturbe la croissance secondaire des R2 et les rend localement très fortement coniques.

	Pivot (R1)	Racines plagiotropes (R2)	Racines latérales (R3)	Racines fines (R4)
Direction de croissance	Orthotrope	Plagiotrope	Agéotrope	Agéotrope
Mise en place de drageons	Non	Oui	Non	Oui
Diamètre	Diamètre important	Diamètre important	Diamètre faible	Diamètre très faible
Durée de vie	Pérenne	Pérenne ¹	Caduque (4-5 ans)	Caduque (2-3 ans)
Ramification	R2 – R3 – R4	R3 – R4	R4	Non ramifié
Forme	Conique	Légèrement conique ²	Cylindrique	Cylindrique
Capacité de réitération	Oui	Oui	Oui	Non
Floraison	Rare	Rare	Fréquente	-
Axe ramifié	Oui	Oui	Non	-
Angle d'insertion	-	~90° (sur R1)	~60° (sur R2)	~90° (sur R3)

plus grands complexes ramifiés, les complexes ramifiés mis en place les plus tôt au cours du temps se nécrosent. Nous avons observé plusieurs situations dans lesquelles les rameaux courts présents à la base de la plante adoptaient une croissance indéfinie et se différenciaient tardivement en axe primaire à la base d'un nouveau complexe ramifié. Ces situations ne sont pas suffisamment fréquentes pour établir une règle de renouvellement basitone par les rameaux courts, mais sont à considérer comme l'un des moyens à disposition de cette espèce pour développer des réitérats différés.

Pendant la mise en place du premier complexe ramifié, nous observons l'émission différée de racines adventives plagiotropes au niveau du collet (Fig 3C). Ces racines portent latéralement les mêmes catégories d'axes racinaires que le pivot, à savoir des racines latérales et des racines fines (Fig. 6 ; Tab. 1). Au fur et à mesure du développement de ces racines plagiotropes, elles émettent latéralement des réitérats racinaires partiels (R2+R3+R4), immédiats et séquentiels, avec un angle d'environ 60° dans le plan horizontal. Sur cette trame apparaissent des zones morphogènes régulièrement espacées qui peuvent donner naissance à des drageons. Les drageons, lorsqu'ils se développent complètement, reproduisent l'intégralité des étapes décrites précédemment : édification d'un module, répétition de ce module pour former des complexes ramifiés et répétition basale de complexes ramifiés de plus en plus grands.

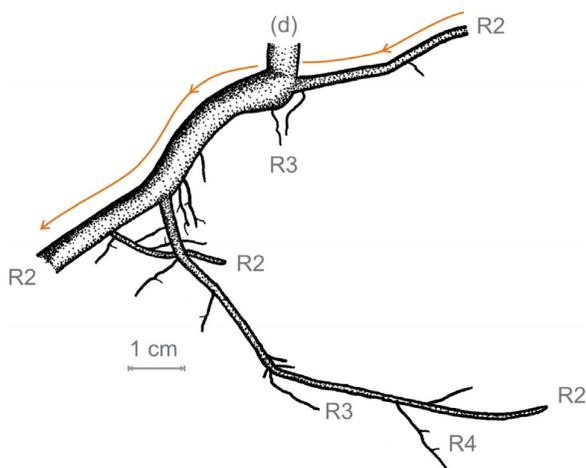


FIGURE 6 Détail des catégories d'axes racinaires de *Zanthoxylum americanum* : Le pivot n'est pas représenté, voir figure 3 ; les trois autres catégories racinaires sont symbolisées par les codes R2, R3 et R4 ; d drageon ; la flèche orange permet de visualiser le sens de croissance de la racine R2.

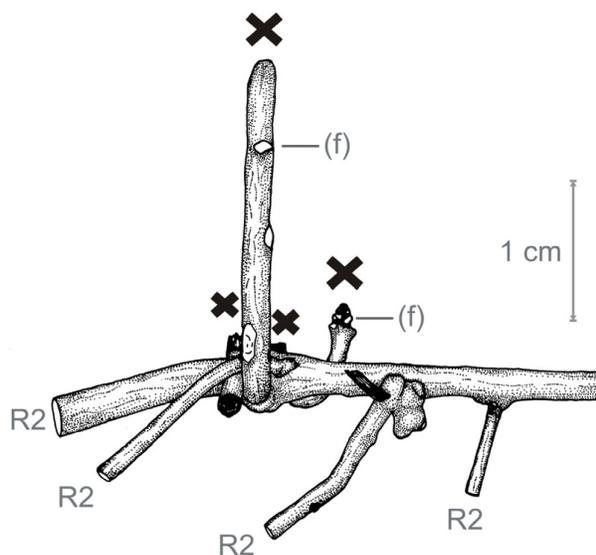


FIGURE 7 Détail d'une zone morphogène dont les drageons n'ont pas réussi à se développer : R2 racine plagiotrope ; les croix noires signalent la mort d'apex des drageons ; f cicatrice de feuille.

Variations induites par l'environnement

Zanthoxylum americanum présente des modes de développement très contrastés dans les deux milieux (ouvert et fermé).

En milieu ouvert, la plante est constituée par un système racinaire horizontal dont la symétrie est radiale : les racines plagiotropes émises dans toutes les directions survivent et portent des drageons régulièrement espacés. Les derniers complexes ramifiés sur chaque drageon possèdent des tailles très semblables qui confèrent à l'ensemble du clone une apparence homogène. Cette propriété peut être utilisée pour discriminer les différents individus qui ne s'inscrivent pas dans les mêmes profils (vus latéralement). Une confirmation est apportée par l'observation des caractères qui peuvent évoluer au cours de l'ontogenèse, tels que la couleur des feuilles et qui sont donc différents d'un individu à l'autre, sauf lorsqu'ils sont exactement au même stade développemental. Chaque drageon supporte à terme un grand nombre de complexes ramifiés constitués de nombreux modules longs et eux-mêmes très ramifiés. Chacun de ces modules termine sa croissance après quelques unités de croissance. Enfin, de nombreuses fleurs sont développées dans la structure de

TABLEAU 2 Tableau architectural de *Z. americanum* faisant apparaître les propriétés qualitatives et quantitatives des catégories d'axes caulinaires : dans la seconde partie du tableau (B), les données exprimées représentent les moyennes et écart type ; Les nombres associés aux conditions lumineuses dans les titres de colonnes désignent une catégorie d'axe dans une situation lumineuse et sont utilisés lors du groupement statistique; 60 axes ont été mesurés pour chaque catégorie d'axe et chaque situation lumineuse ; UC = Unité de croissance.

	Canopée	Axe primaire (C1)		Rameau plagiotrope (C2)		Rameau court (C3)		Groupement statistique
		Ouverte (1)	Fermée (2)	Ouverte (3)	Fermée (4)	Ouverte (5)	Fermée (6)	
A Propriétés qualitatives	Direction de croissance	Orthotrope		Plagiotrope		Agéotrope		-
	Symétrie	Radiale		Bilatérale		Bilatérale		-
	Durée de vie	Pérenne		Moyenne		Courte		-
	Croissance secondaire	Importante		Faible		Nulle		-
	Forme	Conique		Légèrement conique		Cylindrique		-
	Enracinement adventif	Oui		Non		Non		-
	Floraison	Rare		Rare		Fréquente		-
	Axe ramifié	Oui		Oui		Non		-
	Rythme de ramification	Rythmique ou continu		Rythmique		-		-
	Modalité de ramification	Acrotone à mésotone		Mésotone		-		-
B Propriétés quantitatives	Diamètre basal des axes (mm)	6,35 ± 6,20	3,47 ± 2,41	3,24 ± 1,15	2,52 ± 0,71	1,79 ± 0,53	1,80 ± 0,35	(1) ; (2-3) ; (4) ; (5-6)
	Longueur de l'axe (cm)	32,9 ± 32,7	13,0 ± 10,8	10,0 ± 10,1	6,8 ± 6,7	0,3 ± 0,2	0,5 ± 0,3	(1) ; (2) ; (3-4) ; (5) ; (6)
	Longueur de l'UC (cm)	15,5 ± 13,4	4,2 ± 4,6	6,0 ± 7,2	1,5 ± 1,5	0,2 ± 0,1	0,1 ± 0,1	(1) ; (2-3) ; (4) ; (5) ; (6)
	Nombre de feuilles par UC	9,01 ± 3,09	6,36 ± 1,54	5,02 ± 3,81	4,83 ± 0,78	2,13 ± 0,77	2,49 ± 1,0	(1) ; (2) ; (3-4) ; (5-6)
	Nombre d'UC par axe	2,27 ± 1,49	4,80 ± 3,76	2,54 ± 1,48	4,77 ± 2,67	1,66 ± 1,09	3,99 ± 2,50	(2-4-6) ; (1) ; (3) ; (5)

l'individu mature. Nous avons cherché à caractériser la sénescence en pleine lumière. L'individu le plus développé observé, mesurant approximativement 30 mètres de diamètre, ne présentait pas le moindre symptôme de sénescence. Les seules parties nécrosées qui ont été observées dans cet individu étaient les structures caduques et les complexes ramifiés les plus anciens. Les racines plagiotropes à la base de la plante reliant les premiers drageons entre eux étaient toujours vivantes.

En sous-bois, la plante possède un système racinaire horizontal qui présente une symétrie bilatérale (Fig. 5B). Seuls les drageons qui se développent dans les zones qui reçoivent le plus de lumière survivent. Les zones morphogènes sont toujours présentes et nous observons fréquemment des petits axes nécrosés sur ces zones, qui témoignent d'autant de tentatives de développement avortées (Fig. 7). Il en résulte donc une sélection des racines plagiotropes qui les supportent formant ainsi des chemins rectilignes orientés vers les zones d'ouverture de la canopée. Les racines plagiotropes se nécrosent très fréquemment entre les drageons, comme pour l'individu présenté dans la figure 5B. Au niveau d'un drageon dont la racine porteuse s'est nécrosée, nous avons observé à plusieurs reprises en sous-bois - et jamais en pleine lumière - la formation d'axes racinaires possédant toutes les propriétés du pivot et portant radialement de nouvelles racines plagiotropes (Fig. 5C, D). Les nécroses des racines plagiotropes conduisent la plante à se présenter sous la forme de nombreux ramets épars. La structure de ces drageons est fréquemment très rudimentaire. Ils sont souvent composés d'un module unique à croissance extrêmement lente (nombreuses unités de croissance très courtes), plus rarement d'un complexe ramifié composé de quelques modules très

peu ramifiés. Nous n'avons pas observé la mise en place à la base de la plante de complexes ramifiés (ni même de structures plus simples) de plus en plus grands, comme en pleine lumière. Tous les modules observés présentent la zone de courbure mentionnée précédemment ; ils possèdent une croissance s'étendant fréquemment sur 20 ans et leur ramification est nulle ou souvent limitée à des rameaux courts.

Analyses architecturales quantitatives

Catégories d'axes

Des analyses quantitatives ont été employées afin de confirmer statistiquement les discriminations qualitatives effectuées entre les catégories d'axes (Tab. 2A). Des tests de comparaisons multiples ont été utilisés pour grouper les valeurs quantitatives des axes sans prendre en compte leur position topologique. Ces tests confirment la différenciation des axes en trois catégories distinctes (Tab. 2B) sur la base de leur diamètre, nombre de feuilles, longueurs des unités de croissance et des axes décroissants depuis l'axe primaire jusqu'aux rameaux courts. Le nombre d'unités de croissance par axe permet de discriminer en milieu ouvert les trois catégories d'axe mais pas en milieu fermé.

Evolution des propriétés des axes au cours de l'ontogenèse

Nous avons étudié les modifications associées à l'ontogenèse des propriétés structurales des modules (diamètre, longueur des axes, longueur des unités de croissance, nombre de feuilles par unité de croissance et nombre d'unités de croissance par axe) selon trois niveaux d'organisation : au sein

TABLEAU 3 Modifications des propriétés quantitatives des catégories d'axes entre les modules successifs au sein d'un complexe ramifié en milieu ouvert : Les seuils de significativité correspondent à * P<0,05; ** P <0,005; *** P< 0,0005

	Diamètre	Longueur	Nombre de feuilles par UC	Nombre d'UC par axe	Ramification
Axe primaire	<i>Diminution</i>	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Pas d'évolution</i>
Rameau plagiotrope	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Pas d'évolution</i>
Rameau court	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Augmentation***</i>	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Pas d'évolution</i>	-

TABLEAU 4 Modifications des propriétés quantitatives des catégories d'axes entre drageons successifs : les comparaisons sont effectuées entre les distributions en milieu ouvert et en milieu fermé ; le sens de la différence est toujours précisé en décrivant les axes en milieu ouvert par rapport à ceux en milieu fermé ; les seuils de significativité correspondent à * P<0,05; ** P <0,005; *** P< 0,0005

	Canopée	Diamètre	Longueur	Nombre de feuilles par UC	Nombre d'UC par axe	Ramification
Axe primaire	Ouverte	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Augmentation***</i>	<i>Augmentation***</i>	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Augmentation***</i>
	Fermée	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Pas d'évolution</i>
	<i>Comparaison</i>	Plus épais***	Plus long***	Plus***	Moins***	Plus abondante***
Rameau plagiotrope	Ouverte	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Augmentation *</i>
	Fermée	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Augmentation *</i>
	<i>Comparaison</i>	Plus épais***	Plus long ***	Egal	Moins***	Plus abondante ***
Rameau court	Ouverte	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Pas d'évolution</i>	-
	Fermée	<i>Pas d'évolution</i>	<i>Augmentation*</i>	<i>Diminution***</i>	<i>Pas d'évolution</i>	-
	<i>Comparaison</i>	Egal	Plus court***	Moins***	Moins***	-

du premier complexe ramifié, entre les premiers modules des complexes ramifiés du pied-mère (issu de la graine) et entre les premiers modules issus des premiers drageons.

Entre modules

L'évolution des propriétés des axes entre modules a été analysée entre les trois premiers modules du premier complexe sur le 2ème drageon pour toutes les catégories d'axes. L'analyse n'a pas été effectuée en milieu fermé car nous ne disposons pas de suffisamment d'observations pour tirer des conclusions statistiques. Il ressort de ces analyses (Tab. 3) que, mis à part le diamètre des axes primaires qui diminue et la longueur des rameaux courts qui augmente, aucune des propriétés des catégories d'axes ne change significativement entre les modules d'un même complexe ramifié.

Entre complexes ramifiés

L'évolution des propriétés des axes entre les complexes ramifiés a été analysée entre les quatre premiers complexes ramifiés du pied-mère pour les axes primaires et uniquement en milieu ouvert. L'analyse n'a pas été effectuée en milieu fermé car nous ne disposons pas de suffisamment d'observations pour tirer des conclusions statistiques. Il ressort de ces analyses que le diamètre, la longueur des unités de croissance, le nombre de feuilles et le nombre d'axes portés latéralement augmentent tous significativement (p-value pour les quatre tests < 0,005). En revanche, le nombre d'unités de croissance constituant les axes primaires demeure inchangé entre les différents complexes ramifiés (p-value=0,49).

Entre drageons

L'évolution des propriétés des axes portés par les drageons successifs a été analysée à partir de l'étude de l'axe primaire du premier module de chaque premier complexe ramifié issu du pied-mère et des trois premiers drageons. Les résultats sont présentés dans le tableau 4. La longueur, le nombre de feuilles par unité de croissance et le nombre d'axes porté latéralement augmentent entre les drageons en pleine lumière tandis qu'à l'ombre, toutes les propriétés des axes primaires restent inchangées. Les propriétés des rameaux plagiotropes, excepté le nombre d'axes portés latéralement qui augmente aussi bien dans le sous-bois qu'en milieu

ouvert, ne changent pas entre les complexes ramifiés. Enfin les rameaux courts présentent une augmentation de leur longueur et une diminution de leur nombre de feuilles entre les complexes dans le sous-bois.

Plasticité architecturale

Propriétés des catégories d'axe

Les différences entre sites qui concernent les propriétés des catégories d'axes (diamètre, longueur des unités de croissance, nombre de feuilles par unité de croissance et nombre d'unités de croissance par axe) ont été analysées, d'abord en ne prenant pas en compte l'évolution au cours de l'ontogenèse de leurs propriétés (Tab. 2), puis en prenant en compte l'évolution des propriétés entre les drageons (Tab. 4). Il apparaît, en comparant les deux tableaux que (i) lorsque des différences sont révélées dans les deux tableaux, les résultats sont complètement convergents et (ii) que la prise en compte de l'ontogenèse a permis de révéler un plus grand nombre de différences entre les comportements des axes en milieux ouvert et fermé.

Les axes primaires sont significativement plus épais, plus longs, et possèdent un plus grand nombre de feuilles par unité de croissance en milieu ouvert qu'en sous-bois. En revanche le nombre d'unités de croissance par axe est très nettement plus élevé en sous-bois qu'en milieu ouvert. Les rameaux plagiotropes présentent le même type de variation que les axes primaires entre les milieux ouvert et fermé, excepté pour leur nombre de feuilles qui demeure inchangé. Les rameaux courts, qui ne présentent pas de croissance en épaisseur, conservent le même diamètre dans les deux milieux, mais sont plus courts, possèdent moins de feuilles et sont composés par un plus faible nombre d'unités de croissance en milieu ouvert.

Ramification des modules

Les différences entre sites prenant en compte l'évolution des propriétés des catégories d'axe, entre les drageons successifs, révèle que la ramification des axes primaires et des rameaux plagiotropes est significativement plus abondante en milieu ouvert qu'en milieu fermé (Tab. 4). En effet les axes primaires portent en moyenne environ 5 fois plus d'axes latéraux en milieu ouvert ($4,2 \pm 3,4$ axes/UC) qu'en milieu fermé ($0,8 \pm 1,1$ axes/UC) ; les rameaux plagiotropes portent environ 7

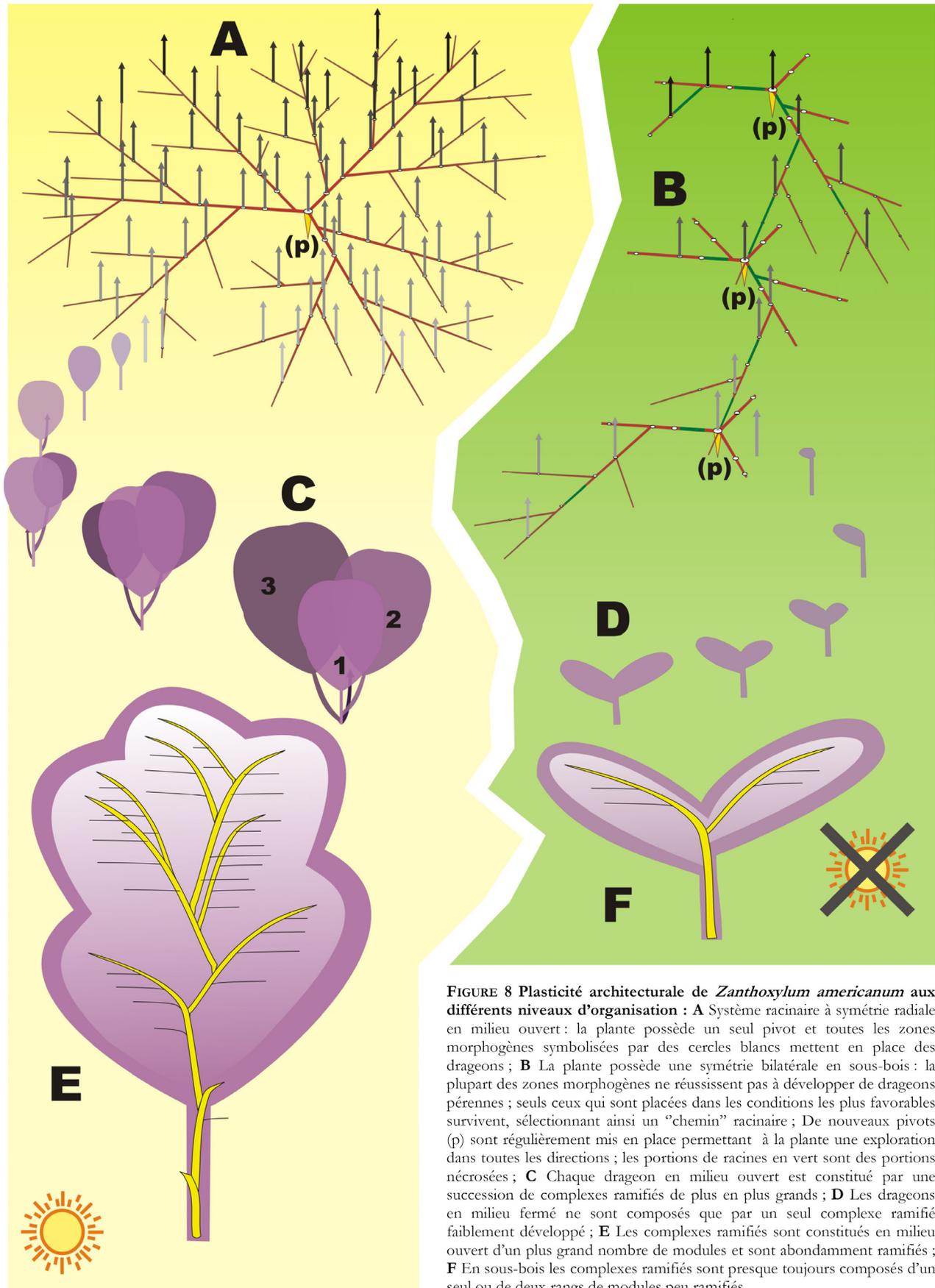


FIGURE 8 Plasticité architecturale de *Zanthoxylum americanum* aux différents niveaux d'organisation : **A** Système racinaire à symétrie radiale en milieu ouvert : la plante possède un seul pivot et toutes les zones morphogènes symbolisées par des cercles blancs mettent en place des drageons ; **B** La plante possède une symétrie bilatérale en sous-bois : la plupart des zones morphogènes ne réussissent pas à développer de drageons pérennes ; seuls ceux qui sont placés dans les conditions les plus favorables survivent, sélectionnant ainsi un "chemin" racinaire ; De nouveaux pivots (p) sont régulièrement mis en place permettant à la plante une exploration dans toutes les directions ; les portions de racines en vert sont des portions nécrosées ; **C** Chaque drageon en milieu ouvert est constitué par une succession de complexes ramifiés de plus en plus grands ; **D** Les drageons en milieu fermé ne sont composés que par un seul complexe ramifié faiblement développé ; **E** Les complexes ramifiés sont constitués en milieu ouvert d'un plus grand nombre de modules et sont abondamment ramifiés ; **F** En sous-bois les complexes ramifiés sont presque toujours composés d'un seul ou de deux rangs de modules peu ramifiés.

fois plus d'axes latéraux en milieu ouvert ($1,2 \pm 1,8$ axes/UC) qu'en milieu fermé ($0,15 \pm 0,5$ axes/UC).

Fréquence de floraison

La fréquence de floraison en milieu ouvert a été estimée sur des complexes ramifiés fleuris. Le comptage a été effectué uniquement sur les axes feuillés (663 au total) de 10 individus. La fréquence de floraison obtenue est 26,24 % des axes. Nous n'avons pas pu effectuer de comparaison de cette fréquence avec une fréquence de floraison en sous-bois puisque qu'aucun axe fleuri n'y a jamais été observé au cours de l'étude. De nombreuses autres situations de sous-bois qui ont été observées parallèlement à l'étude et pendant toutes les périodes de croissance ont permis de vérifier que cette espèce, dans la région d'étude du moins, ne fleurit pas en sous-bois.

DISCUSSION

Architecture de *Zanthoxylum americanum*

Les analyses architecturales qualitative et quantitative ont permis de révéler les règles développementales du clavier d'amérique et son organisation selon trois niveaux d'organisation caulinaires (Fig. 8).

Le premier niveau d'organisation est le module composé par trois catégories d'axes différenciés : l'axe primaire, les rameaux plagiotropes et les rameaux courts. Les axes primaires sont des axes pérennes et longs, ils assument l'essentiel de l'exploration verticale de la plante : *i.e.* la disposition de l'infrastructure de la plante dans des territoires inoccupés. Les rameaux plagiotropes sont responsables de la colonisation, *i.e.* de l'occupation de l'espace qui entoure cette infrastructure. Leur fonction est de disposer les surfaces photosynthétiques dans le plan horizontal (Nozeran 1978 ; Barthélémy et Caraglio 2007). Enfin, les rameaux courts, participent essentiellement à la fonction d'exploitation, c'est-à-dire ici à l'assimilation photosynthétique. Ils mettent en place des feuilles pendant plusieurs années et peuvent être produits en grande quantité sans impliquer un coût élevé car ils ne développent pas ou peu de productions secondaires (Johnson et Lakso 1986 ; Lauri et Kelner 2001).

Le second niveau d'organisation, le complexe ramifié, est formé par l'empilement de plusieurs modules (Fig. 8 E, F). Son architecture rappelle le modèle architectural de Troll (Hallé et Oldeman 1970). Ces complexes ramifiés peuvent par la suite se répéter intégralement à partir de bourgeons dormants à leur base. La structure ainsi formée est celle des séries de complexes portées par les drageons mais aussi par l'axe issu de la graine. Cette conformité entre ces différentes sous-unités de la plante permet de définir cette série de complexes ramifiés comme le dernier niveau d'organisation de la plante (Fig. 8 C, D).

L'organisme est donc constitué par un système racinaire issu du pied-mère et donnant naissance à des drageons portant un ou plusieurs complexes ramifiés (Fig. 8 A, B).

Mouvements morphogénétiques et niveaux d'organisation en milieu ouvert

Nozeran (1978) définit le mouvement morphogénétique comme un ensemble de transformations des organes selon une séquence d'événements à déterminisme endogène,

opérant depuis la graine jusqu'à la mort de l'individu et impliquant des transformations à différentes échelles d'analyses de la plante. Les transformations aux échelles inférieures de la plante, ou mouvements morphogénétiques partiels (Nozeran 1986), de l'architecture de *Zanthoxylum americanum* ont été révélées au cours de cette étude. Ils correspondent aux composantes du mouvement morphogénétique global associées à chaque niveau d'organisation.

En milieu ouvert, nous constatons que les catégories d'axes les plus spécialisées (*sensu* Barthélémy et Caraglio, 2007), à savoir les rameaux courts et les rameaux plagiotropes présentent des propriétés morphologiques qui varient peu au cours de l'ontogenèse. Par conséquent les axes primaires sont donc ceux qui varient le plus. Nous avons étudié la variation de leur morphologie en fonction des trois mouvements morphogénétiques partiels : entre modules d'un même complexe ramifié, entre complexes ramifiés sur un même drageon et entre les complexes des drageons successifs. Les propriétés des modules sont conservées au sein d'un même complexe ramifié (mis à part le diamètre des axes primaires qui diminue). En revanche, les dimensions des modules augmentent (longueur, diamètre, nombre de feuilles et d'axes latéraux) entre les complexes ramifiés successifs (Fig.8C). Cette émission d'axes de plus en plus grands à partir de la base de cette structure buissonnante rappelle la croissance d'établissement décrite par Tomlinson et Esler (1973). Cependant l'interprétation donnée par les auteurs ne semble pas s'appliquer ici : la croissance d'établissement est initialement présentée comme une adaptation, propre à certaines monocotylédones, permettant un épaississement des axes sans croissance secondaire. Ce même phénomène de mise en place différée d'éléments de plus en plus grands à la base de la plante jusqu'à atteindre une phase de stabilisation semble être un mécanisme très répandu chez les buissons, y compris chez ceux capables de mettre en place des tissus secondaires (Rauh 1939 ; Charles-Dominique *et al.* 2010).

Entre les drageons, nous observons une augmentation de la longueur, du nombre de feuilles par unité de croissance et une augmentation du nombre d'axes portés latéralement par les modules. Cette augmentation de la taille des éléments portés par les nouveaux drageons est simultanée avec la croissance d'établissement et aboutit à la mise en place d'un massif dont la hauteur des différents éléments est globalement homogène.

Réponses plastiques

La prise en compte du mouvement morphogénétique partiel entre les structures portées par les drageons successifs a permis de révéler efficacement les modifications morphologiques en réponse à l'environnement lumineux. Nous n'avons pas mené d'analyse génétique permettant de certifier que les différences doivent être associées à l'environnement et non à une différenciation génétique entre les individus échantillonnés. Cependant, nous considérons que la cause première de variation morphologique n'est pas la génétique des individus car (i) les deux sites sont contigus et il est probable que les individus fassent partie d'une même lignée ; (ii) les comportements décrits ici sont toujours associés aux mêmes conditions lumineuses dans le paysage considéré (nombreuses observations congruentes).

D'une manière générale, les modifications du développement de *Zanthoxylum americanum* en sous-bois correspondent à une perte des mouvements morphogénétiques partiels associés aux niveaux d'organisation supérieurs. La structure développée à partir des drageons, présentée pour le milieu ouvert, est complètement altérée : elle était représentée par la succession basitone de complexes ramifiés de plus en plus grands et chacun composé de plusieurs modules à faible durée de vie ; en sous-bois chacun des drageons donne naissance à un complexe ramifié composé par un très faible nombre de modules, peu ou pas ramifiés et de tailles sensiblement équivalentes (Fig. 8F). Le ou les modules mis en place se développent pendant parfois 20 à 25 ans mais demeurent courts car chaque unité de croissance est de très petite taille. La mise en place de ces structures rappelle les statuts d'attente (Heuret *et al.* 2000) ou encore la stratégie 'Oskar' (Silvertown 1982 ; Closset-Kopp *et al.* 2007) décrite chez de nombreux arbres : cette stratégie se traduit par la suppression de croissance (peu de croissance en hauteur et en diamètre) à un jeune stade de développement de la plante. D'après Closset-Kopp *et al.* (2007), cette stratégie confère une avance temporelle aux plantes qui l'expriment en sous-bois : lors d'une ouverture, l'espèce dispose d'un ensemble de jeunes plants déjà présents dans le sous-bois et qui peuvent se développer plus rapidement que les semis issus de graines des autres espèces. Cette explication serait d'autant plus pertinente pour *Zanthoxylum americanum* qu'en sous-bois chacun de ses drageons adopte cette stratégie permettant à partir d'un seul genet de disposer de nombreux points de "redémarrage" en cas d'ouverture. Cette capacité de stagnation dans le développement, en plus de conférer cette avance temporelle à *Z. americanum*, lui permet également de mettre en place des structures d'exploration horizontale. En effet, chaque drageon, même très peu développé représente une surface photosynthétique qui peut alimenter le réseau racinaire en expansion. Ces structures aériennes qui impliquent un faible coût énergétique (peu de production de bois, structure peu ramifiée) permettent donc aussi à la plante de survivre dans un milieu fermé pendant que le système racinaire met en place des drageons dans des zones favorables. Cette capacité, à mettre en place des structures aériennes très peu développées, permettant la survie de la plante et son exploration latérale, se retrouve chez plusieurs buissons présentant des structures d'exploration latérale très différentes (de Kroon et Shieving 1991) comme par exemple des axes caulinaires à tendance stolonifère chez *Cornus sericea* L. (Charles-Dominique *et al.* 2010), des rhizomes chez *Prunus virginiana* L. ou encore chez *Z. americanum* par des racines portant des drageons. D'autre part, la capacité pour l'espèce d'émettre des drageons n'implique pas que la stratégie mise en évidence à l'ombre ici soit suivie : une espèce comme *Rhus typhina* L., qui met en place un système racinaire très comparable à celui de *Z. americanum* émettant des drageons régulièrement, ne partage pas sa stratégie (Annexe A). Chez ces buissons, nous ne retrouvons pas une relation directe entre l'organe d'exploration et la stratégie développementale. Cet exemple illustre la nécessité de décrire finement le comportement des plantes afin de définir des groupes fonctionnels basés sur des réalités biologiques et non sur des *a priori*.

En sous-bois, presque aucune des propriétés des catégories d'axes n'est modifiée entre les drageons successifs.

Ce comportement peut être rapproché de deux mécanismes : le premier serait un ralentissement de l'ontogenèse associé aux conditions lumineuses rencontrées dans le sous-bois, comme observé chez *Araucaria araucana* K Koch. ou chez *Cornus sericea* (Grosfeld *et al.* 1999 ; Charles-Dominique *et al.* 2010). Le second mécanisme qui pourrait être impliqué serait un maintien à un état juvénile dû à la fragmentation fréquente de l'individu par nécrose des portions racinaires qui relient les drageons entre eux (Fig. 8B). Les travaux de Nozeran établissent clairement les relations qui peuvent exister entre la fragmentation des plantes et leur rejuvenation (pour une revue, voir Bancelhon-Rossignol *et al.* 1995). Ce deuxième mécanisme conduisant la plante à conserver un état juvénile est cohérent avec deux observations : (i) il n'a jamais été observé de plantes en sous-bois qui fleurissent, potentiellement en raison du maintien de la plante à un stade jeune ; (ii) nous assistons régulièrement en sous-bois à la mise en place de nouveaux pivots (Fig. 8B) impliquant un retour au tout début de la séquence de développement.

Les traits exprimés en milieu ouvert, à savoir l'émission rapide de structures verticales très développées, très ramifiées et portant un grand nombre de fleurs ont été reliés aux comportements envahissants chez de nombreux buissons tels que *Ligustrum sinensis* Lour, *Lantana camara* L., *Cornus sericea* L. ou encore *Rhamnus cathartica* (Claridge et Franklin 2002 ; Sharma *et al.* 2005 ; Theoharides et Dukas 2007 ; Knight *et al.* 2007 ; Charles-Dominique *et al.* 2010) et pourrait donc être en relation avec la capacité de l'espèce à exclure les autres espèces présentes.

Sélection de la forme

La forme finale d'un individu de *Zanthoxylum americanum* dépend de la mise en place des unités structurelles décrites précédemment et de leur sélection par l'environnement.

À l'échelle de la plante entière, l'élément qui détermine le plus la forme d'ensemble de l'organisme est la sélection des chemins racinaires qui s'opère au plus grand niveau d'organisation, par le biais de la sélection des drageons : à partir du collet sont émises dans toutes les directions des racines plagiotropes portant à intervalles réguliers des zones morphogènes. La symétrie originale de la plante est donc une symétrie radiale. En sous-bois, les conditions rencontrées ne sont pas équivalentes dans toutes les directions ; les zones morphogénétiques qui seront localisées dans les terrains les plus ensoleillés vont donner naissance à des drageons viables. Cette sélection des drageons dans les meilleures conditions aboutit à la sélection d'un chemin racinaire reliant le pivot aux derniers drageons mis en place. Le pivot initial et les portions les plus vieilles se nécrosent au fur et à mesure du développement conférant à la plante une mobilité orientée dans la direction des ouvertures de canopée ou vers la lisière. En pleine lumière, tous les chemins racinaires sont sélectionnés conduisant la plante à se développer selon une symétrie radiale. Il est intéressant de constater qu'en raison des propriétés de réitération des racines plagiotropes, responsables de l'infrastructure sur laquelle se développent les drageons, un chemin racinaire ne fait presque jamais une boucle, même chez des individus très âgés (Reinartz et Popp 1987). Autrement dit, l'exploration du milieu par le système racinaire composé de racines plagiotropes, ne permet pas de revenir dans une zone explorée par le passé. Ce retour en

arrière est néanmoins rendu possible en sous-bois par l'émission de nouveaux collets associés à l'émission de nouveaux pivots et à un retour à la symétrie radiale. Cette capacité peut présenter des avantages importants dans des milieux où les zones éclairées sont changeantes tels que le sous-bois. *Cornus sericea* qui présente une bonne survie en sous-bois et qui possède aussi la capacité de "migrer" dans le sous-bois met également en place des pivots et souches multiples (Charles-Dominique *et al.* 2010).

La sélection des drageons a lieu très tôt au cours de leur développement individuel, quand le premier module émerge et souvent, la première année de son développement est décisive. Les zones morphogénétiques placées dans des conditions ombragées portent un ensemble d'axes nécrosés qui sont autant de tentatives de développer un drageon. Cette sélection très précoce au cours du développement des unités structurelles conservées se retrouve chez *Rhamnus cathartica* L. (Chap. III) : les nouveaux complexes ramifiés, chez cette espèce, sont aussi sélectionnés dès l'émission de leur premier module. Ce même comportement se retrouve dans une moindre mesure aux niveaux d'organisations inférieurs de la plante : plus le niveau d'organisation est petit et plus le développement semble déterminé de manière endogène.

Les points de départ de chaque unité structurelle de la plante sont les lieux (et définissent par voie de conséquence le rythme) de sélection de la structure de la plante. Une fois que le développement de l'unité est enclenché, celui-ci se poursuit souvent jusqu'à son établissement complet. Ce constat renforce la conception de la plante selon les deux plans hiérarchique et polyarchique (Edelin 1991) : le plan hiérarchique reflète l'établissement d'une hiérarchie entre les axes du système, le plan polyarchique l'indépendance entre les différents éléments constitutifs. Au cours de l'édification de cette espèce, nous pouvons voir l'existence de ces plans selon les trois niveaux d'organisation de la plante. Chaque point de départ d'une nouvelle unité correspond au lieu où peut se déclencher soit une phase hiérarchique, soit une phase polyarchique. Ces points sont donc cruciaux à comprendre car ils définissent les types de réponse de la plante en même temps que leur ampleur et leur rythme. Ces rythmes d'après Valladares *et al.* (2007) sont des paramètres essentiels à cerner car les réponses plastiques de la plantes doivent être adaptées au rythme de perturbations pour qu'elles confèrent un avantage à la plante.

CONCLUSION

Au cours de cette étude, nous avons pu identifier chez l'appareil caulinaire de *Zanthoxylum americanum* trois niveaux d'organisation (ou unités structurelles emboîtées) : le module, le complexe ramifié et la série de complexes. Chaque unité se répète pour former le niveau d'organisation suivant selon des règles morphologiques qui lui sont propres. Les propriétés des axes évoluent au sein de chacune de ces unités selon des patrons conservés, qui une fois identifiés, permettent de raffiner l'analyse de la plasticité phénotypique et de révéler efficacement les comportements de la plante associés à l'environnement lumineux.

En milieu ouvert, la plante présente un mode de développement équivalent dans toutes les directions et possède donc une symétrie d'ensemble radiale. Chaque potentialité de mise en place de nouvelles structures est

exploitée par la plante : toutes les zones morphogènes sur les racines donnent naissance à des séries de complexes composés par plusieurs complexes ramifiés, eux-mêmes constitués par un grand nombre de modules. Ces modules possèdent des diamètres, longueurs, nombres de feuilles importants et sont très ramifiés. En sous-bois, une partie des potentialités de mise en place des structures n'est pas exploitée. Les drageons ne se développent que dans les zones les plus ensoleillées conduisant la plante à présenter une symétrie bilatérale orientée dans la direction de la lisière ou de trouées dans la canopée. Avant d'atteindre cette zone, chacune des unités structurelles de la plante est modifiée : les drageons ne supportent généralement qu'un complexe ramifié unique composé d'un très faible nombre de modules. Chaque module se développe très lentement et possèdent des propriétés de croissance et de ramification très diminuées par rapport à celles exprimées en milieu ouvert.

Les traits exprimés par les plantes en pleine lumière sont fréquemment associés à des caractéristiques permettant aux plantes une prolifération rapide tandis que ceux exprimés en sous-bois correspondraient d'avantage à des traits permettant la survie et l'exploration latérale. Cette étude a donc permis d'identifier des variations architecturales à différents niveaux d'organisation qui peuvent permettre de formuler de nombreuses hypothèses concernant la compétition de l'espèce et son caractère envahissant. Les différentes variations plastiques identifiées au sein de la structure sont autant de traits susceptibles d'expliquer le comportement différentiel des espèces dans leur environnement et donc d'interpréter les mécanismes responsables de leur répartition. Il serait donc intéressant d'approfondir la réflexion concernant ces niveaux d'organisation en analysant l'impact de la plasticité de ces différentes unités sur la dynamique de leurs populations.

LITTÉRATURE CITEE

- Alpert P, Bone E, Holzapfel C. 2000.** Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **3**: 52–66.
- Baker HG. 1965.** Characteristics and modes of origin of weeds. In: Baker HG, Stebbins GL, eds. *The genetics of colonizing species*. New York: Academic Press, 147-169.
- Bancillon-Rossignol L, Bompar J-L, Combes D, Ducreux G, Espagnac H, Favre J-M, Neville P, Roux J. 1995.** Regards sur la morphogenèse végétale au travers de l'œuvre de René Nozzeran, Condé-sur-Noireau: Corlet.
- Barthélémy D. 1991.** Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. *Acta Biotheoretica* **39**: 309-323.
- Barthélémy D, Caraglio Y. 2007.** Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of botany* **99**: 375-407.
- Barthélémy D, Edelin C, Hallé F. 1989.** Some architectural aspects of tree ageing. *Annales des Sciences Forestières* **46**: 194s-198s.
- Beaudet M, Messier C. 1998.** Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple, and beech

- seedlings growing under a natural light gradient. *Canadian Journal of Forest Research* **28**: 1007-1015.
- Benjamin K, Domon G, Bouchard A. 2005.** Vegetation composition and succession of abandoned farmland: effects of ecological, historical and spatial factors. *Landscape Ecology* **20**: 627-647.
- de Blois S, Domon G, Bouchard A. 2001.** Environmental, historical, and contextual determinants of vegetation cover: a landscape perspective. *Landscape Ecology* **16**: 421-436.
- de Blois S, Domon G, Bouchard A. 2002.** Factors affecting plant species distribution in hedgerows of southern Quebec. *Biological Conservation* **105**: 355-367.
- Bowman AW, Azzalini A. 1997.** *Applied smoothing techniques for data analysis: the Kernel approach with S-Plus illustrations*, Oxford: Oxford University Press.
- Charles-Dominique T, Edelin C, Bouchard A. 2010.** Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub of Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy. *Annals of botany* **105**: 205-220.
- Claridge K, Franklin SB. 2002.** Compensation and plasticity in an invasive plant species. *Biological Invasions* **4**: 339-347.
- Closset-Kopp D, Chabrierie O, Bertille V, Delachapelle H, Decocq G. 2007.** When Oskar meets Alice: Does a lack of trade-off in *r/K*-strategies make *Prunus serotina* a successful invader of European forests? *Forest Ecology and Management* **247**: 120-130.
- Cogliastro A, Benjamin K, Bouchard A. 2006.** Effects of full and partial clearing, with and without herbicide, on weed cover, light availability, and establishment success of white ash on shrub communities of abandoned pastureland in southwestern Quebec, Canada. *New forests* **32**: 197-210.
- Coleman JS, McConnaughay KDM, Ackerly DD. 1994.** Interpreting phenotypic variation in plants. *Tree* **9**: 187-191.
- Edelin C. 1984.** *L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie Tropicale*. PhD Thesis, Université Montpellier II, France.
- Edelin C. 1990.** The monopodial architecture: the case of some tree species from tropical Asia. *Forest Research Institute Malaysia Research Pamphlet* **105**: 1-222.
- Edelin C. 1991.** Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux : le concept de plan d'organisation. *Naturalia monspeliensa* 127-154.
- Environment Canada. 2001.** National climate data and information archive. Canadian normals or averages 1971-2000. [Accessed 5 April 2011]. Available: http://climate.weatheroffice.gc.ca/climate_normals/index_e.html
- Frazer GW, Canham CD, Lertzman KP. 1999.** *Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation.*, Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies Millbrook, New York.
- Globensky Y. 1987.** Région de Huntingdon. Ministère de l'énergie et des ressources, Québec, Rapport géologique 198, 53p., 1 carte (n° 1964) à 1/63360 (=31 G/01).
- Goodwin BJ, Mc Allister AJ, Fahrig L. 1999.** Predicting invasiveness of plant species based on biological information. *Conservation Biology* **13**: 422-426.
- Grosfeld J, Barthélémy D, Brion C. 1999.** Architectural variations of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (Araucariaceae) in its natural habitat. *The evolution of plant architecture*. Kurmann MH and H. AR, Kew: Royal Botanic Gardens: 109-122.
- Hale BW. 2004.** Conservation in temperate river-floodplain forests: a comparative analysis of the lower Wisconsin state riverway and the middle Elbe biosphere reserve. PhD thesis, University of Wisconsin, Madison.
- Hallé F, Oldeman RAA. 1970.** *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*, Paris: Masson.
- Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB. 1978.** *Tropical trees and forests - An architectural analysis*, Berlin, Springer.
- Heuret P, Barthélémy D, Nicolini E, Atger C. 2000.** Analyse des composantes de la croissance en hauteur et de la formation du tronc chez le chêne sessile, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Fagaceae) en sylviculture dynamique. *Canadian Journal of Botany* **78**: 361-373.
- Johnson RS, Lakso AN. 1986.** Carbon balance model of a growing apple shoot. II. Simulated effects of light and temperature on long and short shoots. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **111**: 164-169.
- Immel DL. 2001.** Common Prickly Ash *Zanthoxylum americanum* P. Mill. United States Department of Agriculture Plant Guide. National Plant Data Center, Washington, DC.
- Knight KS, Kurylo JS, Endress AG, Stewart JR, Reich PB. 2007.** Ecology and ecosystem impacts of common buckthorn (*Rhamnus cathartica*): a review. *Biological Invasions* **9**: 925-937.
- de Kroon H, Schieving F. 1991.** Resource allocation patterns as a function of clonal morphology: a general model applied to a foraging clonal plant. *Journal of Ecology* **79**: 519-530
- Lauri P-E, Kelner J-J. 2001.** Shoot type demography and dry matter partitioning: a morphometric approach in apple (*Malus x domestica*). *Canadian Journal of Botany* **79**: 1270-1273.
- Meilleur A, Bouchard A, Bergeron Y. 1992.** The use of the understory species as indicators of landform ecosystem type in heavily disturbed forest: an evaluation in the Haut-Saint-Laurent, Quebec. *Végétation* **102**: 13-32.
- Meilleur A, Véronneau H, Bouchard A. 1994.** Shrub communities as inhibitors of succession in southern Quebec. *Environmental Management* **18**: 907-921.

- Meilleur A, Véronneau H, Bouchard A. 1997.** Shrub propagation techniques for biological control of invading tree species. *Environmental management* **21**: 433-442.
- Mercier C, Brisson J, Bouchard A. 1999.** Demographic colonization in a 20-year-old right-of-way. *Environmental Management* **28**: 777-787.
- Messier C, Parent S, Bergeron Y. 1998.** Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *Journal of Vegetation Science* **9**: 511-520.
- Nozeran R. 1978.** Réflexions sur les enchaînements de fonctionnements au cours du cycle des végétaux supérieurs. *Bulletin de la Société Botanique de France* **125**: 263-280.
- Nozeran R. 1986.** Le mouvement morphogénétique spécialement chez les végétaux supérieurs pérennes. *Naturalia monspeliensa* 415-430.
- Paquette A, Bouchard A, Cogliastro A. 2007.** A less restrictive technique for the estimation of understory light under variable weather conditions. *Forest Ecology and Management* **242**: 800-804.
- Parent S, Messier C. 1996.** A simple and efficient method to estimate microsite light availability under a forest canopy. *Canadian Journal of Forest Research* **26**: 151-154.
- Predick KI, Turner MG. 2008.** Landscape configuration and flood frequency influence invasive shrubs in floodplain forests of the Wisconsin River (USA). *Journal of Ecology* **96**: 91-102.
- Pyšek P. 1995.** On the terminology used in plant invasion studies. *Plant Invasions - General Aspects and Special Problems*. Pyšek P, Prach K, Rejmánek M and Wade M. Amsterdam, The Netherlands, SPB Academic publishing: 71-81.
- Pyšek P, Richardson DM. 2007.** Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? In: Nentwig W, ed. *Biological invasions, Ecological studies*. Berlin and Heidelberg: Springer-Verlag, 97-126.
- Rauh W. 1939.** Über Gesetzmäßigkeit der Verzweigung und deren Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. *Mitteilungen der deutschen dendrologischen Gesellschaft* **52**: 86-111.
- Reinartz JA, Popp JW. 1987.** Structures of clones of northern prickly ash (*Zanthoxylum americanum*). *American Journal of Botany*, **74**, 415-428.
- Sharma GP, Raghubanshi AS, Singh JS. 2005.** *Lantana* invasion: an overview. *Weed Biology and Management* **5**: 157-165.
- Silvertown JW. 1982.** Introduction to Plant Population Ecology. Longman, London.
- Simberloff D. 2010.** Invasive species. *Conservation biology for all*. Sohdi NJ, Ehrlich PR. Oxford, Oxford University Press: 131-152.
- Theoharides KA, Dukes JS. 2007.** Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytologist* **176**: 256-273.
- Tomlinson PB, Esler AE. 1973.** Establishment growth in woody monocotyledons native to New Zealand. *Principes* **19**: 83-99.
- Valladares F, Gianoli E, Gomez JM. 2007.** Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New phytologist* **176**: 749-763.
- Williamson MH, Fitter A. 1996.** The characteristics of successful invaders. *Biological Conservation* **78**: 163-170.
- Wisconsin State Herbarium. 2007.** Taxon *Zanthoxylum americanum*. Wisconsin Botanical Information System, Wisconsin State Herbarium, Madison, WI.
- Wright SD, McConnaughay KDM. 2002.** Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. *Plant Species Biology* **17**: 119-131.
- Young SG, Bowman AW. 1995.** Nonparametric analysis of covariance. *Biometrics* **51**: 920-931.

Etude des relations entre ontogenèse, plasticité architecturale des buissons et dynamique de leur population

T Charles-Dominique^{1,2}, C Edelin^{1,2}, J Brisson³ and A Bouchard³

¹Université Montpellier 2, UMR AMAP, Montpellier, F-34000 France, ²CNRS, UMR AMAP, Montpellier, F-34000 France and ³Institut de recherche en biologie végétale, Université de Montréal 4101 est, rue Sherbrooke, Montréal (Québec) H1X 2B2, Canada

Contexte et objectifs La déprise agricole en Amérique du Nord et en Europe a entraîné le développement de communautés buissonnantes qui transforment les paysages. Le fonctionnement de ces communautés buissonnantes, encore mal connu, justifie l'étude des propriétés biologiques des buissons qui expliquent la dynamique de leur population et de leur déterminisme environnemental.

Méthode La dynamique des populations se développant sur 35 sites a été décomposée en deux phases : établissement et prolifération. Les propriétés architecturales responsables de la prolifération des populations ont été identifiées parmi 29 variables architecturales. Enfin, le déterminisme environnemental de la phase d'établissement et des variations morphologiques responsables de la phase de prolifération a été analysé au travers d'une approche holistique incluant l'analyse des facteurs écologiques, historiques et spatiaux.

Résultats clés et conclusions L'analyse a permis d'identifier deux filtres environnementaux différents associés à chacune des deux phases de la dynamique des populations. La prise en compte de l'ontogenèse de ces plantes a permis d'extraire efficacement la plasticité phénotypique responsable de la prolifération et de la relier aux facteurs environnementaux. Les propriétés des organismes qui expliquent la prolifération de leur population sont principalement (i) des macro-caractères mesurables aux plus grands niveaux d'organisation de la plante et (ii) des trajectoires développementales.

Architecture végétale – Plasticité phénotypique – Buisson – Ecologie du paysage – Dynamique des populations – Etablissement – Prolifération– Ontogenèse – Partitionnement de la variation – MEM.

INTRODUCTION

Contexte général et objectifs

Pysek et Richardson réaffirment l'importance en 2007 de l'une des questions fondamentales en écologie :

“what syndrome of traits must it (the organism) possess to survive and flourish at a given locality ?”

Cette question a suscité des recherches nombreuses et fructueuses portant sur toutes les propriétés susceptibles d'expliquer le comportement écologique des espèces. Les traits physiologiques et architecturaux des espèces végétales font partie des facteurs reconnus pour contrôler les processus écosystémiques et leur étude est considérée comme l'une des voies les plus prometteuses pour cerner comment les propriétés de la végétation changent tout au long des gradients physiques (voir revue de Westoby et Wright 2006). Les traits architecturaux que nous pouvons observer et mesurer chez les plantes dépendent de déterminismes endogènes de l'espèce et de réponses à

l'environnement (voir revue de Barthélémy et Caraglio 2007). Il est donc évident que toute analyse concernant les traits architecturaux des espèces et leur implication dans la capacité des espèces à survivre et à se propager fera ressortir des réponses difficilement interprétables car multifactorielles. Chez beaucoup de plantes pérennes, à cause de contraintes méthodologiques, comme par exemple la difficulté de mener une approche expérimentale quand le temps de génération dépasse la décennie, nous ne disposons d'informations que sur le stade plantule. Cette connaissance basée presque uniquement sur les premiers stades de développement est gênante car elle limite notre compréhension de la plasticité phénotypique : le stade plantule a été montré comme étant le stade dont les capacités de réponses plastiques sont les plus faibles de tout le cycle de vie des plantes (Chaubert-Pereira *et al.* 2009 ; Coste *et al.* 2009 ; Taugourdeau *et al.* 2011). Afin de séparer les effets des différentes sources de variations morphologiques, il nous apparaît nécessaire : (i) de focaliser les analyses sur des traits associés avec la fitness ou au moins avec la performance des plantes (Hastwell et Panetta 2005; van Kleunen *et al.* 2010; Davidson *et al.* 2011) ; (ii) de prendre en compte l'ontogenèse des plantes étant donné

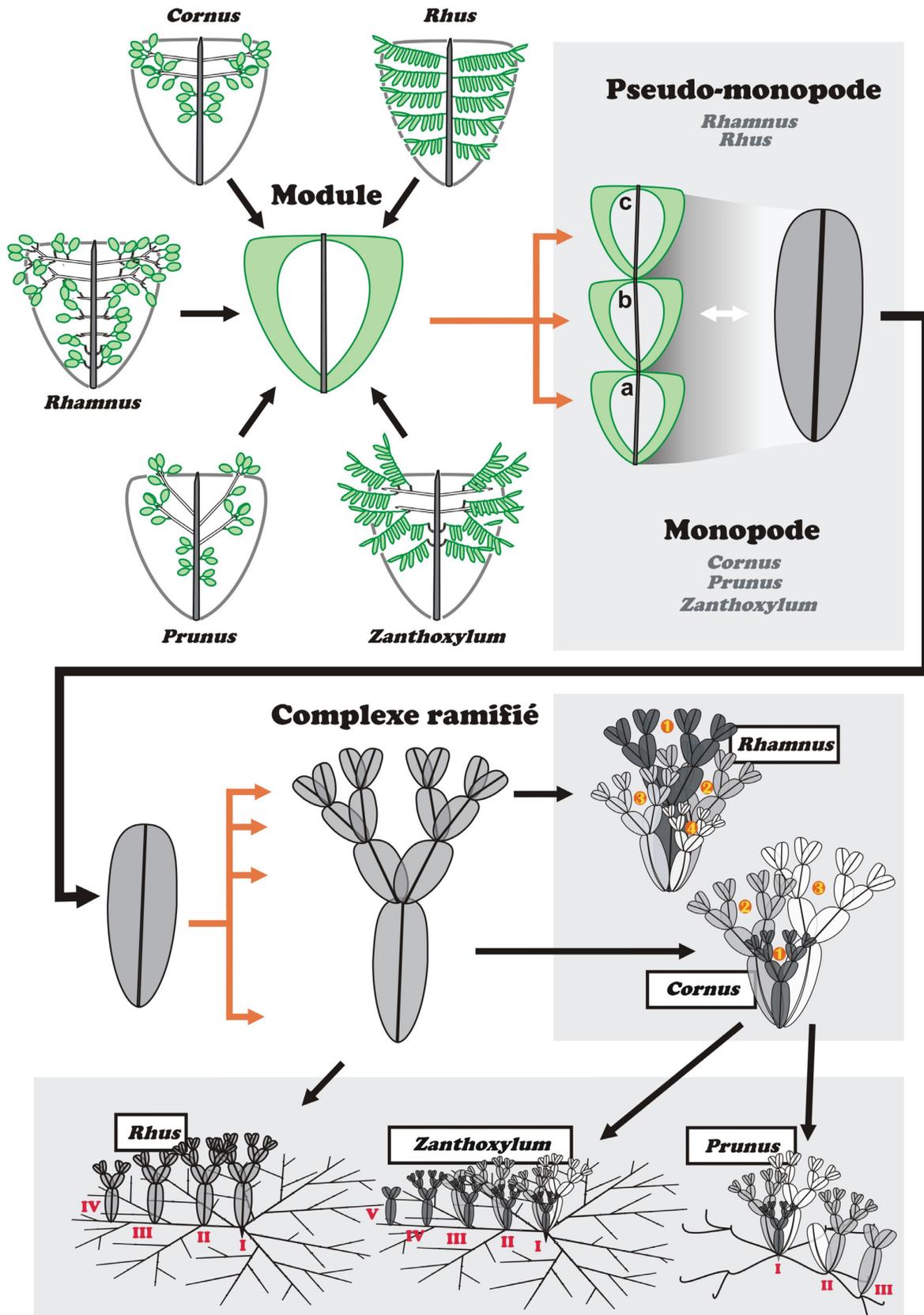


FIGURE 2 Structure consensuelle des buissons analysés: les lettres (a, b, c) identifient les modules successifs au sein d'un (pseudo)monopode ; les chiffres (1, 2, 3) identifient les complexes ramifiés se développant successivement sur la même souche ; les chiffres romains (I, II, III) identifient les structures portées par les différentes souches au sein de l'organisme.

qu'elle est très finement interconnectée avec la plasticité phénotypique (Grosfeld *et al.* 1999 ; Hill et Germino 2005); (iii) d'intégrer des traits provenant de différents niveaux d'organisation au sein de la plante (Barthélémy 1991 ; Charles-Dominique *et al.* 2010) ; (iv) de considérer les propriétés de la plante durant toute son ontogenèse afin de disposer d'informations concernant toutes les composantes morphologiques responsables de la compétition.

En Amérique du Nord, différents travaux ont été menés pour comprendre l'extension d'espèces buissonnantes qui sont en train de transformer profondément les paysages (Canham *et al.* 1998 ; Benjamin *et al.* 2005 ; Bartuszevige *et al.* 2006). Beaucoup d'entre elles sont des espèces natives présentes de manière naturellement contrôlée dans les forêts environnantes mais qui tendent à coloniser les milieux perturbés (pâturages et friches), en bloquant la succession végétale naturelle et en formant des populations quasiment monospécifiques (Meilleur *et al.* 1994). Ces communautés végétales sont destinées à s'accroître rapidement en raison de l'importance constatée de la déprise agricole depuis plusieurs décennies (Archer 1994 ; Cogliastro *et al.* 2006), rendant de plus en plus cruciales les recherches sur ce thème. L'objectif de cette étude est d'analyser la dynamique des populations de 5 espèces de buissons¹ se développant sur les friches du Haut-Saint-Laurent (Québec, Canada).

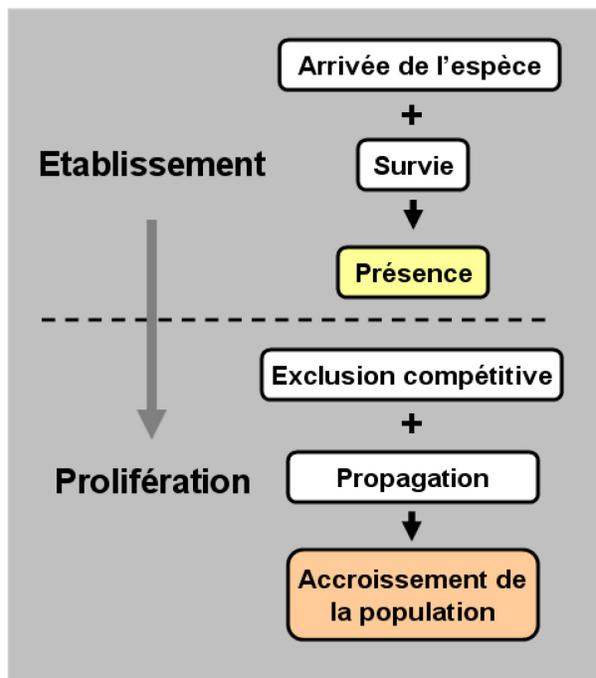


FIGURE 1 Phases de la dynamique d'invasion des espèces : la phase d'établissement est réalisée si des propagules arrivent sur un site et que les plantes qui en sont issues survivent sur le long terme. L'accomplissement de cette phase se manifeste par la présence de l'espèce sur le site. La phase de prolifération n'est réalisée que si les plantes ayant accompli la phase d'établissement arrivent à exclure les espèces présentes et à se propager. L'accomplissement de cette phase correspond à l'accroissement de la population des espèces.

¹ *Cornus sericea* L., Cornaceae ; *Prunus virginiana* L., Rosaceae ; *Rhamnus cathartica* L., Rhamnaceae ; *Rhus typhina* L., Anacardiaceae ; *Zanthoxylum americana* Mill., Rutaceae.

Nous décomposerons la dynamique des populations en deux phases (Fig. 1) : **la phase d'établissement** est réalisée lorsqu'une espèce s'implante de manière pérenne sur un site. La réalisation de cette phase implique l'arrivée de propagules sur un site et que la plante possède un ensemble d'adaptations lui permettant de germer et de survivre dans les conditions rencontrées. **La phase de prolifération** est réalisée lorsque la population de cette espèce s'accroît au cours du temps. La phase de prolifération implique de bonnes propriétés compétitives permettant l'exclusion compétitive des autres espèces présentes (nécessaire à l'implantation pérenne de l'espèce) et une capacité de propagation permettant de se répandre au sein du site et d'en coloniser de nouveaux.

Structure des buissons et sources de variabilités morphologiques

Les analyses précédentes (Chapitres III à V, Annexes A et B) ont fait ressortir que les espèces étudiées possèdent une structure qui peut se décomposer de la manière suivante (Fig. 2) : le niveau d'organisation élémentaire de la plante est le **module** constitué par un système d'axes hiérarchisé. Les propriétés du module varient d'une espèce à l'autre : par exemple *Rhus typhina* possède un module constitué d'une catégorie d'axe unique tandis que *Rhamnus cathartica* présente des modules constitués par quatre catégories d'axes. Les modules sont répétés sub-terminalement pour former un niveau d'organisation supérieur que nous appelons **pseudo-monopode** ou **monopode** selon que l'apex du module meure à chaque pas de temps ou qu'il reste vivant ; ce niveau d'organisation est à son tour répété sub-terminalement pour former un troisième niveau d'organisation : le **complexe ramifié** qui est un dichasium régulier composé de (pseudo-) monopodes. Ce dernier niveau d'organisation est enfin répété de manière basitone pour constituer la **plante entière**. Des variations interspécifiques à chaque niveau d'organisation permettent d'expliquer le profil architectural de chaque espèce.

Les propriétés des axes évoluent de manière prédictible au sein des niveaux d'organisation. Cette transformation des propriétés des axes au cours de l'ontogenèse est une source de variabilité morphologique très importante chez les plantes (Nozeran *et al.* 1971 ; Barthélémy et Caraglio 2007). Elle doit donc être prise en compte si le but est de définir des comportements végétaux susceptibles d'expliquer le succès des espèces (Young *et al.* 2005). D'autre part, bien que l'implication de la plasticité phénotypique dans le caractère envahissant des plantes soit au centre d'une littérature fournie (Schweitzer et Larson 1999 ; Richards *et al.* 2006 ; Muth et Pigliucci 2007 ; Funk 2008 ; Davidson *et al.* 2011), nous remarquons que très peu d'études discutent de l'implication pour la dynamique des populations de l'interaction entre l'ontogenèse des plantes et leur plasticité phénotypique (Hill et Germino 2005 ; Charles-Dominique *et al.* 2010 ; Taugourdeau *et al.* 2011). Au cours de cette étude, nous porterons notre analyse sur l'ontogenèse et sur la plasticité phénotypique de l'espèce et nous nous focaliserons plus particulièrement sur les variables plastiques qui ont un impact sur la prolifération des espèces.

La variabilité environnementale impliquée dans la dynamique des populations

Les communautés dans lesquelles évoluent les cinq espèces étudiées ont déjà été analysées en détail (Meilleur *et al.* 1992, 1997 ; Mercier *et al.* 1999 ; de Blois *et al.* 2001, 2002 ; Benjamin *et al.* 2005 ; Cogliastro *et al.* 2006 ; Paquette *et al.* 2007). Les déterminants environnementaux (abiotiques, biotiques et anthropiques) ont été hiérarchisés selon leur pouvoir explicatif de la répartition des communautés. Il ressort de ces analyses que la variable lumineuse est moins impliquée dans les patrons observés que des variables concernant l'utilisation des terres ou les propriétés du sol. Cependant, à l'échelle individuelle, nos analyses (chapitres III à V, Annexe B) font ressortir que la variable lumineuse est d'une importance capitale pour expliquer la compétition de ces plantes. Ces résultats suggèrent qu'au moins deux processus seraient impliqués dans la dynamique des populations et que chacun de ces processus aurait un déterminisme environnemental différent. Nous proposons ici comme hypothèse que la phase d'établissement posséderait un déterminisme basé sur les déterminants environnementaux identifiés dans les études précédentes (Benjamin *et al.* 2005), tandis que la phase de prolifération serait influencée majoritairement par la variable lumineuse.

Questions et hypothèses

Q1 Comment les variables environnementales déterminent-elles l'installation des buissons sur un site (Fig.3) ?

H1.1 - La lumière est peu ou pas impliquée dans la phase d'établissement des espèces.

H1.2 - L'utilisation des terres et les propriétés du sol sont plus impliquées dans cette phase.

Q2 Les stratégies de plasticité de ces buissons sont-elles reliées à la prolifération de leurs populations ?

H2 - La plasticité phénotypique individuelle est impliquée dans la phase de prolifération des populations.

Q3 L'ontogénèse de la plante est-elle un facteur explicatif de la dynamique des populations ?

H3- L'ontogénèse individuelle est impliquée dans la phase de prolifération des populations.

Q4 Quelles variables environnementales induisent les réponses plastiques de ces buissons ?

H4- La lumière joue un rôle majeur pour expliquer les variations plastiques possédant un impact sur la prolifération des populations.

MATERIEL

Sites d'étude

L'étude a été menée dans la Municipalité Régionale de Comté (MRC) du Haut-Saint-Laurent, située au sud ouest de la province de Québec (Canada). Cette région a un climat continental humide avec des précipitations annuelles de 975,8 mm (Environnement Canada 2007) et des températures moyennes de -7,4°C en janvier et 19,5°C en juillet. Le socle géologique régional est constitué de dolomie de Beekmantown et de grès de Potsdam. Plusieurs études ont permis d'identifier les déterminants anthropiques, biotiques et

abiotiques de la couverture végétale à l'échelle du paysage (de Blois *et al.* 2001, 2002 ; Cogliastro *et al.* 2006) et de faire émerger les facteurs impliqués dans la colonisation des arbres à l'échelle des populations (Meilleur *et al.* 1997 ; Mercier *et al.* 1999 ; Paquette *et al.* 2007). La description détaillée de la zone d'étude et des sites échantillonnés est présentée dans le chapitre II.

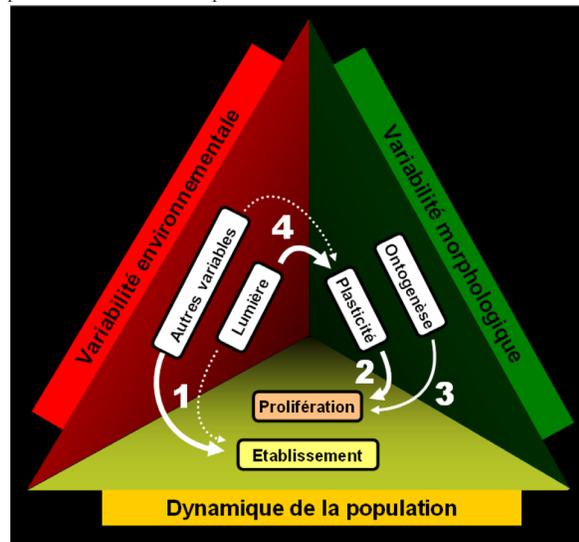


FIGURE 3 Hypothèses de l'étude : 1 La lumière n'est pas ou faiblement reliée à la phase d'établissement des buissons analysés ; 2 La plasticité phénotypique individuelle est impliquée dans la phase de prolifération des populations ; 3 L'ontogénèse individuelle est impliquée dans la phase de prolifération des populations ; 4 La lumière joue un rôle majeur pour expliquer les variations morphologiques qui ont un impact sur la prolifération des populations.

Pour toutes les analyses qui portent sur la **phase d'établissement**, nous avons travaillé sur une matrice de **présence/absence** des cinq espèces sur 35 sites sélectionnés après un échantillonnage stratifié représentatif du contexte écologique régional réalisé par Benjamin *et al.* (2005). Le travail sur des données de présence/absence nous permet de ne pas prendre en compte l'accroissement des espèces sur chaque site et de considérer uniquement leur succès d'établissement.

Pour toutes les analyses qui portent sur la **phase de prolifération**, nous avons travaillé sur des vecteurs d'**abondance** spécifique de chacune des cinq espèces. Dans un premier temps, nous avons sélectionné uniquement les sites qui correspondent à des sites morainiques car les buissons au cœur de l'analyse sont associés à ce type de dépôt géomorphologique (Meilleur *et al.* 1992 ; Benjamin *et al.* 2005). La répartition spatiale des sites sera présentée en résultat. Les abondances spécifiques par classes de recouvrement sont relevées pour les 25 sites sélectionnés. Les six classes de recouvrement suivantes ont été définies en s'inspirant de méthodes adaptées à l'estimation du recouvrement par les herbes (Marnotte 2002) :

[1] <1 % < [2] <2,5 % < [3] <5 % < [4] <10 % < [5] <25 % < [6]

L'estimation de ces classes de recouvrement a été effectuée par deux opérateurs indépendants. Lors de la construction des vecteurs, les sites sur lesquels l'espèce ne s'est pas développée sont exclus. Cette étape aboutit à la sélection de 9 à 21 sites selon l'espèce considérée. Cette procédure permet de minimiser la part de variation associée à la phase

TABLEAU 1		Descripteurs utilisés		
	Plante entière	Complexe ramifiés	(Pseudo-) monopodium	Module
Ontogéniques	Age	Rang du dernier complexe ramifié (si applicable)	Rang du dernier module	
Morphologiques	Hauteur	Hauteur	Longueur	Longueur
	Densité de complexes ramifiés	Nombre de (pseudo-) monopodia	Nombre de modules	Composition en catégories d'axes
		Densité de fleur		Nombre de feuilles
				Diamètre de la tige
				Nombre d'unités de croissance

d'établissement et de nous focaliser sur la phase de prolifération.

Variabilité morphologique

Les descripteurs présentés dans le tableau 1 ont été mesurés à chaque site sur les 3 individus les plus développés que nous ayons rencontrés et étant distants les uns des autres d'au moins 20 mètres pour éviter que leur environnement lumineux soient directement affectés par les mêmes événements (par exemple, présence d'un arbre). Les mesures effectuées sur les modules ont été réalisées à différentes positions à l'intérieur de la structure des plantes mais toujours aux mêmes rangs de module sur le complexe ramifié principal. A partir de ces mesures, nous définissons un premier ensemble de variables obtenues en effectuant la moyenne de toutes les mesures aux différents niveaux : cette procédure permet de se placer dans une situation où l'utilisateur ne cherche pas à calibrer ses mesures morphologiques en fonction de l'ontogenèse de la plante. Ces variables décrivent ce que nous appellerons **la plasticité simple (S)** (Fig. 4). Ici nous posons l'hypothèse

que les variations observées d'une population à la suivante sont reliées à l'environnement et non à des différences génétiques entre les populations. Dans un second temps, nous avons réalisé pour chaque espèce une droite de régression (tous sites et individus confondus) entre chaque variable (préalablement transformée pour obtenir une relation linéaire) et le rang du module mesuré sur le complexe ramifié principal. Ces droites sont considérées par la suite comme le développement théorique de l'espèce dans les conditions moyennes de l'étude. Un deuxième ensemble de variables, est obtenu en moyennant pour chaque individu les résidus à partir des droites théoriques. Ces variables, si elles sont liées avec des variables environnementales, décrivent ce que nous appellerons **la plasticité calibrée (C)**. Nous parlons de calibration car cette procédure vise à extraire la variation ontogénique des mesures réalisées. Enfin pour chaque site et chaque individu nous calculons la droite de régression entre les variables morphologiques et le rang du module. Les pentes des droites de régression sont conservées pour chaque individu et constituent le dernier ensemble de variables qui décrivent **la plasticité ontogénique (O)**. Cet ensemble de variable correspond à la

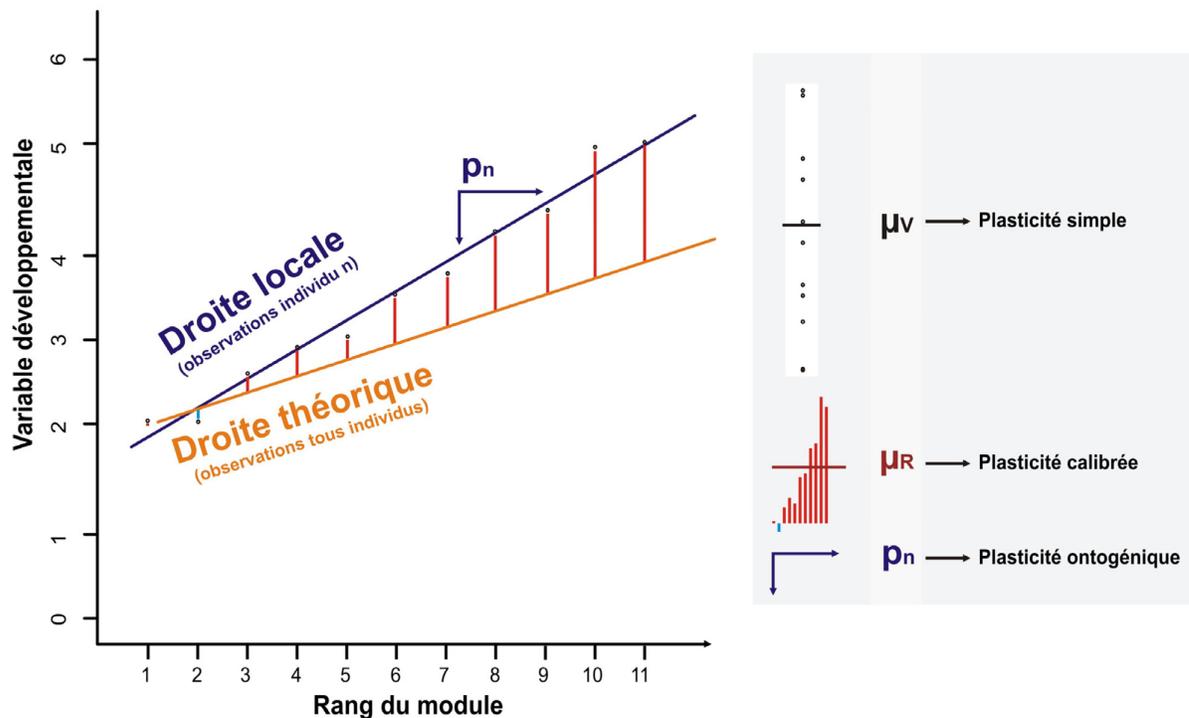


FIGURE 4 Plasticités simple, calibrée et ontogénique : à partir des mesures réalisées sur les différents modules du complexe ramifié principal de chaque individu, trois valeurs sont calculées. μ_v est la moyenne des mesures pour chaque site : cette mesure est un descripteur de plasticité simple (ne prenant pas en compte l'ontogenèse des plantes). μ_R est la moyenne des résidus par rapport à la droite de régression réalisée à partir des valeurs de tous les individus (de tous les sites). Cette étape permet de retirer une part développementale à la mesure et permet donc d'estimer ce que nous appellerons la plasticité calibrée. p_n est la pente de la droite de régression réalisée à partir des valeurs de l'individu mesuré. Cette variable représente la vitesse d'évolution d'un paramètre au cours de l'ontogenèse et permet d'estimer ce que nous appellerons la plasticité ontogénique.

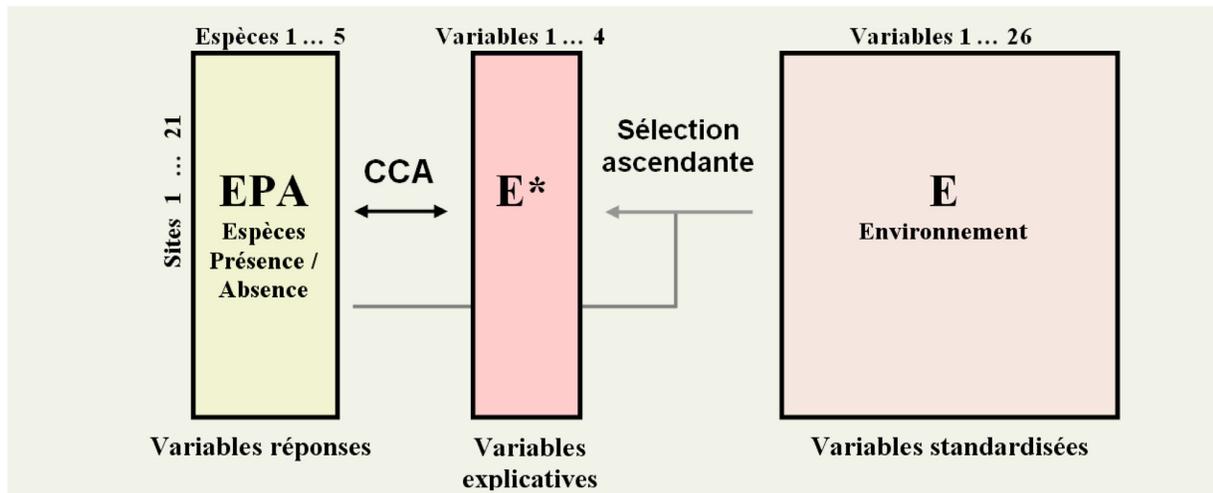


FIGURE 5 Schéma de la procédure suivie pour analyser la phase d'établissement : une sélection progressive des variables ascendante en analyse de redondance est appliquée sur la matrice environnementale ; La matrice [E*] regroupe les variables ainsi sélectionnées ; Une analyse canonique des correspondances est réalisée en utilisant comme matrice explicative la matrice [E] et comme matrice réponse la matrice de présence/absence des espèces. Un test par permutation est réalisé en fin d'analyse sur l'analyse canonique des correspondances (CCA).

vitesse d'augmentation ou de diminution des propriétés morphologiques au cours de l'ontogenèse. Plusieurs travaux préalables montrent que cette vitesse peut être modifiée en réponse à des stimuli environnementaux (Grosfeld *et al.* 1999 ; Charles-Dominique *et al.* 2010).

Les données mesurées sur les 3 individus de chaque site sont enfin moyennées pour obtenir la matrice finale présentant une seule valeur morphologique par site et par variable.

Variabilité environnementale

Les variables environnementales proviennent en majeure partie des analyses réalisées par Karyne Benjamin au cours

de sa thèse de doctorat (Benjamin 2006). Ces variables peuvent être décomposées en variables spatiales, biotiques et anthropiques. Les variables fournies concernent : le type de dépôt géomorphologique, les propriétés du sol (pH, pierrosité, drainage, pente...), la forme des sites (aire, périmètre, indices de forme...), la strate végétale dominante, la matrice (forestière, agricole) autour du site, l'ouverture de la canopée (mesurée en 2003), les types de perturbations subies par le site, la durée de ces perturbations et enfin le temps depuis perturbation. Nous avons ajouté à ces mesures de nouvelles mesures de lumières estimées par le logiciel GLA 2 d'après photos hémisphériques (centrées sur les individus mesurés) et les coordonnées GPS de chacun des sites.

ANALYSES STATISTIQUES

Analyse de la phase d'établissement

Les variables environnementales qui permettent le mieux d'expliquer la présence des 5 espèces sur les 35 sites sont sélectionnées. Leurs effets propres et combinés sur la répartition des espèces sont analysés à l'aide d'une analyse canonique des correspondances. Cette analyse a fait intervenir les étapes suivantes (Fig. 5) :

- 1 - La matrice [E] comprenant les variables explicatives environnementales a été standardisée pour que toutes les variables soient dimensionnellement homogènes.
- 2 - La normalité des résidus (après analyse des correspondances entre [EPA] et [E]) est vérifiée par des tests de Shapiro (H_0 = normalité de la distribution ; seuil $\alpha = 0,1$; Royston 1995).
- 3 - Une procédure de sélection des variables ascendante en CCA est appliquée tel que décrit dans Borcard *et al.* 2011 et en utilisant comme seuils d'arrêt un seuil α de 0,05 ou un R^2 ajusté maximal correspondant à celui de la CCA avec toutes les variables explicatives [E] (Blanchet *et al.* 2008). La matrice construite à partir des variables sélectionnées est appelée [E*].
- 4 - Les VIF (Variance Inflation Factor) sont observés pour vérifier qu'il ne reste pas de colinéarité dans la matrice [E*] :

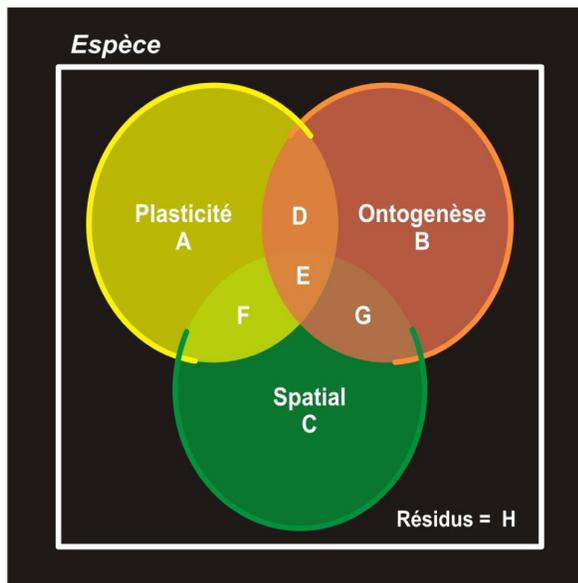


FIGURE 6 Diagramme de Venn représentant l'impact des trois sources de variabilité analysées sur la prolifération des populations : la fraction A représente la part expliquée uniquement par la plasticité architecturale individuelle, la fraction B celle de l'ontogenèse individuelle et la fraction C correspondrait à une structuration spatiale qui ne serait ni expliquée par la plasticité architecturale ni par les propriétés ontogéniques des individus. Les fractions D, F, G et E sont les fractions expliquées conjointement par les 3 sources et nous renseignent sur la qualité de la discrimination effectuée lors de l'analyse. La fraction H correspond à la part de variation de la prolifération des populations non expliquée par notre modèle.

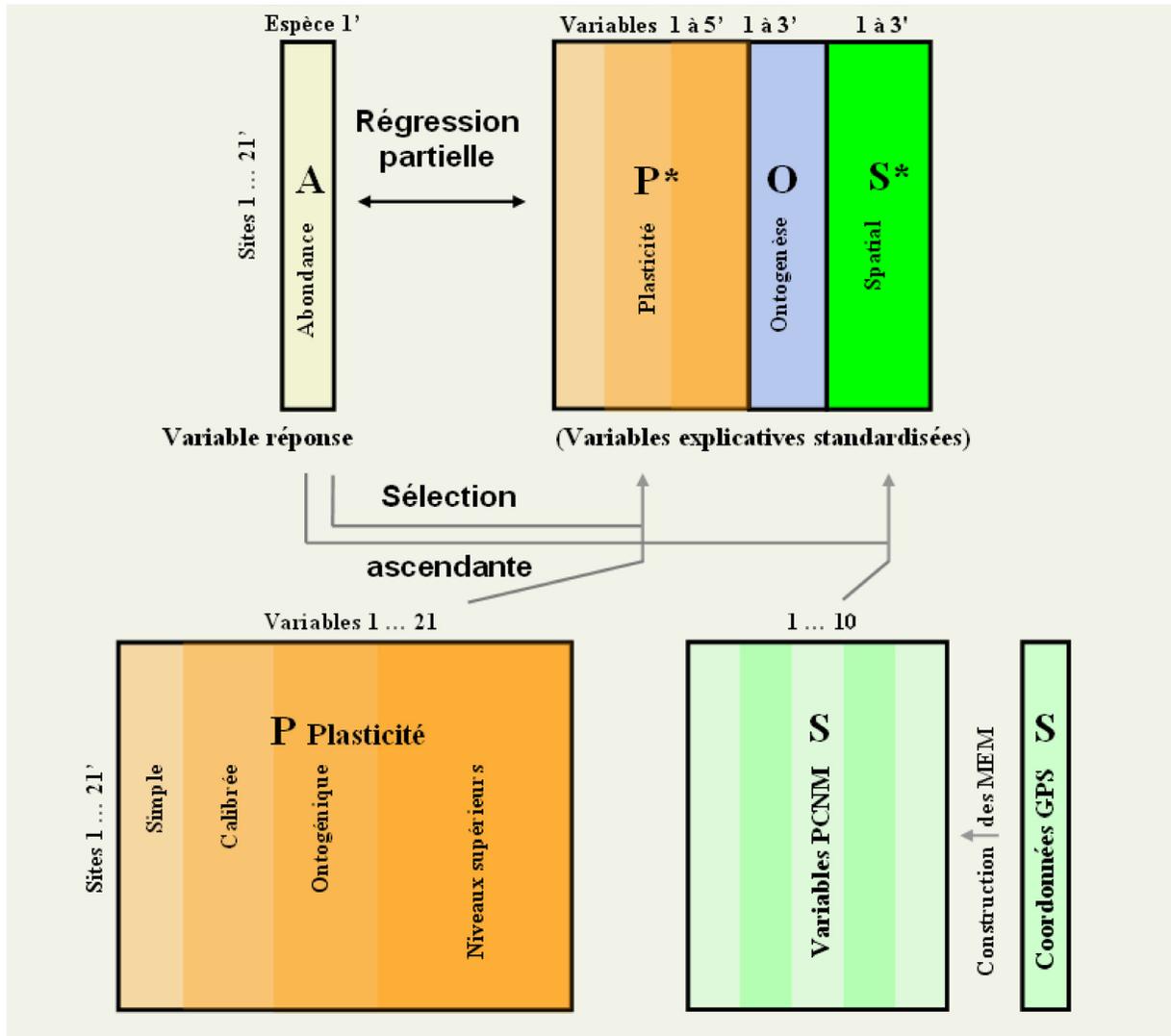


FIGURE 7 Schéma de la procédure suivie pour analyser les relations entre ontogénèse, plasticité et prolifération de l'espèce : à partir des coordonnées GPS, un ensemble de variables MEM est généré dans la sous-matrice [S] ; une sélection progressive des variables ascendante en régression multiple est appliquée à la sous-matrice [S] et à la sous-matrice contenant les propriétés plastiques des espèces ; La matrice [P*OS*] regroupe les variables ainsi sélectionnées et les variables ontogéniques ; Plusieurs régressions partielles multiples sont réalisées en utilisant comme matrice explicative la matrice [P*OS*] et comme matrice réponse le vecteur d'abondance de chacune des espèces ; l'apostrophe est utilisée après les nombres de variables, nombre de site ou numéro d'espèce quand ceux-ci varient d'une espèce à l'autre : la valeur donnée est alors uniquement fournie à titre d'exemple.

seuls les VIF inférieurs à 10 sont acceptés (Fox et Monette 1992).

5 - Une analyse canonique des correspondances (CCA) est réalisée en utilisant comme variables réponses la matrice [EPA] et comme variables explicatives la matrice [E*].

6 - Un test global de la relation canonique entre les deux matrices est réalisé par permutation (anova.cca{vegan} sous R ; d'après Legendre et Legendre 1998).

7 - La significativité des axes canoniques est testée par permutation (Borcard *et al.* 2011).

8 - Les résultats du processus de sélection ascendante ainsi que les résultats de l'analyse canonique des correspondances sont présentés dans la partie résultat.

Analyse de la phase de prolifération

Parts expliquées par la plasticité phénotypique et par l'ontogénèse des buissons dans la prolifération de leur population.

Cette analyse a été menée afin de révéler un effet des variables plastiques et ontogéniques sur la prolifération de chacune des cinq espèces. Nous avons analysé l'impact de trois sources de variations sur la prolifération des espèces au sein du paysage (Fig. 6) : la première source analysée est la plasticité architecturale des plantes, la seconde celle de l'ontogénèse et la troisième correspondrait à une structuration spatiale des populations entre elles, qui ne serait ni expliquée par la plasticité architecturale ni par les propriétés ontogéniques

des individus. La présence de ce type de structuration spatiale indépendante des deux sources de variabilité étudiées témoignerait de la nécessité de mener des analyses complémentaires afin d'identifier les propriétés biologiques responsables de cette partie de la variation. Cette analyse a fait intervenir les étapes suivantes (Fig. 7) :

1 - Les matrices [P] et [O] comprenant les variables explicatives plastiques et ontogéniques ont été transformées : la racine carrée a été appliquée pour presque toutes les variables (variables associées au nombre de feuilles non transformées) afin d'obtenir la linéarité des résidus (Shapiro-Wilk après régression multiple ; H_0 = normalité de la distribution ; seuil $\alpha = 0,1$).

2 - Détendage des données de la matrice réponse : un modèle linéaire est calculé entre les données d'espèce et les données spatiales avant transformation. Les résidus sont conservés et remplacent par la suite la matrice réponse dans l'analyse. Cette étape permet de retirer une potentielle tendance linéaire dans les données (processus dont l'échelle d'observation est trop grande par rapport à la zone d'étude ; Legendre et Legendre 1998).

3 - Construction des fonctions spatiales MEM à partir des distances géographiques entre les 25 sites et conservation de celles qui possèdent un I de Moran supérieur à celui de l'espérance du I de Moran (Borcard *et al.* 2011).

4 - Toutes les variables explicatives ont ensuite été standardisées afin qu'elles soient dimensionnellement homogènes.

5 - Une procédure de sélection ascendante des variables par régression multiple est appliquée telle que décrite dans Borcard *et al.* (2011) sur les sous-matrices [P] et [S]

et en utilisant comme seuils d'arrêt un seuil α de 0,05. La sous-matrice O est conservée en l'état car elle contient peu de variables, cependant les VIF sont vérifiés avant de continuer l'analyse.

6 - Une régression partielle est appliquée en utilisant deux ou trois partitions (dépendamment si les trois sous-matrices sont toujours représentées ou non après le processus de sélection des variables) et ayant pour matrice réponse le vecteur obtenu en 2.

7 - Des tests par permutation sont effectués sur les différentes fractions testables du partitionnement.

8 - Les résultats du processus de sélection ascendante des variables ainsi que les résultats de la régression partielle sont présentés dans la partie résultat.

9 - Cette procédure est répétée pour chaque espèce.

Relations entre l'environnement et les variables morphologiques explicatives de la prolifération des buissons

Cette analyse a été menée afin d'identifier les variables explicatives des modifications morphologiques observées. La matrice explicative [E] est analysée après sélection des variables par régression multiple avec pour matrice réponse les variables morphologiques plastiques [P*] identifiées au cours de l'analyse précédente. Cette analyse a fait intervenir les étapes suivantes (Fig. 8) :

1 - La matrice [E] comprenant les variables explicatives environnementales a été standardisée par colonne pour que toutes les variables soient dimensionnellement homogènes.

2 - La normalité des résidus (après régression multiple entre [E] et [P*]) est vérifiée par des tests de Shapiro (H_0 = normalité de la distribution ; seuil $\alpha = 0,1$).

3 - Une procédure de sélection ascendante des variables par régression multiple est appliquée telle que décrite

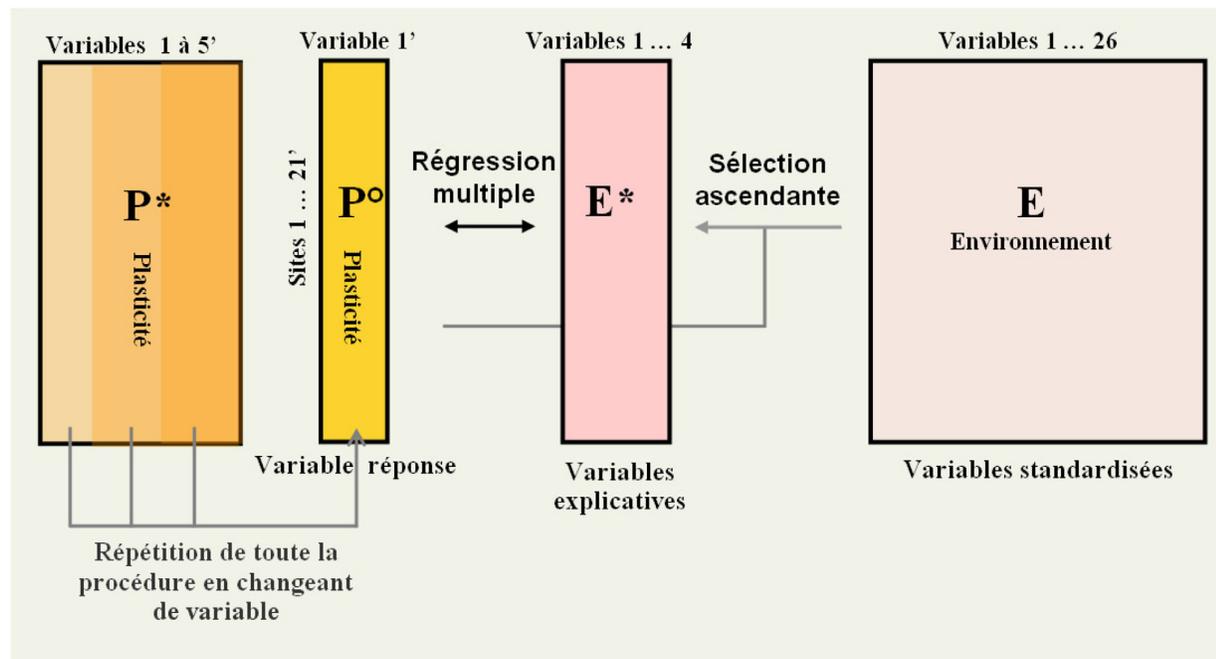


FIGURE 8 Schéma de la procédure suivie pour analyser les relations entre variables plastiques et variables environnementales : une sélection progressive de variables ascendante en régression multiple est appliquée sur la matrice environnementale ; La matrice [E*] regroupe les variables ainsi sélectionnées ; une régression multiple est réalisée en utilisant la matrice [E*] comme matrice explicative et chacune des variables plastiques identifiées précédemment comme ayant un impact sur la prolifération des populations comme variable réponse ; l'apostrophe est utilisée après les nombres de variables, nombre de site ou numéro d'espèce quand ceux-ci varient d'une espèce à l'autre : la valeur donnée est alors uniquement fournie à titre d'exemple.

VI - Analyse des relations entre stratégies architecturales et dynamique des populations

TABLEAU 3 Résultats de l'analyse canonique des correspondances entre les données de présence/absence des espèces et les variables environnementales : la significativité des axes canoniques est testé par permutation (Borcard *et al.* 2011 ; 1000 permutations) ; chaque axe canonique est suivi des étoiles de significativité (0<***≤0.001<**≤0.01<*≤0.05 <ns)

	Canonical axes			Non-canonical axes		
	CCA1**	CCA2**	CCA3'	CA1	CA2	CA3
Eigenvalue	0,1538	0,0573	0,0072	0,2497	0,1664	0,0933
Proportion explained	0,1938	0,0722	0,0091	0,3109	0,2096	0,1176
<i>Normalized eigenvectors</i>						
<i>Rhus typhina</i>	1,1608	-0,2945	-0,0320	1,5077	0,3154	-0,0454
<i>Prunus virginiana</i>	0,0772	0,3974	-0,1234	-0,1802	-0,3117	0,5710
<i>Zanthoxylum americanum</i>	0,0400	0,2217	0,0679	-0,2196	-0,2883	-0,4569
<i>Cornus stolonifera</i>	-0,3277	-0,2253	-0,0629	-0,3027	0,5528	0,0202
<i>Rhamnus cathartica</i>	-0,0866	-0,0452	0,1042	0,1376	-0,3617	0,0463
<i>Site scores</i>						
1	-0,7306	0,7382	-3,8050	-0,0597	-0,8012	2,3537
2	1,1231	0,1889	-1,2868	0,3447	0,4268	0,4061
3	-0,4830	1,5207	-0,4960	-0,9604	-0,0917	0,5892
4	-0,8114	-0,2835	5,0551	-0,5723	-0,3312	-1,2276
5	0,0662	3,3378	2,2538	-0,5354	-1,5104	0,6071
6	-0,4830	1,5207	-0,4960	-0,0517	-0,0335	0,0865
7	-0,4562	2,2904	-5,4878	-0,4285	0,4863	0,0824
8	2,4147	-0,6861	6,4867	0,6815	0,1425	-1,1742
9	-0,8114	-0,2835	5,0551	-0,9699	-0,1271	-1,0909
10	-0,1518	1,5400	11,9552	0,2905	-2,0143	-2,3307
11	1,1231	0,1889	-1,2868	0,5674	0,3125	0,3295
12	-0,4830	1,5207	-0,4960	-0,1016	-0,5325	0,2938
13	-1,3469	-2,3594	2,8671	0,0900	0,1932	0,3590
14	-0,8114	-0,2835	5,0551	-0,1272	-0,8969	-1,2585
15	1,1231	0,1889	-1,2868	0,4423	0,9013	0,1823
16	-2,1305	-3,9306	-8,7452	-0,8345	2,6209	0,3527
17	-0,4830	1,5207	-0,4960	-0,0802	-0,3186	0,2050
18	3,4921	-2,9634	5,0146	3,7595	-0,5204	0,0072
19	-0,4830	1,5207	-0,4960	-0,1016	-0,5325	0,2938
20	7,5476	-5,1384	-4,4502	3,0218	1,0084	-0,0420
21	-2,1305	-3,9306	-8,7452	-0,8202	2,7635	0,2935
22	-0,4830	1,5207	-0,4960	-0,1656	-1,1741	0,5604
23	-1,3469	-2,3594	2,8671	0,0722	0,0150	0,4331
24	1,1231	0,1889	-1,2868	-1,3514	-0,4510	0,0188
25	-0,4830	1,5207	-0,4960	-0,6724	-0,3894	0,5445
26	-0,4830	1,5207	-0,4960	-0,1158	-0,6751	0,3531
27	1,2784	-1,4972	2,6788	1,6090	0,4099	-1,3574
29	-2,1305	-3,9306	-8,7452	-0,7704	3,2625	0,0861
30	-0,9354	-0,0311	0,3430	-0,6517	0,2353	-2,2629
31	-0,9354	-0,0311	0,3430	-0,6019	0,7343	-2,4703
32	-2,1305	-3,9306	-8,7452	-0,8202	2,7635	0,2935
33	-1,3469	-2,3594	2,8671	0,0580	-0,1276	0,4923
34	1,3389	-0,7310	-3,9663	1,5393	0,2812	1,4882
35	-0,4830	1,5207	-0,4960	-1,1818	-0,8024	0,9643
Loam sableux argileux	0,7562	-0,3549	-0,5506			
Pente	0,6183	0,1867	0,7632			
Temps Aband	0,2544	0,9000	-0,3528			

dans Borcard *et al.* (2011) et en utilisant comme seuil d'arrêt un seuil alpha de 0,05.

4 - Des tests de régression linéaire simples ou multiples sont réalisés entre [E*] et [P°] selon le nombre de variables explicatives sélectionnées à l'étape 3.

5 - Les résultats du processus de sélection ascendante des variables ainsi que les résultats de la régression sont présentés dans la partie résultat.

6 - Cette procédure est répétée pour chaque espèce.

RESULTATS

Phase d'établissement

Nous rappelons que cette analyse de l'établissement des espèces a été menée sur des données de présence/absence. Cette procédure a été utilisée car nous ne nous intéressons ici qu'aux capacités de germination et de survie des espèces sur un site. Après avoir vérifié la normalité des résidus, la sélection progressive des variables a permis d'en identifier trois (parmi 26) qui sont significativement explicatives de la répartition des espèces (Tab. 2). Ces trois variables sont, par ordre de coefficient de détermination : 'loamsaar' (sol de type loam sableux argileux ou non), 'Pente' (Pente du site) et 'Temps Aband' (temps écoulé depuis l'abandon du site).

variables	R ²	R ² Cum	R ² ajusté cum	F	P-value
Loam sableux argileux	0,1152	0,1152	0,0875	5,1738	0,01
Pente	0,0896	0,2048	0,1535	3,3743	0,015
Temps Aband	0,0782	0,2830	0,2113	2,7882	0,025

Les résultats de l'analyse canonique des correspondances (Tab. 3) montrent que la part expliquée par les axes canoniques est assez faible. La somme de leurs valeurs propres n'explique que 27,51 % de la variation présente dans la matrice réponse. En revanche le test de la relation canonique entre les deux matrices est significatif (p=0,002 après 999 permutations). Nous nous permettrons donc de discuter de l'implication des trois variables sur l'établissement des espèces (Tab. 2).

Les sites sur lesquels s'établissent *Prunus virginiana* et *Zanthoxylum americanum* ont comme caractéristiques principales d'avoir été abandonnés depuis une longue période de temps (Fig. 9). *Cornus sericea* se retrouve à l'issue de la phase d'établissement sur des sites abandonnés depuis peu. L'établissement de *Rhus typhina* semble être associé à des terrains en pente et à un type de sol : le loam sableux argileux. Enfin, la position de *Rhamnus cathartica* n'est pas très bien représentée dans le triplot. Le tableau 3 nous indique que l'axe 3 serait nécessaire pour bien représenter la variance de l'espèce.

Nous faisons remarquer à cette étape que les variables lumineuses qui ont été mesurées pour chacun des sites ne font pas partie des variables sélectionnées par l'analyse : *i.e.* elles ne sont pas significativement reliées à l'accomplissement de la phase d'établissement chez les cinq espèces étudiées.

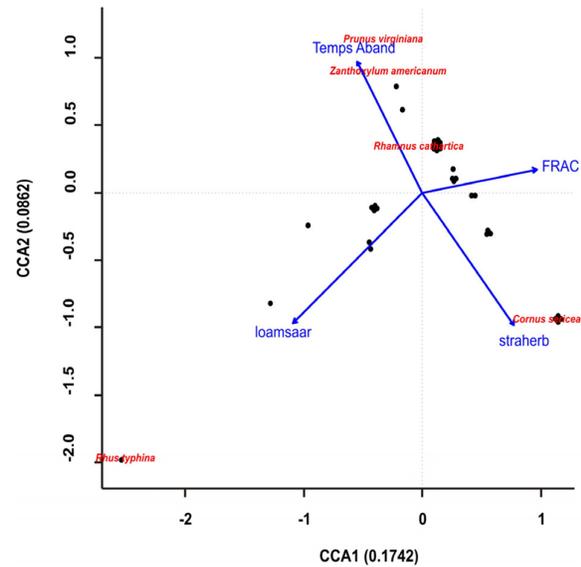


FIGURE 9 Triplot de l'ordination par analyse canonique des correspondances : scaling = 3 ; les points noirs représentent les sites ; les espèces sont indiquées en rouge ; les flèches bleues représentent les variables environnementales. Temps Aband = temps depuis abandon ; loamsaar = loam sableux argileux.

Structuration spatiale des sites

Nous avons représenté sur la figure 10, la structuration spatiale des sites échantillonnés. Nous voyons sur cette figure que pour *Prunus virginiana* et pour *Rhus typhina*, nous n'avons pas détecté de MEM significative, *i.e.* aucune structuration spatiale n'émerge. Toutefois pour ces deux espèces, nous disposons d'un nombre de sites échantillonnés beaucoup plus faible que pour les autres espèces. Cette contrainte est associée à une faible variation des abondances entre sites (comparativement aux autres espèces). Nous poursuivrons donc l'analyse en opérant un partitionnement de la variation à 2 partitions pour *P. virginiana* et *R. typhina* pour qui la structuration spatiale ne sera pas considérée et à 3 partitions pour les trois autres espèces avec comme variables explicatives de la structuration spatiale les MEMs sélectionnées par la sélection progressive des variables en régression linéaire multiple.

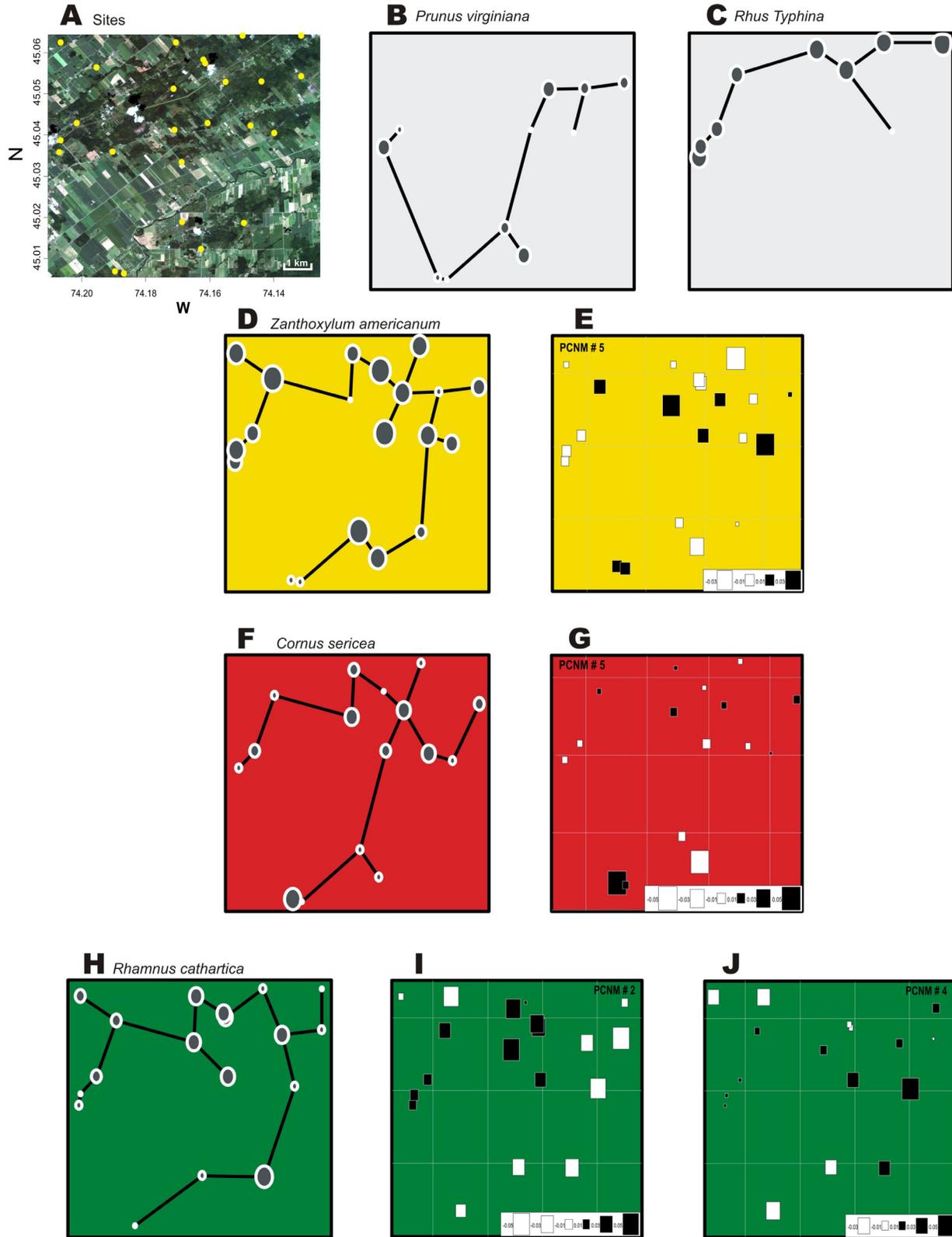


FIGURE 10 Structuration spatiale des sites : A Photo satellite (les points jaunes localisent les sites échantillonnés) ; B, C, D, F, H Prolifération des cinq espèces (taille des points proportionnelles à la prolifération de l'espèce) et minimum spanning tree ; Pour *P. virginiana* et *R. typhina* aucune fonction MEM n'était significative ; E, G, I, J Représentation graphique des MEMs (= PCNMs) significatives sélectionnées pour *Z. americanum*, *C. sericea* et *R. cathartica*.

TABEAU 4 Résultat de la sélection progressive des variables ("forward selection") en régression linéaire multiple entre les données d'abondance des espèces sur chacun des sites et les variables de plasticité phénotypique : pour chaque espèce, les variables sélectionnées sont suivies des étoiles de significativité (0<***≤0.001<**≤0.01<*≤0.05 <ns) puis du signe du coefficient estimé et enfin du coefficient de détermination ajusté cumulé.

	<i>Z. americanum</i>	<i>P. virginiana</i>	<i>R. typhina</i>		<i>C. sericea</i>		<i>R. cathartica</i>	
Nb pseudo-M*	- 0,16	Aucune	O-Nombre de feuilles***	- 0,81	Densité de CR**	+ 0,30	Nb pseudo-M***	+ 0,35
Hauteur***	- 0,36	variable sélectionnée			Hauteur*	+ 0,52	S-Nombre de feuille***	+ 0,57
S-Diamètre module**	+ 0,62						O-Longueur module*	- 0,67
Densité de CR*	+ 0,70							

Sélection des variables morphologiques

Après avoir vérifié la normalité des résidus (modèle linéaire : prolifération ~ variable morphologique), la sélection progressive des variables a permis d'identifier les variables morphologiques associées à la prolifération des espèces sur un site ; celles-ci sont présentées dans le tableau 4.

La prolifération de *Zanthoxylum americanum* est plus importante chez des populations dont les individus possèdent une structure verticale réalisée par un faible nombre de monopodia atteignant une hauteur faible. Le diamètre des modules est plus élevé chez les populations qui prolifèrent le plus et enfin une forte densité de complexe ramifié est associée à une bonne prolifération chez cette espèce.

Pour *Prunus virginiana*, aucune variable morphologique n'a été retenue comme explicative de l'état de prolifération de la population. Ce constat trouve certainement son explication dans le fait que très peu de sites ont été échantillonnés et que ceux-ci sont relativement semblables en terme de prolifération des populations (Fig.10B).

Chez *Rhus typhina*, une seule variable morphologique est reliée à la prolifération des populations : une diminution rapide du nombre de feuilles émises au cours de l'ontogénèse de la plante est associée avec une prolifération plus importante des populations.

Chez *Cornus sericea*, les deux traits morphologiques qui permettent la prolifération des populations sont une forte densité de complexes ramifiés et une hauteur plus importante des individus.

Enfin, chez *Rhamnus cathartica* un grand nombre de pseudo-monopodia ainsi qu'un nombre de feuilles important favorisent la prolifération des populations. Une diminution rapide de la longueur des modules au cours de l'ontogénèse est aussi associée à une bonne prolifération des populations.

Lien entre plasticité, ontogénèse des plantes et prolifération de leurs populations

Les résultats des régressions multiples partielles sont représentés par des diagrammes de Venn. Nous avons reporté les différentes partitions testées, le R² ajusté de chacune des sources de variabilité (Plastique, Ontogénique et Spatiale) considérée isolément, ceux des fractions conjointes lorsqu'elles sont positives et celui des résidus. Le R² ajusté des résidus nous donne une idée du R² ajusté global du modèle qui a été construit. L'effet de chaque source de variabilité prise isolément a été testé par régression multiple partielle. Tous les modèles expliquent 60 % et plus de la variation et sont significatifs.

Pour *Zanthoxylum americanum* (Fig.11), nous voyons que les variables morphologiques de plasticité qui ont été mesurées ou estimées permettent d'expliquer une bonne fraction de la variance (61 %) de la prolifération de cette espèce. Autrement dit, les éléments de la plasticité que nous

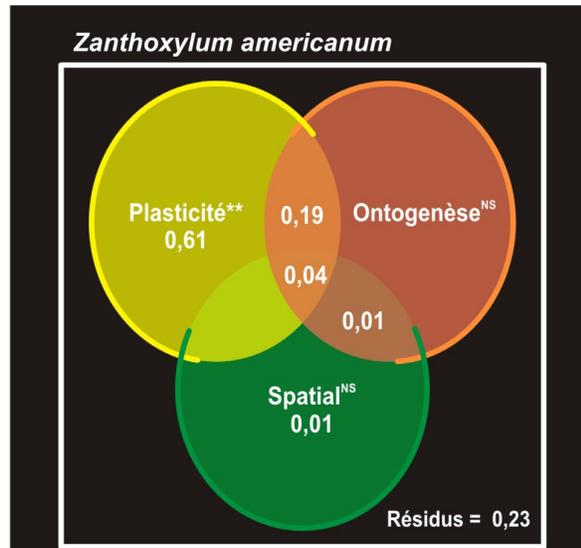


FIGURE 11 Diagramme de Venn représentant les fractions expliquées par la plasticité, l'ontogénèse et la structuration spatiale de la prolifération des populations de *Zanthoxylum americanum* : significativité (0<***≤0.001<**≤0.01<*≤0.05 <ns)

avons retenus expliquent bien la prolifération de la population. L'effet de la plasticité prise isolément est significatif. Cependant, il serait encore possible d'améliorer le signal car environ 20 % se retrouvent encore expliqués conjointement avec l'ontogénèse. Un effort de discrimination supplémentaire pourrait donc permettre de ségréger les effets plastiques et ontogéniques chez cette espèce.

Chez *Rhus typhina* (Fig.12), les effets plastiques et ontogéniques ont été complètement discriminés, et l'effet isolé de la plasticité est fort (65 %) et significatif. Pour cette

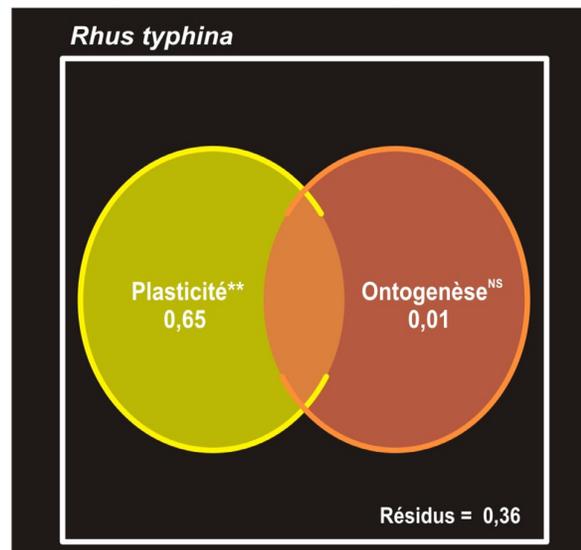


FIGURE 12 Diagramme de Venn représentant les fractions expliquées par la plasticité, l'ontogénèse et la structuration spatiale de la prolifération des populations de *Rhus typhina* : significativité (0<***≤0.001<**≤0.01<*≤0.05 <ns)

espèce, il est cependant à craindre que le trop faible nombre de sites échantonnés associé à une faible variation des abondances d'un site à l'autre faussent le message. Il serait peut être nécessaire de considérer d'avantage de sites pour obtenir une fiabilité satisfaisante des résultats.

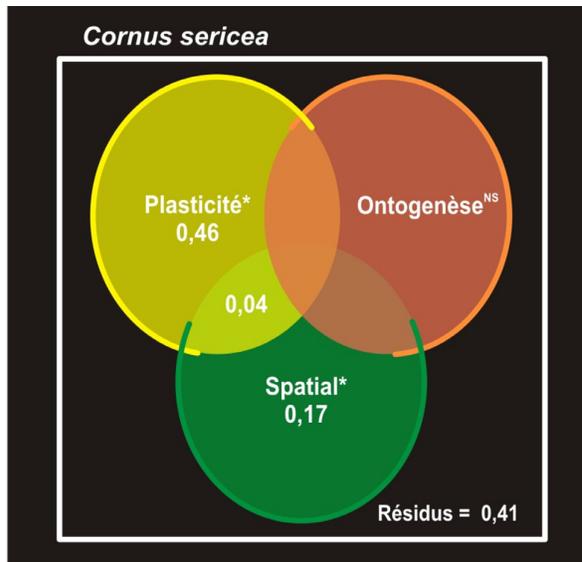


FIGURE 13 Diagramme de Venn représentant les fractions expliquées par la plasticité, l'ontogénèse et la structuration spatiale de la prolifération des populations de *Cornus sericea* : significativité (0<***≤0,001<**≤0,01<*≤0,05 <ns)

Chez *Cornus sericea* (fig. 13), les effets de chacune des sources de variabilité ont été bien discriminés par la procédure que nous avons appliquée : mis à part 4 % expliqués conjointement par la structuration spatiale et par la plasticité, toutes les fractions conjointes sont nulles. La plasticité explique significativement environ 46 % de la prolifération de l'espèce. Il demeure cependant un effet significatif de la variable spatiale prise isolément : nous interprétons cette fraction comme des propriétés de l'espèce qui ne sont ni représentées par nos mesures de plasticité ni par les mesures d'ontogénèse et qui sont responsables d'une partie de l'explication de la prolifération des populations. Cette fraction significative implique donc que des variables biologiques pourraient certainement permettre d'aboutir à une meilleure explication de la prolifération de cette espèce.

Enfin, chez *Rhamnus cathartica* (Fig. 14), même si nous retrouvons des effets des variables plastiques, prises isolément, significatifs, leur part expliquée (16 %) est relativement faible. Ce constat s'explique par de fortes fractions de la variance expliquées conjointement par les différentes sous-matrices. La forte fraction expliquée conjointement par la plasticité et l'ontogénèse, correspondant à 22 % de la variance totale expliquée, souligne la nécessité de mener des analyses complémentaires pour discriminer encore les effets plastiques et ontogéniques.

Déterminisme environnemental des réponses morphologiques

Les variables environnementales qui ont été sélectionnées pour chaque variable de plasticité sont présentées dans le tableau 5.

Contrairement aux résultats obtenus lors de l'analyse de la phase d'établissement, les variables lumineuses sont très impliquées dans la phase de prolifération. Elles correspondent aux deux premières variables morphologiques explicatives chez *Zanthoxylum americanum* (Ouverture de la canopée en 2010), à la seconde variable morphologique explicative chez *Rhus typhina* (LAI 4 Ring : correspond au LAI effectif intégré au dessus de la portion 0-60° par rapport au Zénith ; Stenberg *et al.* 1994) et chez *Rhamnus cathartica* (Ouverture de la canopée en 2010).

Pour *Zanthoxylum americanum* et *Rhamnus cathartica* le type de sol présent sur le site est aussi très impliqué dans l'explication des marqueurs sélectionnés précédemment. L'analyse n'a pas été menée chez *Prunus virginiana* car à l'issue de la sélection des variables morphologiques pour expliquer la prolifération, aucune variable n'avait été retenue. Chez *Cornus sericea*, aucune variable environnementale n'a été retenue à l'issue du processus de sélection progressive des variables comme explicative de la densité de complexe ramifiés. La seconde variable explicative de la prolifération des populations est liée principalement aux espèces présentes sur le site (elle-même ou *Rhus typhina*) et autour du site (matrice agricole) puis au type de sol argileux.

Gains explicatifs apportés par la calibration des variables et la prise en compte des niveaux d'organisation supérieurs

Les étapes précédentes nous ont permis d'identifier les variables les plus explicatives de la prolifération des populations, d'analyser leur part d'explication et enfin de mettre en évidence leur lien avec l'environnement ; la réalisation de ces étapes conduit à se demander si les processus de calibration, d'extraction de la vitesse d'ontogénèse ou encore de prise en compte des niveaux d'organisation supérieurs permettaient d'obtenir des explications globalement meilleures justifiant ainsi la généralisation de l'approche.

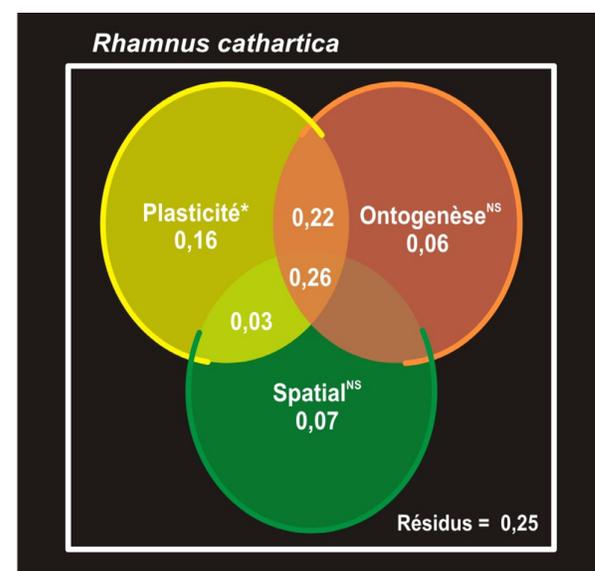


FIGURE 14 Diagramme de Venn représentant les fractions expliquées par la plasticité, l'ontogénèse et la structuration spatiale de la prolifération des populations de *Rhamnus cathartica* : significativité (0<***≤0,001<**≤0,01<*≤0,05 <ns)

TABEAU 5 Résultat de la sélection progressive des variables ('forward selection') en régression linéaire multiple entre les variables plastiques des espèces sur chacun des sites et les variables environnementales : pour chaque espèce, les variables réponses sont présentées avec à leur droite leurs variables explicatives sélectionnées, suivies des étoiles de significativité (0<***≤0.001<**≤0.01<*≤0.05<≤0.1) puis du signe du coefficient estimé et enfin du coefficient de détermination ajusté.

<i>Z. americanum</i>		<i>R. typhina</i>		<i>C. sericea</i>		<i>R. cathartica</i>	
Nb pseudo-M	Loam argil*** - 0,28	O-Nb feuilles	SHAPE* + 0,45	Densité de CR	Pas de variable	Nb pseudo-M	Limon** + 0,36
	Canop ouv 2010** - 0,10		LAI 4-R** - 0,43	Hauteur	<i>Cornus sericea</i> * + 0,32	S-Nombre de feuille	Canop ouv. 2003* - 0,20
	<i>R. cathartica</i> ** - 0,13				Mat agricole** - 0,23	O-Longueur module	Pas de variable
	Loam sableux* - 0,13				<i>Rhus typhina</i> ** + 0,17		
Hauteur	Canop ouv 2010** - 0,42				Argile** + 0,12		
	Loam argil** - 0,14						
S-Diam mod	Loam argil* + 0,23						
Densité de CR	Loam ^o + 0,14						

Nous avons relevé pour chaque variable le R² ajusté de la régression linéaire avec la prolifération des populations de l'espèce. Les coefficients de détermination ajustés ont été réunis par groupe et moyennés : plasticité simple (5 variables), plasticité calibrée (5 variables), plasticité ontogénique (5 variables) et plasticité des niveaux d'organisation supérieurs (6 variables). Les résultats sont présentés dans la figure 15. Nous pouvons voir que chez toutes les espèces la calibration de la plasticité n'est pas très rentable du point de vue de l'explication apportée : même si une partie de l'explication due à l'ontogénèse a été extraite, l'explication des variables de plasticité simple et de celles

plasticité calibrée sont sensiblement équivalentes (un léger gain moyen est toutefois relevé chez *R. cathartica*). L'extraction de la plasticité ontogénique, sauf chez *Z. americanum*, a permis d'obtenir des variables ayant une bien meilleure explication moyenne de la prolifération que la plasticité simple. L'effet est particulièrement marqué chez *P. virginiana* et *R. typhina*. Enfin la prise en compte des niveaux d'organisation supérieurs, sauf chez *Rhus*, a apporté les résultats les plus satisfaisants conduisant chez toutes les autres espèces à un gain d'explication par rapport aux descripteurs de plasticité simple compris entre 93,8 % (chez *P. virginiana*) et 244 % (chez *R. cathartica*).

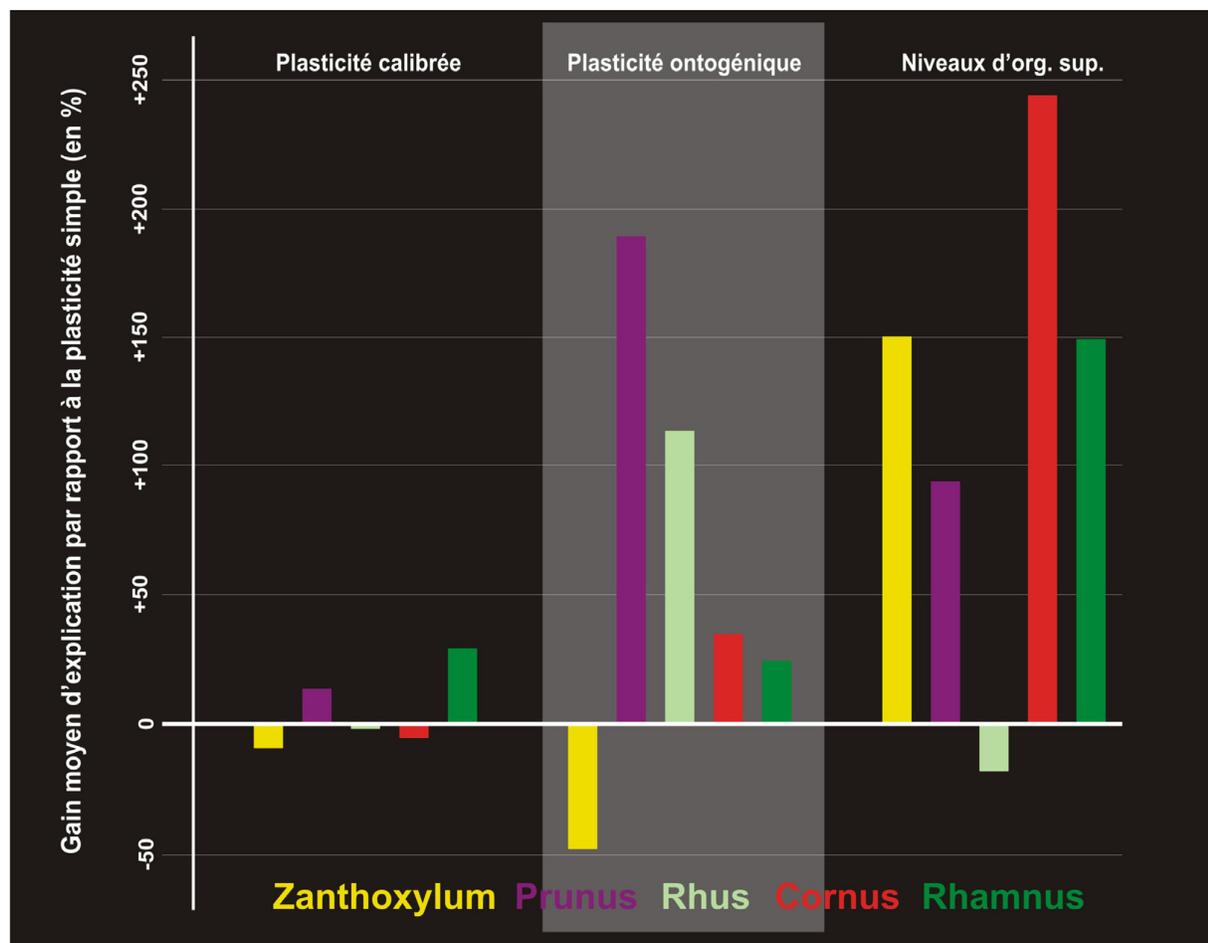


FIGURE 15 Diagramme en bâton représentant les gains explicatifs apportés par la plasticité calibrée, ontogénique et des niveaux d'organisation supérieurs par rapport à la plasticité simple pour expliquer la prolifération des populations des cinq espèces : le niveau 0 correspond au R² ajusté moyen calculé entre les 5 variables de plasticité simple et la prolifération chez chacune des espèces ; les gains reportés pour la plasticité calibrée (5 valeurs de R² ajustés moyennés), ontogénique (5 valeurs de R² ajustés moyennés) et des niveaux d'organisation supérieurs (6 valeurs de R² ajustés moyennés) représentent l'apport d'explication par rapport à une situation où la seule approche disponible est de ne considérer que la plasticité simple.

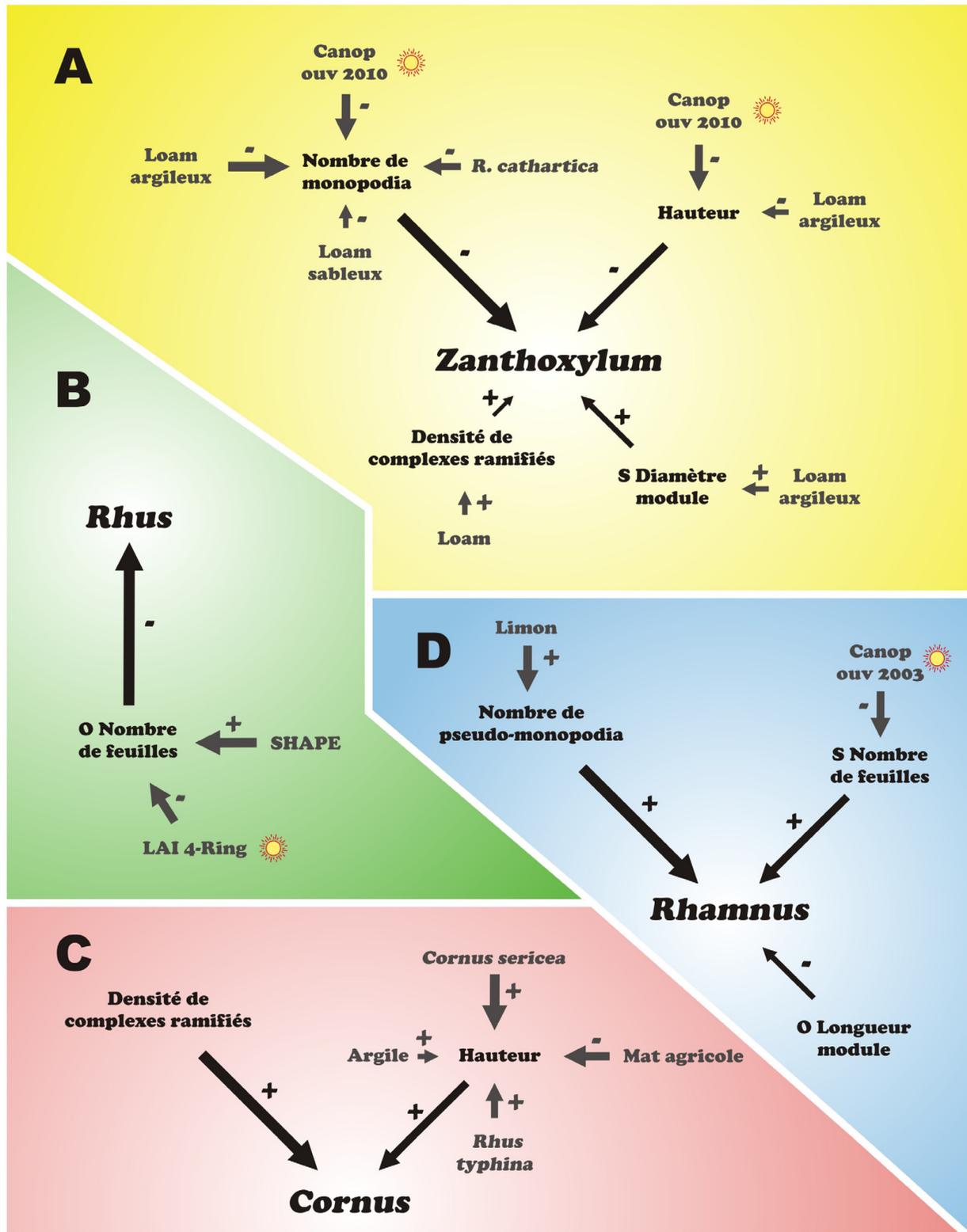


FIGURE 16 Cartes des relations entre variables environnementales, variables plastiques et prolifération des populations des 4 espèces : A *Zanthoxylum americanum* ; B *Rhus typhina* ; C *Cornus sericea* ; D *Rhamnus cathartica* ; Au centre de chaque carte, le nom de genre de l'espèce représente la prolifération de ses populations dans le paysage analysé ; les variables listées en noir sont les variables ayant un impact significatif sur la prolifération des populations : les signes des effets sont précisés sur les flèches ; lorsque plusieurs variables possèdent un lien significatif, la taille des flèches indique le classement des impacts sur la prolifération des populations ; Les lettres S et O précédant le nom des variables indiquent que ce sont des variables respectivement de plasticité simple et ontogénique ; les variables non précédées par ces lettres sont des variables qui concernent les niveaux d'organisation supérieurs ; Les variables environnementales sont représentées en gris ; les codes utilisés pour les variables morphologiques s'appliquent aussi pour ces variables ; les soleils représentés à droite de certaines variables les identifient comme étant des variables associées à la mesure de la lumière (*sensu lato* : ouverture de canopée, LAI). Aucune variable morphologique n'a été reliée à la prolifération de *Prunus virginiana*.

DISCUSSION

Séparation des phases d'établissement et de prolifération

Les résultats qui émergent pour la phase d'établissement sont convergents avec ceux de Benjamin *et al.* (2005). Les sites abandonnés les plus tôt au cours du temps sur lesquels se développent *P. virginiana* et *Z. americanum* sont les sites morainiques considérés impropres à la culture depuis l'acquisition des techniques de sous-solage (Domon et Bouchard 2007). A l'inverse, les sites abandonnés depuis peu et donc à un stade herbacé, où se développe *C. sericea*, sont des sites dont le devenir le plus probable est d'être utilisé à nouveau pour l'agriculture. Nous ne commenterons pas plus ces résultats étant donné que plusieurs études ont déjà analysé ces patrons de répartitions (Meilleur *et al.* 1992, 1997 ; de Blois *et al.* 2001 ; Benjamin *et al.* 2005). En revanche, il est intéressant de constater que les variables explicatives impliquées au cours de la phase de prolifération sont différentes de celles impliquées lors de la phase d'établissement. Ceci suggère deux choses : d'une part que la dynamique de ces populations est effectivement contrôlée par au moins deux processus ayant des déterminismes environnementaux différents ; d'autre part que les analyses précédentes ont surtout révélé des facteurs environnementaux responsables de l'établissement de ces espèces, correspondant au niveau de la biologie individuelle aux conditions permettant l'arrivée de propagules et la survie des premiers stades de développement.

Enseignements pour la recherche des variables morphologiques reliées à la prolifération*Prise en compte de l'ontogénèse*

Au cours du processus de sélection initiale des variables morphologiques, de nombreuses discussions ont été tenues avec les spécialistes de l'architecture végétale afin d'identifier des caractères morphologiques quantitatifs associés à une fonction et qui ne varieraient pas au cours de l'ontogénèse. A l'heure actuelle, nous n'avons pu identifier aucun descripteur ayant ces propriétés. La prise en compte de l'ontogénèse permettrait donc d'obtenir des messages plus clairs en éliminant la partie de la variation liée à l'ontogénèse lors des analyses faisant intervenir les propriétés morphologiques, que ce soit pour décrire la plasticité phénotypique des plantes, le déterminisme génétique de la morphologie ou encore l'évolution du développement (Diggle 2002 ; de Kroon *et al.* 2005 ; Barthélémy et Caraglio 2007).

Au cours de ce travail, nous avons pu analyser différentes manières de prendre en compte l'ontogénèse pour extraire la part de variation associée à la plasticité phénotypique de la plante. Comme le suggéraient Wright et McCaughay (2002), chacune des méthodes employées sous-tend une question qui lui est propre. Nous pouvons ajouter que les différentes composantes de la plasticité ne sont pas équivalentes pour expliquer la prolifération des buissons. La calibration par rapport à une ontogénèse théorique pour l'espèce n'a pas donné des résultats très satisfaisants, puisque l'explication des variables calibrées est

sensiblement la même que celle des variables non calibrées pour expliquer la prolifération des populations. Ces variables calibrées ne font donc pas partie, à l'issue de l'analyse, des variables les plus explicatives.

La deuxième méthode de prise en compte de l'ontogénèse, que nous avons employée, a été (i) de définir pour chaque variable, des droites concernant l'intégralité du développement de chaque individu et (ii) de travailler en utilisant comme variables la pente de ces droites. Ce processus nous a permis d'analyser la plasticité ontogénétique des espèces (Wright et McCaughay 2002), autrement dit comment la trajectoire développementale de ces espèces est modifiée en fonction de l'environnement. Cette démarche a permis d'augmenter très fortement l'explication moyenne apportée par chacune des variables suggérant un effet ontogénétique important et qui masque les réponses plastiques associées à la prolifération des populations. La force de cette procédure réside dans le fait qu'au lieu de considérer une portion de la structure du végétal qui dépend de l'état d'avancement dans la séquence ontogénétique et de l'environnement de la plante, l'information extraite porte sur le développement complet de la plante. Un deuxième atout de la procédure est qu'elle peut être appliquée à n'importe quel type de variable mesurée à l'échelle des axes, y compris des variables physiologiques ou anatomiques.

Utilisation des niveaux d'organisation supérieurs

Grubb (1977) suggère que la niche de la plupart des plantes dépend des propriétés des premiers stades ontogénétiques. Nos résultats sont en désaccord avec cette assertion car les variables les plus explicatives de la prolifération des populations sont des variables qui concernent les plus grands niveaux d'organisation de la plante comme par exemple la densité de complexes ramifiés, autrement dit des propriétés de plantes bien développées. Ce constat peut apporter des modifications majeures sur notre manière d'analyser les propriétés des organismes qui jouent un rôle sur la prolifération des populations. La prise en compte de ces niveaux d'organisation permet de doubler l'explication de la prolifération par rapport à des mesures "classiques" de la plasticité phénotypique effectuée à l'échelle du module chez *Prunus virginiana* et est plus que doublée chez *Cornus sericea*, *Zanthoxylum americanum* et *Rhamnus cathartica*. Ces gains explicatifs soulignent l'importance particulière de bien choisir le niveau d'organisation sur lequel vont porter les traits expliquant le comportement des populations ou des communautés (Körner 1994 ; Weiher et Keddy 2001). Cette observation complète les conclusions obtenues à l'échelle individuelle (voir chapitre III à V), en plus d'être les éléments qui varient le plus au cours de l'ontogénèse et en réponse à l'environnement, les niveaux d'organisation supérieurs de la plante sont ceux qui sont le plus responsables de la compétition. Cette conclusion a plusieurs conséquences : (i) l'analyse des premiers stades de développement de ces buissons ne peut pas révéler les composantes essentielles de leur compétition permettant la prolifération ; (ii) malgré la structure modulaire de ces buissons, les composantes de la compétition ne peuvent pas être extrapolées à partir de l'étude de quelques axes sans tenir compte des mouvements morphogénétiques des niveaux d'organisation supérieurs (de Kroon *et al.* 2005). Du

point de vue de la méthodologie, cette conclusion est aussi intéressante, car après un apprentissage de la lecture de la structure des plantes, ces macro-caractères sont les plus accessibles et donc mesurables le plus rapidement.

L'importance particulière des plus grands niveaux d'organisation chez les buissons, révèle que la ramification basitone, différée et inscrite dans la séquence de développement, joue un rôle prépondérant pour leur compétition. Rauh (1939) avait déjà identifié ce mode de ramification comme présentant une importance particulière chez les buissons et considérait les autres modes de ramification à l'intérieur du buisson comme ne participant pas à l'édification de la structure de la plante. Malgré une littérature fournie sur les capacités de ramification basale après des perturbations comme le feu (pour une revue, voir Bond et Midgley 2001), il serait nécessaire afin d'obtenir une meilleure compréhension du port buissonnant, d'approfondir les analyses concernant le déterminisme, l'importance et la dynamique de mise en place de cette ramification basitone séquentielle chez les buissons (Tomlinson et Esler 1973 ; Sanoja 1985 ; Küppers 1989 ; Charles-Dominique *et al.* 2010).

Stratégies architecturales des espèces et prolifération de leurs populations

Les propriétés qui ont été identifiées comme ayant un impact sur la prolifération des espèces ont été résumées dans la figure 16. Nous remarquons d'abord que, même si nous retrouvons des variables chez plusieurs espèces (nombre de (pseudo-)monopodia, densité de complexes ramifiés ou hauteur), il existe plusieurs combinaisons de variables définissant la prolifération des espèces. Ce constat peut s'expliquer par le fait que les quatre espèces décrites ici présentent des stratégies architecturales différentes (cf. chapitres III à V) et souligne la nécessité de caractériser les comportements propres de chaque espèce. Autrement dit, nous ne pouvons pas, au moyen de ces cinq espèces, identifier un comportement buissonnant en relation avec la prolifération de leur population. Il est très probable qu'il existe des groupes fonctionnels chez les buissons, mais du point de vue des propriétés architecturales expliquant la prolifération, il n'existe pas une mais plusieurs stratégies buissonnantes.

Chez *Zanthoxylum americanum* les caractères morphologiques qui sont associés avec une bonne prolifération des populations sont un faible nombre de monopodia impliqués dans l'exploration verticale, une faible hauteur, un diamètre important des modules et une forte densité de complexes ramifiés. Le diamètre important des modules et la forte densité de complexes ramifiés se retrouvent dans la stratégie architecturale décrite précédemment (cf. chapitre V) mise en place en pleine lumière par l'espèce. Cependant, la hauteur importante des complexes ramifiés et le nombre plus faible de monopodes impliqués dans l'exploration verticale associés avec une fermeture du milieu est en désaccord avec nos résultats précédents. Nous pensons que les situations lumineuses décrites lors de l'analyse architecturale du sous-bois sont plus extrêmes que celles rencontrées ici au cours de cette étude. Lors des mesures, nous avons effectivement observé, dans des situations intermédiaires d'ouverture de canopée,

des structures verticales longues (dont la hauteur peut atteindre plus de 6 m) car composées par de nombreux monopodes alignés. Ces résultats suggèrent l'existence d'un troisième comportement non décrit chez cette espèce qui serait mis en place dans des situations d'ouverture de canopée intermédiaire et qui serait en partie basé sur l'exploration verticale.

Les résultats obtenus pour *Cornus sericea* montrent que les deux variables associées à la prolifération des populations sont la densité de complexes ramifiés et la hauteur des plantes. Ces deux traits ont aussi été associés à une stratégie mise en place en pleine lumière chez cette espèce (Charles-Dominique *et al.* 2010). Pour ces deux espèces, il semblerait que la stratégie associée à une croissance rapide et à une forte occupation de l'espace soit responsable du caractère proliférant. Chez *C. sericea*, nous avons pu mettre en évidence une structuration spatiale des populations qui n'est pas reliée aux propriétés structurelles prises en compte dans l'analyse. Cette structuration expliquant 17 % de la prolifération des populations de cette espèce suggère que d'autres propriétés biologiques qui possèdent un déterminisme spatialement organisé sont impliquées dans la prolifération de l'espèce.

Chez *Rhamnus cathartica*, les traits qui expliquent une bonne prolifération des populations sont : un grand nombre de pseudo-monopodia, un nombre de feuille important par module et une diminution rapide de la longueur des modules au cours de l'ontogenèse. Le premier et le troisième trait appartiennent à la stratégie mise en place par *Rhamnus cathartica* en pleine lumière permettant l'exclusion compétitive (cf. chapitre III) tandis que le second trait appartient plutôt à une stratégie exprimée à l'ombre correspondant à une forme d'attente de sous-bois. Ce résultat suggère que les deux stratégies pourraient aboutir à la prolifération de l'espèce chez *Rhamnus cathartica* au sein du paysage. Le succès de deux stratégies dans des conditions différentes pourrait expliquer comment cette espèce est capable d'envahir de nombreux habitats en possédant par exemple à la fois une croissance plus rapide que les autres buissons en pleine lumière et une très bonne survie en sous-bois (Gourley et Howell 1984 ; Grubb *et al.* 1996 ; Archibold 1997 ; Knight *et al.* 2007).

Chez *Rhus typhina*, la diminution rapide du nombre de feuilles au cours de l'ontogenèse est associée à une bonne prolifération des populations. Au cours des analyses architecturales préalables (cf. Annexe A), cette espèce ne présentait pas de modification marquée de sa structure en fonction des milieux dans lesquels elle se développe : cette propriété est confirmée ici par le fait qu'aucune des propriétés de ramification n'explique la prolifération de ses populations. La diminution rapide du nombre de feuilles mises en place par chaque module au cours de l'ontogenèse semble *a priori* être un caractère de la plante négatif pour sa compétition mais est aussi synonyme d'une augmentation rapide de l'âge physiologique des modules (Grosfeld *et al.* 1999 ; Charles-Dominique *et al.* 2010). L'acquisition rapide d'un âge physiologique important est entre autres associé à l'expression plus rapide de la sexualité et pourrait expliquer la meilleure prolifération des populations (Barthélémy et Caraglio 2007).

Pour trois des quatre espèces (*Zanthoxylum americanum*, *Cornus sericea* et *Rhamnus cathartica*), les traits impliqués dans

la prolifération des populations sont en partie associés aux stratégies architecturales identifiées dans les analyses précédentes. Les analyses architecturales préliminaires ont donc permis de fournir des modèles conceptuels pertinents à tester, mais aussi une grille d'interprétation des résultats. De plus, les critères extraits par la méthode architecturale sont efficaces pour comprendre la prolifération de cette espèce puisque les modèles proposés expliquent 60 % et plus de la prolifération des espèces.

Nous rappelons que les conclusions formulées ici s'appliquent au paysage analysé et potentiellement à la région concernée, étant donné que l'échantillonnage stratifié employé est représentatif du contexte environnemental régional. Les conclusions à propos des stratégies favorisées s'appliquent donc dans une combinaison particulière d'environnement dans un régime de perturbation propre à ce paysage. Lorsque plusieurs stratégies existent chez une espèce, l'implication prépondérante d'une stratégie architecturale pour expliquer la prolifération des populations n'implique pas que les autres stratégies de l'espèce soient toujours inefficaces. Il est fortement probable, par exemple, que les stratégies architecturales identifiées ne possèdent pas la même signification sous d'autres régimes de perturbations ou selon la phase de la succession végétale (Millet *et al.* 1999). Dans un environnement fréquemment perturbé, maintenu à des jeunes stades successionnels, il est évident qu'une stratégie de sous-bois ne sera pas impliquée dans la prolifération de la population. Cette deuxième stratégie, qui se base fréquemment sur de bonnes capacités de survie, pourra être sélectionnée sur des pas de temps beaucoup plus long après disparition des espèces possédant une survie moindre.

Facteurs environnementaux responsables des stratégies architecturales

Les facteurs environnementaux identifiés associés aux traits morphologiques sont principalement des propriétés du sol ou des variables lumineuses. Le détail des relations est présenté dans la figure 16. Les types de sol qui agissent sur les variables morphologiques des espèces reliées à la prolifération sont principalement le loam argileux pour *Zantboxylum americanum*, la présence de limon pour *Rhamnus cathartica* et d'argile pour *Cornus sericea*. L'identification de ces variables peut représenter un intérêt important pour notre capacité à réaliser des scénarii concernant l'évolution des communautés. *Zantboxylum americanum*, par exemple, se comporte comme une espèce assez généraliste sur les sites à dépôts morainiques du point de vue de l'établissement. Pour ce qui est de la prolifération, les trois variables morphologiques qui ont l'impact le plus fort sur la prolifération sont toutes les trois influencées par le type de sol loam argileux avec le même résultat : la présence de loam argileux induit *in fine* une augmentation de la prolifération de l'espèce. Cet exemple illustre l'existence de deux filtres environnementaux, y compris au niveau des variables du sol : l'un permettant ou non à l'espèce de germer et de survivre sur un site et l'autre permettant ou non à l'espèce de proliférer. L'analyse de ces filtres environnementaux, impliquant leur discrimination,

permettrait d'affiner nos capacités à réaliser des modèles plus explicatifs des dynamiques observées.

Les variables lumineuses, qui n'étaient pas du tout représentées dans l'analyse de la phase d'établissement sont ici très impliquées. Il est intéressant de constater que l'effet des variables lumineuses sur les propriétés morphologiques identifiées à l'échelle du paysage est complètement concordant avec les effets proposés à l'issue des analyses architecturales. L'analyse a donc permis de concilier deux disciplines qui concernent deux échelles d'observation par le biais des mécanismes impliqués : l'architecture végétale à l'échelle de l'individu et l'écologie du paysage. Cette convergence des deux disciplines ouvre évidemment de nombreuses possibilités de développement.

Limites

Tout au long de cette analyse, nous nous basons sur une hypothèse d'homogénéité génétique des populations au sein du paysage ou du moins que les différences observées au niveau morphologique ne résultent pas principalement d'une différenciation génétique des populations. Cette hypothèse n'a pas été testée en raison du coût et du temps nécessaires à ces analyses et constitue l'une des limites principales de l'étude. Il serait possible de renforcer ces résultats en réalisant une analyse de génétique du paysage et en utilisant la composante génétique comme l'une des sources de variabilité impliquées dans la prolifération des populations. Cette démarche permettrait de faire ressortir d'une part si des facteurs génétiques sont impliqués dans la prolifération des populations et d'autre part si les caractères morphologiques identifiés varient uniquement en fonction de l'environnement ou si la composante génétique serait, elle aussi, déterminante.

L'approche qui a été utilisée est de maximiser le nombre de facteurs environnementaux qui peuvent être impliqués dans la dynamique des populations. Cependant, nous n'avons pu disposer d'informations concernant les herbivores, pathogènes et parasites sur les sites analysés. Une intégration de ces facteurs permettrait certainement d'affiner les conclusions formulées.

La réutilisation de sites sélectionnés lors de recherches ultérieures, même si elle a permis de disposer (i) d'un échantillonnage stratifié représentatif du contexte environnemental à l'échelle de la région du Haut-Saint-Laurent et (ii) de nombreuses mesures collectées précédemment, a eu comme désavantage de sélectionner des sites où toutes les espèces n'étaient pas forcément très bien représentées. Les proliférations de *Prunus virginiana* et *Rhus typhina* ont pour cette raison été analysées sur un très faible nombre de sites (respectivement 11 et 9). Ce faible nombre de site est bien représentatif de ce que nous observons à l'échelle du paysage : *Prunus virginiana* est en fait une espèce peu proliférante dans cette région et *Rhus typhina* germe dans des conditions très particulières limitant ainsi le nombre de sites où nous pouvons la rencontrer. Cependant, nous craignons que ce faible nombre de sites analysés soit responsable du fait que l'analyse ne révèle pas de variables morphologiques explicatives de la prolifération chez *Prunus virginiana* et qu'aucune structuration spatiale n'émerge chez *Rhus typhina*.

CONCLUSION

Cette étude a permis, en séparant les deux phases de la dynamique des populations de buissons, de révéler que chacune de ces phases possède un filtre environnemental qui lui est propre. L'existence de ces deux filtres environnementaux se justifie par l'intervention de mécanismes biologiques différents. La première, la phase d'établissement, est réalisée lorsque les propagules d'une espèce arrivent sur un site et survivent. Elle dépend principalement du type de sol, de la pente des sites et du temps depuis l'abandon du site. La deuxième, la phase de prolifération, est réalisée si l'espèce arrive à exclure compétitivement les espèces présentes et à se multiplier. Elle dépend des propriétés du sol, de l'environnement lumineux et de la végétation environnante.

Les propriétés biologiques responsables de la phase d'établissement n'ont pas été analysées au cours de cette étude; en revanche les propriétés architecturales individuelles sont fortement reliées à la prolifération de leur population. L'analyse a fait ressortir pour quatre des cinq espèces les caractères architecturaux plastiques qui, en réponse aux variables environnementales, déterminent le succès des populations.

Cette étude a permis de faire émerger les points suivants concernant l'analyse des propriétés biologiques impliquées dans la prolifération des populations :

- (i) L'ontogenèse des plantes considérée doit être prise en compte afin de faire apparaître pleinement les réponses plastiques.
- (ii) La prise en compte de trajectoires développementales des individus est plus pertinente pour expliquer la prolifération des populations que l'utilisation de propriétés ponctuelles.
- (iii) La prise en compte des niveaux d'organisation supérieurs de la plante est l'approche qui permet d'expliquer le mieux la prolifération des populations, *i.e.* l'échelle d'analyse qui devrait être privilégiée pour comprendre la compétition des buissons est leur plus grande unité structurelle.

L'approche a permis de concilier deux échelles d'analyses puisque les propriétés qui expliquent la prolifération des populations sont convergentes avec les propriétés permettant de définir les stratégies architecturales à l'échelle individuelle.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à témoigner une reconnaissance particulière à Audrey Comtois pour son aide lors de la collecte des données sur le terrain, leur compilation et pour ses commentaires enrichissants. Nous remercions Karyne Benjamin de nous avoir fourni librement son jeu de données environnemental. Nous sommes très reconnaissants à Pierre Legendre pour son aide précieuse dans le design de la procédure statistique et pour ses corrections. Ce travail a été rendu possible par une subvention de fonctionnement du Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (CRSNG) pour André Bouchard et Jacques Brisson et par une subvention

de fonctionnement du Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) pour Claude Edelin et Tristan Charles-Dominique.

BIBLIOGRAPHIE

- Archer S. 1994.** Woody plant encroachment into southwestern grasslands and savannas: rates, patterns and proximate causes. *In* Vavra M, Laycock WA, and Pieper RD [eds.], *Ecological implications of livestock herbivory in the West*, 13–68. Society for Range Management, Denver.
- Archibold OW, Brooks D, Delaney L. 1997.** An investigation of the invasive shrub European Buckthorn, *Rhamnus cathartica* L., near Saskatoon, Saskatchewan. *Canadian Field Naturalist* **111**: 617–621.
- Barthélémy D. 1991.** Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. *Acta Biotheoretica* **39**: 309–323.
- Barthélémy D, Caraglio Y. 2007.** Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of botany* **99**: 375–407.
- Bartuszevige AM, Gorchov DL, Raab L. 2006.** The relative importance of landscape and community features in the invasion of an exotic shrub in a fragmented landscape. *Ecography* **29**: 213–222.
- Benjamin K, Domon G, Bouchard A. 2005.** Vegetation composition and succession of abandoned farmland: effects of ecological, historical and spatial factors. *Landscape Ecology* **20**: 627–647.
- Benjamin K. 2006.** Les friches agricoles herbacées et arbustives du sud-ouest québécois étudiées par une approche écologique et sociologique inspirée de l'écologie du paysage. Thèse de doctorat, Université de Montréal, Faculté de l'aménagement, Montréal.
- Blanchet F, Legendre P, Borcard D. 2008.** Forward selection of explanatory variables. *Ecology* **89**, 2623–2632
- de Blois S, Domon G, Bouchard A. 2001.** Environmental, historical, and contextual determinants of vegetation cover: a landscape perspective. *Landscape Ecology* **16**: 421–436.
- de Blois S, Domon G, Bouchard A. 2002.** Factors affecting plant species distribution in hedgerows of southern Quebec. *Biological Conservation* **105**: 355–367.
- Bond WJ, Midgley JJ. 2001.** Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *TRENDS in Ecology and Evolution* **16**: 45–51.
- Borcard D, Gillet F, Legendre P. 2011.** Numerical ecology with R. Springer, New York, Dordrecht, London, Heidelberg.
- Canham CD, Hill JD, Berkowitz AR, Ostfeld RS. 1998.** Ecological perspectives on tree invasion in rights-of-way: quantifying variation among communities in resistance to tree invasion. Fifth International Symposium on

- Environmental concerns in right-of-way management, Montréal, Québec (Canada): 81-86.
- Charles-Dominique T, Edelin C, Bouchard A. 2010.** Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub of Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy. *Annals of botany* 105: 205-220.
- Chaubert-Pereira F, Caraglio Y, Lavergne C, Guédon Y. 2009.** Identifying ontogenic, environmental and individual components of forest tree growth. *Annals of botany* 104: 883-896.
- Cogliastro A, Benjamin K, Bouchard A. 2006.** Effects of full and partial clearing, with and without herbicide, on weed cover, light availability, and establishment success of white ash on shrub communities of abandoned pastureland in southwestern Quebec, Canada. *New forests* 32: 197-210
- Coste S, Roggy J-C, Garraud L, Heuret P, Nicolini E, Dreyer E. 2009.** Does ontogeny modulate irradiance-elicited plasticity of leaf traits in saplings of rain-forest tree species? A test with *Dicorynia guianensis* and *Tachigali melinonii* (Fabaceae, Caesalpinioideae). *Ann. For. Sci.* 66: 709.
- Davidson AM, Jennions M, Nicotra AB. 2011.** Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptative? A meta-analysis. *Ecology Letters* 14: 419-431.
- Diggle PK. 2002.** A developmental morphologist's perspective on plasticity. *Evolutionary Ecology* 16: 267-283.
- Fox J, Monette G. 1992.** Generalized collinearity diagnostics. *JASA* 87: 178-183.
- Funk JL. 2008.** Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment. *Journal of Ecology* 96: 1162-1173.
- Gourley LC, Howell E. 1984.** Factors in Buckthorn invasion documented; control measures checked (Wisconsin). *Restoration Management Notes* 2: 87.
- Grosfeld J, Barthélémy D, Brion C. 1999.** Architectural variations of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (Araucariaceae) in its natural habitat. *The evolution of plant architecture*. Kurmann MH and H. AR, Kew: Royal Botanic Gardens: 109-122.
- Grubb PJ. 1977.** The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52: 107-145.
- Grubb PJ, Lee WG, Kollmann J, Wilson JB. 1996.** Interaction of irradiance and soil nutrient supply on growth of seedlings of ten European tall-shrub species and *Fagus sylvatica*. *Journal of Ecology* 84: 827-840.
- Hastwell GT, Panetta FD. 2005.** Can differential responses to nutrients explain the success of environmental weeds. *Journal of Vegetation Science* 16: 77-84.
- Hill JP, germino MJ. 2005.** Coordinated variation in ecophysiological properties among life stages and tissue types in an invasive perennial forb of semiarid shrub steppe. *Canadian Journal of Botany* 83: 1488-1495.
- van Kleunen M, Weber E, Fischer M. 2010.** A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters* 13: 235-245.
- Knight KS, Kurylo JS, Endress AG, Stewart JR, Reich PB. 2007.** Ecology and ecosystem impacts of common buckthorn (*Rhamnus cathartica*): a review. *Biological Invasions* 9: 925-937.
- Körner C. 1994.** Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups. Biodiversity and ecosystem function. Schulze E-D and Mooney HA. Berlin, Springer: 117-140.
- Küppers M. 1989.** Ecological significance of above-ground architectural patterns in woody plants: a question of cost-benefit relationships. *Tree* 4: 375-379.
- Legendre P, Legendre L. 1998.** Numerical ecology. 2nd English edition. Elsevier, Amsterdam
- Marnotte P. 2002.** Les herbicides : mode d'action et expérimentation, Rapport CIRAD.
- Millet J, Bouchard A, Edelin C. 1999.** Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest. *Ecoscience* 6: 187-203.
- Meilleur A, Bouchard A, Bergeron Y. 1992.** The use of the understory species as indicators of landform ecosystem type in heavily disturbed forest: an evaluation in the Haut-Saint-Laurent, Quebec. *Vegetatio* 102: 13-32.
- Meilleur A, Véronneau H, Bouchard A. 1994.** Shrub communities as inhibitors of succession in southern Quebec. *Environmental management* 18: 907-921.
- Meilleur A, Véronneau H, Bouchard A. 1997.** Shrub propagation techniques for biological control of invading tree species. *Environmental management* 21: 433-442.
- Mercier C, Brisson J, Bouchard A. 1999.** Demographic colonization in a 20-year-old right-of-way. *Environmental Management* 28: 777-787.
- Muth NZ, Pigliucci M. 2007.** Implementation of a novel framework for assessing species plasticity in biological invasions: responses of *Centaurea* and *Crepis* to phosphorus and water availability. *Journal of Ecology* 95: 1001-1013.
- Nozeran R, Bancelhon L, Neville P. 1971.** Intervention of internal correlate in the morphogenesis of higher plants. *Advances in Morphogenesis*. 9: 1-66.
- Paquette A, Bouchard A, Cogliastro A. 2007.** A less restrictive technique for the estimation of understory light under variable weather conditions. *Forest Ecology and Management* 242: 800-804.
- Pyšek P, Richardson DM. 2007.** Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? *Ecological Studies* 193: 97-125

- Richards CL, Bossdorf O, Muth NZ, Gurevitch J, Pigliucci M. 2006.** Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions *Ecology Letters* 9:981-993.
- Royston P. 1995.** Remark AS R94: A remark on Algorithm AS 181: The W test for normality. *Applied Statistics* 44: 547-551.
- Sanoja E. 1985.** Contribution à la définition des arbres pionniers des tropiques humides. Mémoire de DEA, Université Montpellier II.
- Schweitzer JA, Larson K. 1999.** Greater morphological plasticity of exotic honeysuckle species may make them better invaders than native species. *Journal of the Torrey Botanical Society* 126: 15-23.
- Stenburg P, Linder S, Smolander H, Flower-Ellis J. 1994.** Performance of the LAI-2000 plant canopy analyzer in estimating leaf area index of some Scots pine stands. *Tree Physiology* 14: 981-995.
- Taugourdeau O, Chaubert-Pereira F, Sabatier S, Guédon Y. 2011.** Deciphering the developmental plasticity of walnut saplings in relation to climatic factors and light environment. *Journal of Experimental Botany* doi: 10.1093/jxb/err115.
- Tomlinson PB, Esler AE. 1973.** Establishment growth in woody monocotyledons native to New Zealand. *Principes* 19: 83-99.
- Weiher E, Keddy PA. 2001.** Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats. Cambridge University Press.
- Westoby M, Wright IJ. 2006.** Land-plant ecology on the basis of functional traits. *TRENDS in Ecology and Evolution* 21: 261-268.
- Young TP, Petersen DA, Clary JJ. 2005.** The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology letters* 8: 662-673.

Discussion générale

Au cours de ce chapitre, nous effectuons la synthèse de nos conclusions sur l'architecture des buissons et sur ses relations avec leur écologie. La comparaison des unités structurelles mises en place chez toutes les espèces est d'abord effectuée afin de lister les règles développementales communes. Nous analysons ensuite les capacités de réponse de chacun de ces niveaux d'organisation en fonction de l'environnement lumineux de la plante. Les comportements identifiés sont ensuite mis en relation avec le comportement des populations de chaque espèce. A l'issue de cette réflexion, nous discutons des propriétés architecturales du type biologique "buisson".

NIVEAUX D'ORGANISATION

Les analyses architecturales des cinq espèces ont permis d'identifier dans chacune des architectures plusieurs niveaux d'organisation ou unités structurelles emboîtées. Les niveaux d'organisation qui sont communs chez toutes les espèces sont : le module, le (pseudo-)monopode et le complexe ramifié (Fig.1).

Composition des modules et signification des catégories d'axes

Les modules correspondent aux éléments constitutifs des plantes sympodiales (Hallé *et al.* 1978). Chez les espèces considérées, de nombreuses variations concernent les propriétés des modules. La première variation porte sur leur composition. Ils peuvent être constitués par un axe unique comme chez *Rhus typhina* (Annexe A) ou par un axe principal et par sa ramification latérale. Le module est composé par 3 catégories d'axes différenciées chez *Cornus sericea*, *Prunus virginiana* (Annexe B) et *Zanthoxylum americanum* et par quatre catégories chez *Rhamnus cathartica*. Ces différences ont des conséquences très importantes sur les fonctions assumées par chaque catégorie d'axe. Nous illustrerons ces fonctions par l'exemple de *Rhamnus cathartica* (Fig. 2).

Exploration

Pour toutes ces espèces l'axe primaire joue le rôle principal dans l'exploration de l'espace, à savoir la disposition de l'infrastructure de la plante dans des territoires inoccupés (Fig. 2). Les propriétés qui sont associées avec ce rôle exploratoire sont : (i) le caractère pérenne des axes ; (ii) la capacité d'émettre toutes les autres catégories d'axes latéralement ; (iii) la longueur importante (relativement aux autres catégories d'axes) due à des entre-nœuds longs et nombreux au sein de chaque unité de croissance ; (iv) la symétrie radiale des axes ; (v) les capacités de modification

de leur direction de croissance, leur longueur et de leur ramification en fonction du milieu (détaillé plus bas).

Colonisation

Quatre des cinq espèces (*C. sericea*, *P. virginiana*, *R. cathartica*, et *Z. americanum*) possèdent plusieurs catégories d'axes. Chez ces espèces, la seconde catégorie d'axe joue le rôle principal dans la colonisation, *i.e.* de l'occupation de l'espace qui entoure l'infrastructure mise en place par les axes primaires (Fig. 2). Cette catégorie d'axe ne participe pas à l'édification de l'infrastructure car elle est caduque à moyen terme. Elle possède une longueur moyenne car elle est composée par des entre-nœuds longs mais moins nombreux que les axes primaires. La symétrie de ces axes est bilatérale. La direction de croissance plagiotrope chez certaines espèces (*P. virginiana*, *R. cathartica*, *Z. americanum*) permet de renforcer l'efficacité dans la disposition des surfaces assimilatrices dans le cylindre entourant l'axe primaire (Nozeran 1978 ; Barthélémy et Caraglio 2007). Enfin cette catégorie d'axe, chez les buissons étudiés, est capable de supporter les rameaux les plus périphériques responsables de la majeure partie de l'assimilation de la plante.

Exploitation

L'exploitation chez les quatre espèces (*C. sericea*, *P. virginiana*, *R. cathartica* et *Z. americanum*) est assurée principalement par les catégories d'axes les plus périphériques (Fig. 2). Nous regroupons deux comportements dans les axes d'exploitation, *i.e.* impliqués principalement dans la fonction d'assimilation.

Le premier de ces deux comportements est celui des rameaux courts. Les caractères communs des rameaux courts observés sont (i) la taille très faible des entre-nœuds, (ii) l'absence ou la très faible production de bois, (iii) la symétrie bilatérale. Ces axes produisent donc une surface foliaire très importante par rapport au coût carboné associé à leur édification (Johnson et Lakso 1986 ; Lauri et Kelner 2001). Ils sont émis en très grand nombre et portent donc la majorité de la surface assimilatrice de la plante. L'importante production de feuilles de ces axes est accentuée par un développement monopodial qui leur permet de mettre en place des feuilles pendant plusieurs années chez *P. virginiana*, *R. cathartica* et *Z. americanum*. Chez toutes ces espèces, les rameaux courts sont aussi le lieu préférentiel d'émission de la floraison.

Le second comportement des axes qui jouent un rôle dans l'exploitation du milieu n'a été observé ici que chez *Rhamnus cathartica* mais se retrouve également chez des espèces comme *Crateagus monogyna* Jacq., *Colletia cruciata* Gill. et Hook.

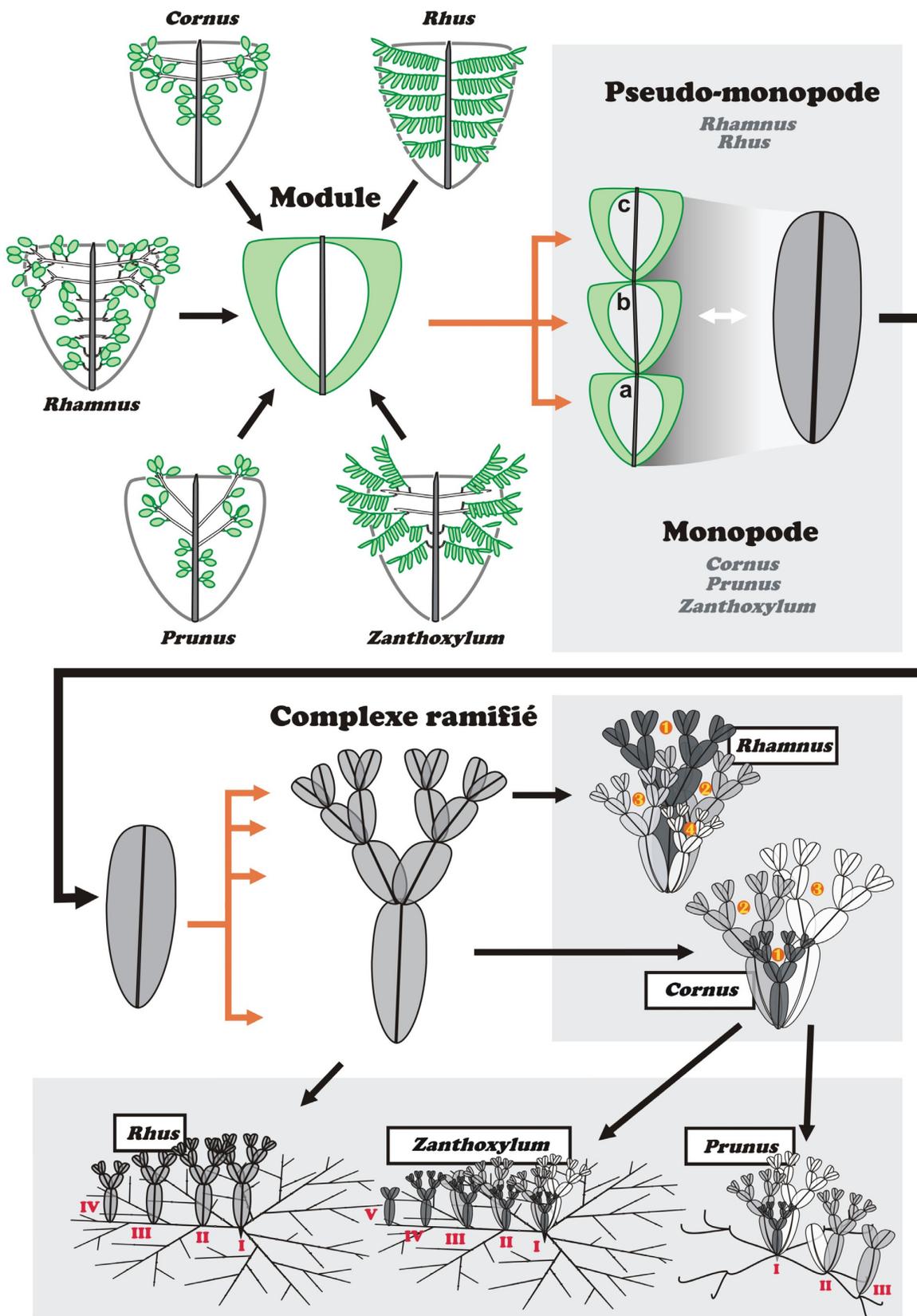


FIGURE 1 Structure consensuelle des buissons analysés : les lettres (a, b, c) identifient les modules successifs au sein d'un (pseudo)monopode ; les chiffres (1, 2, 3) identifient les complexes ramifiés se développant successivement sur la même souche ; les chiffres romains (I, II, III) identifient les structures portées par les différentes souches au sein de l'organisme.

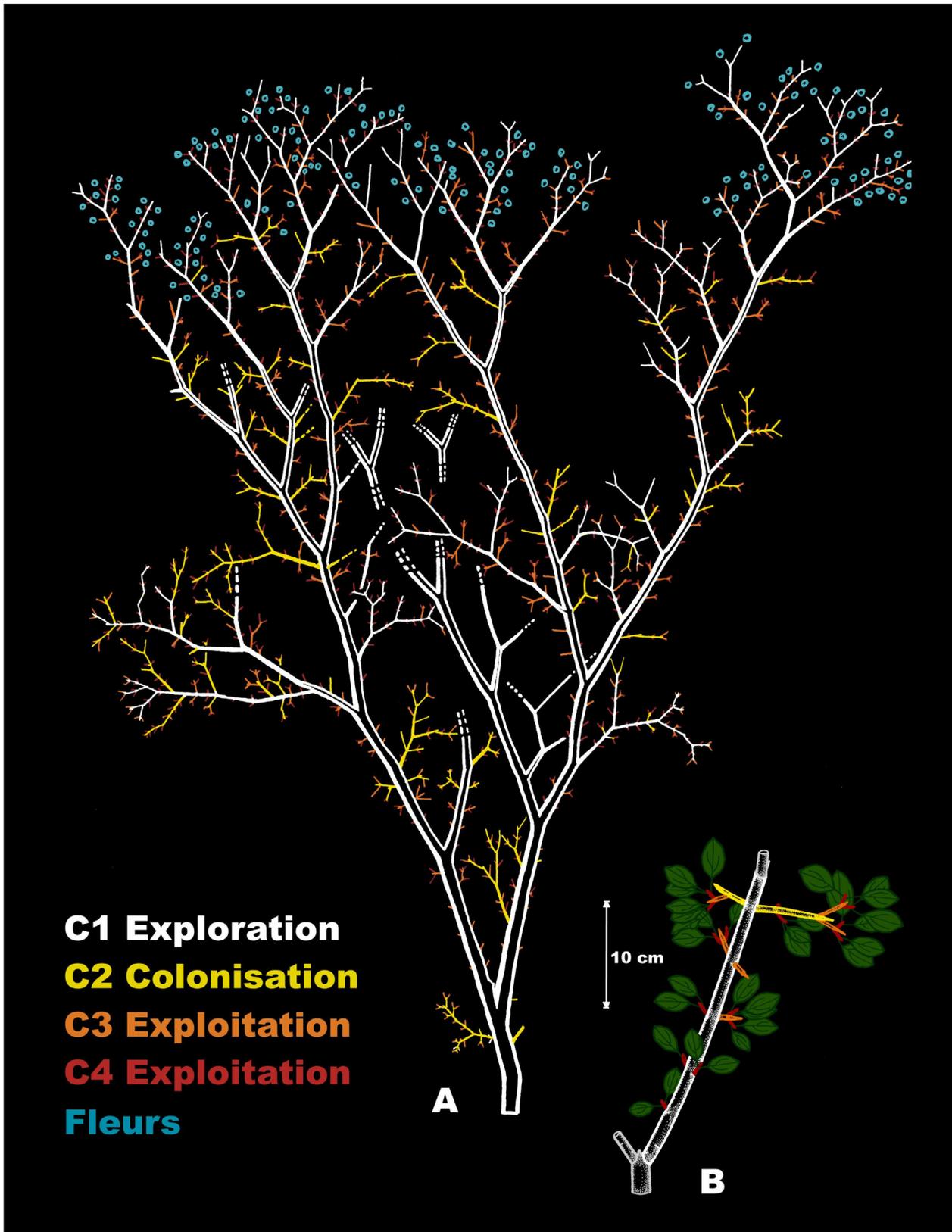


FIGURE 2 Illustration de la composition en catégories d'axes (C1, C2, C3 et C4) d'un complexe ramifié de *Rhamnus cathartica* : A complexe ramifié dont les axes ont été colorés différemment en fonction de leur catégorie ; le complexe ramifié mesure 2,8 m ; B Détail de la structure en catégorie d'axe d'un module.

ou *Colletia spinosissima* JF Gmel : la plante met en place des rameaux épineux qui supportent et "protègent" les rameaux courts. Ces rameaux de faible taille portent peu de feuilles, sont très courts et possèdent une durée de vie limitée. Ils portent généralement très peu de rameaux courts latéralement. Leur production de bois et l'induration de leur apex les transforment en épines sur lesquelles sont disposés les rameaux courts. Ce fonctionnement des rameaux épineux est probablement efficace car les espèces qui possèdent ces structures sont généralement favorisées par le pâturage (Heneghan 2004 ; Smit et Ruifrok 2011).

Le cas de *Rhus typhina*

Chez toutes les espèces qui possèdent plusieurs catégories d'axes, lorsque nous observons le volume d'espace exploré par un axe primaire, les feuilles présentes la première année sont celles de l'axe primaire. Chez les espèces tempérées à feuillage caduc, les feuilles de l'axe primaire ont été élaguées la deuxième année (dans le même espace). Les surfaces assimilatrices sont alors majoritairement représentées par les feuilles des axes de colonisation et par celles des rameaux courts. La troisième année et les années suivantes (Fig. 2B), les seules feuilles présentes dans cet espace sont celles mises en place par les rameaux courts. Il est intéressant de constater que chez *Rhus typhina*, chez qui une seule catégorie d'axe existe et qui doit donc assumer toutes les fonctions, aucun équivalent des structures de colonisation et d'exploitation n'est mis en place. Les axes primaires orthotropes explorent le milieu verticalement. Lorsque leur croissance est terminée et que le développement se poursuit par un relais sub-apical, plus aucune feuille ne sera émise dans la zone qui a été explorée auparavant. La couronne de la plante est donc limitée à la longueur de la dernière unité de croissance.

Pseudo-monopodes et complexes ramifiés

Les deux unités structurelles que nous avons pu identifier au-delà du module sont les pseudo-monopodes et les complexes ramifiés (Fig. 1). Ces deux unités sont construites par ramification sub-terminale des modules. Cependant leur structure n'est pas équivalente : le pseudo-monopode est réalisé par une succession linéaire de modules tandis que le complexe ramifié correspond à un dichasium régulier chez *C. sericea*, *P. virginiana*, *R. cathartica* et *R. typhina* ; nous reviendrons plus tard sur le cas de *Z. americanum*. Chez le pseudo-monopode, un seul module est produit dans l'alignement du précédent tandis que dans le second deux éléments équivalents sont mis en place à chaque niveau de ramification.

Chez le pseudo-monopode, il est fréquent que plusieurs modules soient mis en place en position sub-apicale. Dans ce cas, un seul module prend la dominance et participera à la mise en place de l'infrastructure tandis que les autres modules seront déjetés latéralement et se porteront à la manière de branches caduques. Cette spécialisation des modules qui conduit une partie d'entre eux à former un tronc et l'autre à former des branches latérales à chaque niveau de ramification rappelle le modèle architectural de Koriba (Hallé et Oldeman 1970 ; Fig. 3). La structure des complexes ramifiés fait en revanche plus penser au modèle de Leeuwenberg (Fig. 3). La ressemblance

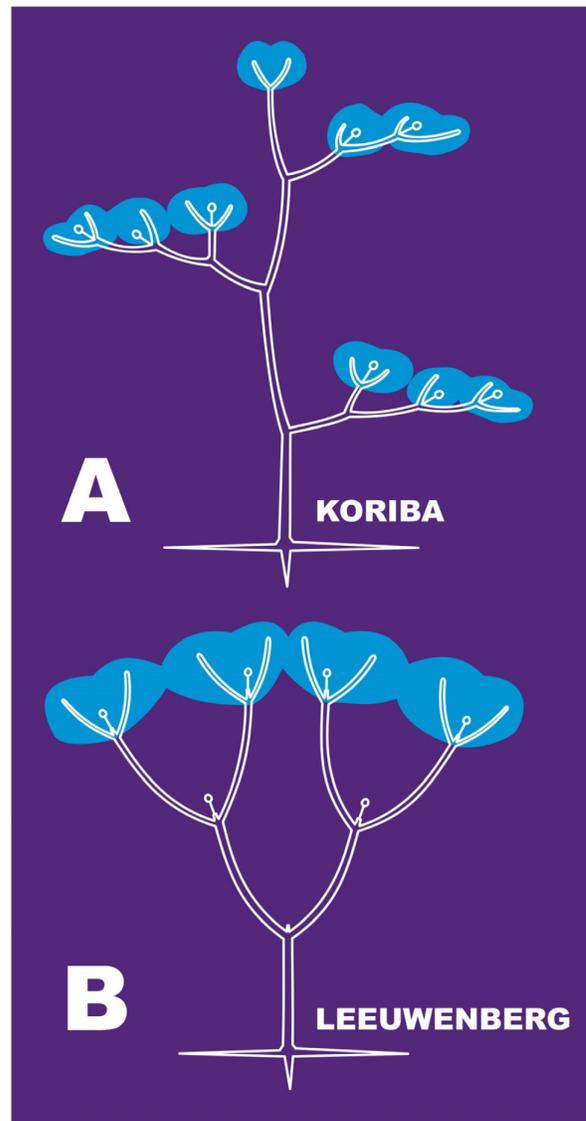


FIGURE 3 Modèles architecturaux de Koriba (A) et de Leeuwenberg (B) d'après (Hallé et Oldeman 1970).

entre les modèles de Koriba et de Leeuwenberg a déjà été commentée et est confortée par leur coexistence chez de nombreuses espèces (Hallé *et al.* 1978). Chez les plantes présentant le modèle de Leeuwenberg, il est fréquent d'observer à la base de la plante une succession de modules dominants uniques à chaque niveau de ramification correspondant à ce que nous définissons ici comme un pseudo-monopode. Il serait alors possible d'interpréter la mise en place de ce pseudo-monopode comme étant un effet de base (Barthélémy *et al.* 1997) correspondant à une augmentation des paramètres quantitatifs des axes au début du développement de la plante. En revanche, la répétition régulière, chez *Rhamnus cathartica* et chez *Rhus typhina*, de ces pseudo-monopodes pour former chacune des branches du complexe ramifié est en désaccord avec un effet de base et valide cette structure comme un niveau d'organisation à part entière.

Le pseudo-monopode doit être vu ici comme un niveau d'organisation intermédiaire : pour *Rhamnus cathartica* et *Rhus*

typhina, il permet à la plante d'adapter son exploration verticale. Le pseudo-monopode possède une infrastructure à géométrie axiale : très peu de modules sont nécessaires pour mettre en place un allongement significatif de la structure. En revanche le complexe ramifié, qui est le dernier niveau d'organisation caulinaire de toutes ces espèces, présente une infrastructure tridimensionnelle qui permet une occupation rapide et efficace de l'espace mais qui ne favorise pas l'exploration verticale. Le même constat est effectué chez les arbres tropicaux et tempérés pour le modèle de Leeuwenberg : il ne mène généralement pas à l'édification d'organismes de grande taille, mais plutôt à des plantes utilisant la stratégie "r" et capables d'envahir rapidement le milieu (Hallé *et al.* 1978). Parmi les cinq buissons étudiés, *Rhamnus cathartica* et *Rhus typhina* sont les deux espèces qui mettent en place des pseudo-monopodes au sein des complexes ramifiés ; ce sont aussi les deux espèces qui deviennent les plus hautes.

Nous traitons à part le cas de *Zanthoxylum americanum* car en milieu ouvert la structure de ses complexes ramifiés présente les propriétés décrites plus tôt : *i.e.* qui mettent en place une structure tridimensionnelle constituée par des modules qui, sous leur apex nécrosé, donnent naissance à plusieurs modules relais équivalents. En sous-bois, cette unité n'est la plupart du temps pas mise en place, le développement des structures portées par chacun des drageons étant bloqué à la mise en place du premier module. Lorsque plusieurs modules sont mis en place, la structure qui est mise en place ne ressemble pas à celle édifiée en milieu ouvert mais correspond à un empilement de modules dont la base est orthotrope et l'apex plagiotrope, à la manière d'un modèle de Troll (Hallé et Oldeman 1970).

VARIABILITE MORPHOLOGIQUE

Mouvements morphogénétiques et âge physiologique

Nozeran (1978) définit le mouvement morphogénétique comme un ensemble de transformations des organes, selon une séquence d'événements à déterminisme endogène, opérant depuis la graine jusqu'à la mort de l'individu et impliquant des transformations à différentes échelles d'analyses de la plante. Les transformations aux échelles inférieures de la plante ou mouvements morphogénétiques partiels (Nozeran 1986), de l'architecture de *Zanthoxylum americanum* ont été révélées au cours de cette étude. Ils correspondent aux composantes du mouvement morphogénétique global associées à chaque niveau d'organisation. Barthélémy *et al.* (1997) ont montré que la position d'un axe ou de son méristème, au sein de ces mouvements morphogénétiques, peut être définie à partir de ses productions latérales définissant ainsi son âge physiologique (pour une revue, voir Barthélémy et Caraglio 2007).

Mouvement morphogénétique au sein des modules

Chez toutes les espèces, nous observons une évolution de l'âge physiologique au sein des modules qui se termine par la mort de l'apex. La mise à fleur terminale peut avoir lieu chez *Cornus sericea* et *Rhus typhina* mais n'intervient chez ces deux espèces qu'après plusieurs années, bien après que leur

caractère sympodial ne se soit affirmé. Chez *Rhus typhina* et *Cornus sericea*, avant que la floraison n'intervienne, la croissance des modules s'arrête suite à la parenchymatisation de leur apex (Prévost 1972, 1978 ; Hallé *et al.* 1978). Il arrive fréquemment chez *Cornus sericea*, avant que la parenchymatisation ou que la floraison n'ait lieu, que le développement de l'axe primaire soit très fortement modifié dans sa partie apicale. L'apex de l'axe primaire du module change de comportement pendant deux ou trois ans et adopte des propriétés de croissance analogues à celles des rameaux courts. Les autres espèces bien que présentant des floraisons latérales sont également sympodiales. La floraison terminale est donc l'un des moyens pour un module de finir son développement mais n'est pas exclusif. Chez *Rhamnus cathartica*, la fin du développement du module est marquée la plupart du temps par la lignification de l'apex qui forme alors une épine. Chez *Prunus virginiana*, l'apex se dessèche et le bourgeon apical finit par être élagué. Chez *Zanthoxylum americanum*, nous observons deux comportements en apparence disjoints selon l'environnement lumineux : en milieu ouvert l'apex des modules se dessèche rapidement et le bourgeon apical est élagué tandis qu'en sous-bois l'axe primaire du module change de comportement graduellement et son méristème apical produit d'abord des structures comparables à celle des axes de seconde catégorie puis finit par produire des unités de croissance comparables à celles des rameaux courts. Toutes ces structures qui marquent la fin du développement des modules sont des structures spécialisées et correspondent à des productions de méristèmes physiologiquement âgés (Barthélémy et Caraglio 2007). Le module, au cours de sa période de croissance (qui peut être d'une saison de végétation seulement), franchit de nombreuses étapes développementales qui le font passer d'une structure peu spécialisée (physiologiquement jeune) d'axe primaire à une structure extrêmement spécialisée (physiologiquement âgée) de fleur, épine, rameau court ou autre. A sa mort, le méristème apical peut donc avoir réalisé de manière accélérée l'intégralité du vieillissement que subissent les méristèmes apicaux d'arbres monopodiaux pendant des dizaines d'années (Sabatier et Barthélémy 1999). Ces observations sont complètement convergentes avec de nombreuses observations préalables chez les plantes sympodiales (Hallé *et al.* 1978 ; Barthélémy et Caraglio 2007).

Mouvement morphogénétique au sein des complexes ramifiés

L'existence de mouvements morphogénétiques au sein des pseudo-monopodes n'a pas été étudiée quantitativement car les pseudo-monopodes observés chez *Rhamnus cathartica* ou *Rhus typhina* comportent trop peu de modules pour que la caractérisation des transformations morphologiques soit intéressante. Les analyses qualitatives font en revanche ressortir que les propriétés de ramification évoluent depuis les modules de la base jusqu'à ceux de la périphérie des pseudo-monopodes. Les branches formées par les modules déjetés latéralement se redressent progressivement jusqu'au dernier module du pseudo-monopode qui porte sub-terminalement deux nouveaux pseudo-monopodes. Ce mécanisme à l'échelle des pseudo-monopodes est une manifestation de la métamorphose architecturale décrite chez les arbres par Edelin (1984).



FIGURE 4 Deux individus de *Rhus typhina* : l'ensemble des tiges présentes sous la courbe rouge à gauche font parties d'un seul individu femelle ; à droite, toutes les tiges sous la courbe rose font partie d'un individu mâle. L'échelle est donnée par le personnage présent au centre et entouré en jaune. Les deux individus poussent sur une butte de terre. La hauteur de deux plantes au centre des clones est d'environ 6 à 7 mètres.

Chez toutes les espèces, une décroissance de la taille des pseudo-monopodes et/ou des modules est observée depuis la base jusqu'à la périphérie des complexes ramifiés (Fig. 1). Chez les deux espèces qui développent des pseudo-monopodes (*Rhamnus cathartica* et *Rhus typhina*), leur taille décroissante est expliquée par une décroissance du nombre de modules qui les composent. Le même phénomène est observé dans les couronnes des arbres construites par répétitions successives : les capacités de croissance des réitérés deviennent de plus en plus faibles passant d'une réitération dite arborescente, à une réitération sub-frutescente, puis frutescente et aboutissant à une réitération herbacée (Hallé *et al.* 1978). Cette nomenclature peut prêter à confusion car elle associe directement le caractère arborescent, buissonnant et herbacé à la dimension des réitérés mais illustre très clairement ce phénomène de diminution progressive des dimensions des réitérés. Les dernières unités réitérées qui correspondraient à la réitération herbacée, se stabilisent chez beaucoup d'espèces pour former une unité spécifique appelée "unité architecturale minimale" (UAM) par Barthélémy (1988). Cette mise en place de l'UAM se manifeste, chez toutes les espèces étudiées, par la mise en place dans la périphérie de la couronne de modules composés par l'axe primaire uniquement et présentant des dimensions très restreintes et stéréotypées. Deux points doivent être soulignés concernant la mise en place de cette unité chez les buissons analysés : (i) l'unité architecturale minimale est identique quel que soit le milieu (environnement lumineux) ; (ii) toutes les structures mises en place à partir d'une UAM sont des UAM. Ces deux propriétés impliquent qu'à partir du moment où l'UAM est mise en place de manière généralisée dans la périphérie de la structure, les capacités d'exploration et de réponses plastiques subséquentes de l'organisme sont très limitées ou nulles. Il est donc intéressant de repérer la mise en place des unités architecturales minimales quand le but recherché est de caractériser le comportement de l'organisme et ses modifications en fonction de l'environnement de la plante. L'exclusion de toutes ces parties invariables est un préalable nécessaire afin d'extraire efficacement les réponses de la plante. Autrement dit, passé un certain stade de développement, la mesure ou la description des dernières pousses de croissance n'apporte presque aucune information sur les capacités de réponse de la plante en fonction de son environnement.

Mouvement morphogénétique entre complexes ramifiés

Les transformations morphologiques les plus importantes au sein de l'organisme ont lieu entre les complexes ramifiés successifs. Le mouvement défini par ces transformations détermine donc une grande partie du comportement de l'espèce (Fig. 1). Lorsque la plante n'est pas dans des conditions limitantes, comme celles du sous-bois, ces

transformations concernent les dimensions et la composition des complexes ramifiés.

Chez *Rhamnus cathartica*, le premier complexe ramifié, mis en place à partir de l'axe issu de la graine est le plus grand et le plus ramifié. Les propriétés de ce complexe ramifié vont donc définir l'essentiel des capacités d'exploration verticale. Les complexes ramifiés mis en place par la suite sont plus petits ou de tailles égales et sont généralement moins ramifiés mais se surajoutent aux structures déjà en place pour participer activement à l'occupation de l'espace et à la reproduction. Cette espèce ne possède pas de structures d'exploration latérale permettant à la plante un mouvement important dans le plan horizontal et n'adapte pas non plus sa structure existante pour l'orienter dans ce plan : son occupation de l'espace va donc dépendre de sa capacité d'exploration verticale et de sa capacité à survivre dans des environnements défavorables. L'individu devra composer avec les contraintes rencontrées au-dessus du lieu de germination pendant toute la durée de vie de la plante.

Chez *Cornus sericea*, *Prunus virginiana* et *Zanthoxylum americanum*, des complexes ramifiés de plus en plus grands se développent à partir de la base du premier complexe ramifié provenant de la graine. Ces structures, bien que développées à partir de bourgeons dormants, sont complètement intégrées à la séquence de développement de ces espèces. L'émission d'axes de plus en plus grands à partir de la base de ces structures buissonnantes rappelle la croissance d'établissement décrite par Tomlinson et Esler (1973). Cependant l'interprétation donnée par les auteurs ne semble pas s'appliquer ici : la croissance d'établissement est initialement définie comme une adaptation, propre à certaines monocotylédones, permettant un épaississement des axes sans croissance secondaire. Ce même phénomène de mise en place différée d'éléments de plus en plus grands à la base de la plante jusqu'à atteindre une phase de stabilisation semble être un mécanisme très répandu chez les buissons, y compris chez les ligneux (Rauh 1939 ; Charles-Dominique *et al.* 2010). Comme les dimensions des complexes ramifiés successifs augmentent, les propriétés du ou des premiers complexes sont peu informatives pour décrire le comportement de la plante entière. En effet l'occupation spatiale de la plante entière à un instant donné dépend presque exclusivement du tout dernier complexe ramifié développé, les plus anciens étant petits et en cours de sénescence ou nécrosés.

Mouvement morphogénétique au-delà des complexes ramifiés

Zanthoxylum americanum et *Rhus typhina* développent des drageons à partir d'un système racinaire horizontal (Fig. 1). *Prunus virginiana* développe de nouvelles souches à partir de rhizomes souterrains. Nous constatons que, chez ces trois espèces, les drageons successifs ou les rhizomes mettent en place la même structure que le pied-mère et sont eux-mêmes inscrits dans un mouvement morphogénétique

global. En effet leurs complexes ramifiés sont constitués par des éléments de plus en plus grands au cours du développement. Après un certain stade de développement, comme pour la croissance d'établissement, la taille des éléments constitutifs des complexes ramifiés se stabilise. Ce mouvement se traduit par la mise en place d'une couronne de l'individu entier qui s'inscrit dans un dôme (Fig. 4 : exemple de *R. typhina*). Chez ces trois espèces et dans des conditions non limitantes, toutes les parties de la plante restent connectées entre-elles par des structures souterraines pendant toute la durée de vie de la plante. Ces situations rendent indispensable l'analyse de l'architecture de la partie souterraine qui définit la plus grande partie de la forme finale de l'individu.

Catégories d'axes variantes et invariantes

Nous avons mesuré les propriétés quantitatives des catégories d'axes de chaque module et caractérisé leurs modifications en fonction de l'ontogénèse et en réponse à différents environnements lumineux chez trois espèces : *C. sericea*, *R. cathartica* et *Z. americanum* (Chap. III à V). Il apparaît chez ces trois espèces que les propriétés de la première catégorie d'axes changent le plus au cours de l'ontogénèse et en réponse à l'environnement lumineux, les catégories d'axes périphériques variant peu ou pas.

Les axes périphériques, qui sont les axes les plus spécialisés (*sensu* Barthélémy et Caraglio 2007), se comportent donc toujours sensiblement de la même manière du début du développement de la plante jusqu'à sa fin et dans les milieux ouverts ou fermés. Les capacités d'adaptation des fonctions de colonisation et d'exploration vont donc uniquement concerner la quantité d'axes mise en place sur les axes non spécialisés.

Ces résultats sont d'une importance capitale car ils impliquent que les propriétés d'occupation spatiale de la plante dépendent en majeure partie des axes primaires de la plante. Un résumé efficace de la compétition peut donc être obtenu en caractérisant finement leur comportement.

Ontogénèse et plasticité phénotypique

Effets cumulés

Comme nous avons pu le voir, les axes responsables du comportement de chacune des cinq espèces sont soumis à des variations ontogéniques et plastiques. Les variations des propriétés des axes au cours de l'ontogénèse sont très importantes et s'inscrivent dans un mouvement morphogénétique d'ensemble spécifique, somme de tous les mouvements partiels associés à chaque niveau d'organisation. Chez les buissons analysés, les propriétés quantitatives des axes dépendent, par ordre d'importance : (i) de la catégorie d'axe ; (ii) de la position de l'axe au sein du mouvement morphogénétique de la plante ; (iii) de l'environnement de la plante ; (iv) d'un effet aléatoire individuel. Ceci implique que la structure des plantes et son ontogénèse doivent être prises en compte lorsqu'une comparaison est effectuée entre des individus dans des environnements différents (Diggle 2002 ; de Kroon *et al.* 2005 ; Barthélémy et Caraglio 2007), autrement l'analyse ferait plutôt ressortir une différence ontogénique ou due à

l'échantillonnage des catégories d'axes plutôt qu'une modification développementale en réponse à l'environnement.

Plasticité ontogénique

Différentes méthodes de prise en compte de l'ontogénèse ont été employées afin de révéler les réponses de plasticité phénotypique de ces espèces. Ces méthodes d'extraction de la plasticité sont présentées dans le chapitre VI. Celle qui permet le mieux d'extraire les réponses plastiques associées à la prolifération des espèces est la comparaison de séquences de développement. Les propriétés morphologiques des modules sont mesurées à différentes positions dans la structure des individus. Il est alors possible de comparer les séquences de développement dans différents milieux et de caractériser ainsi la plasticité ontogénique (Wright et McConnaughay 2002). Les analyses architecturales en milieu ouvert et en sous-bois ont permis de montrer que d'une manière générale chez ces espèces, les mouvements morphogénétiques étaient ralentis lorsque la plante se développe dans le sous-bois. Ce ralentissement conduit les plantes en sous-bois à développer pendant la majorité de leur développement des stades ontogéniques développés en milieu ouvert pendant les toutes premières phases de développement de la plante. Le même phénomène a été décrit chez *Araucaria araucana* par Grosfeld *et al.* (1999) Chez *Rhamnus cathartica* et chez *Rhus typhina*, cette plasticité ontogénique a un impact direct sur la prolifération des populations à l'échelle du paysage : les plus proliférantes étant celles qui présentent les séquences de développement les plus rapides.

Niveaux d'organisation supérieurs

Les modifications ontogéniques et les réponses plastiques les plus marquées interviennent aux niveaux d'organisation supérieurs de la plante. Ce sont ces variations qui définissent majoritairement la forme et le comportement des individus. Nos résultats à l'échelle du paysage confirment également que ce sont les variables individuelles les plus explicatives de la prolifération des populations. Plus le niveau d'organisation considéré au sein de la plante est grand et plus l'information est pertinente pour expliquer les propriétés compétitives. Ces conclusions permettent de préciser : (i) que l'analyse des premiers stades de développement des buissons n'est pas la meilleure approche pour cerner les propriétés compétitives de la plante entière ; (ii) qu'il est possible de réduire les contraintes méthodologiques à la caractérisation de la compétition *in situ* en ne mesurant que des macro-caractères accessibles et mesurables rapidement.

Comportements architecturaux en milieu ouvert et en sous-bois

En pleine lumière, les cinq espèces buissonnantes mettent en place des structures érigées, possédant une croissance rapide, très densément ramifiées et présentant une floraison abondante. Ces traits, associés aux espèces de début de succession (MacArthur et Wilson 1967 ; Grime 1977 ; Sanoja 1985 ; Millet *et al.* 1998), ont fréquemment été suggérés pour expliquer la capacité de nombreux buissons à exclure leurs

compétiteurs (Claridge et Franklin 2002 ; Sharma *et al.* 2005 ; Theoharides et Dukas 2007 ; Knight *et al.* 2007).

En sous-bois, les modules de tous les buissons analysés sont très peu ramifiés et mettent en place des structures très rudimentaires. Nous pensons que ces structures possèdent un faible coût énergétique pour la plante et qu'elles permettent à la plante de survivre dans un milieu limitant. Ces comportements rappellent ceux décrits pour un certain nombre de plantes ligneuses dans les conditions de sous-bois sous les noms de 'statuts d'attente', 'suppression de croissance' ou encore 'stratégie Oskar' (Silvertown 1982 ; Heuret *et al.* 2000 ; Closset-Kopp *et al.* 2007). Ces comportements sont connus pour permettre la survie de la plante en attendant qu'une ouverture du milieu s'opère : l'espèce dispose alors d'un ensemble de jeunes plants déjà présents dans le sous-bois et qui peuvent se développer plus rapidement que les autres espèces se développant à partir de graines (Alaback et tappeiner 1991 ; Closset-Kopp *et al.* 2007).

Si ces buissons analysés sont effectivement adaptés à la survie en sous-bois et capables de profiter d'une trouée, leur comportement en sous-bois ne se limite pas à une attente de l'ouverture du milieu. En effet, chez tous ces buissons, les modifications de la structure sont mises en place conjointement avec des modifications permettant l'exploration du milieu. L'exploration induite par les conditions de sous-bois peut être une exploration verticale ou latérale.

Exploration verticale induite par les conditions du sous-bois

Chez *R. cathartica*, la différence principale concernant la fonction d'exploration entre le sous-bois et le milieu ouvert concerne l'exploration verticale de la plante. Les modifications structurelles entre les deux milieux ont donc été identifiées afin de caractériser chez l'ensemble des buissons la manière dont ces buissons modifient leur exploration verticale.

L'exemple de *Rhamnus cathartica* est intéressant car il permet d'illustrer un point essentiel à cerner afin de comprendre le comportement de ces buissons. Ces buissons sont des plantes modulaires comme le confirme la description des unités de construction au début de ce chapitre. Cependant, les capacités de transformation de la structure dépassent très largement les seules capacités de transformation des modules. Chez *R. cathartica*, les modules s'allongent en moyenne de 43 % entre le milieu ouvert et le sous-bois. Chacun des modules est plus long en milieu fermé qu'en milieu ouvert : en sous-bois ils sont composés par un nombre plus important d'entre-nœuds longs. Cette augmentation, si elle était répercutée sur tous les modules d'une plante ayant la même organisation qu'en pleine lumière, conduirait la plante à présenter une augmentation de taille de 43 %. La différence de taille entre les deux situations lumineuses est bien supérieure car elle est doublée voire souvent triplée pour des individus de même âge. Toujours en conservant le même type d'organisation de la plante dans les deux situations lumineuses, l'augmentation de la taille pourrait s'expliquer par une augmentation très importante du nombre de modules mis en place en sous-bois par rapport au nombre mis en place en pleine lumière. L'inverse est observé : à âge égal, les plantes du sous-bois possèdent quatre fois moins de modules qu'en milieu ouvert. Cet

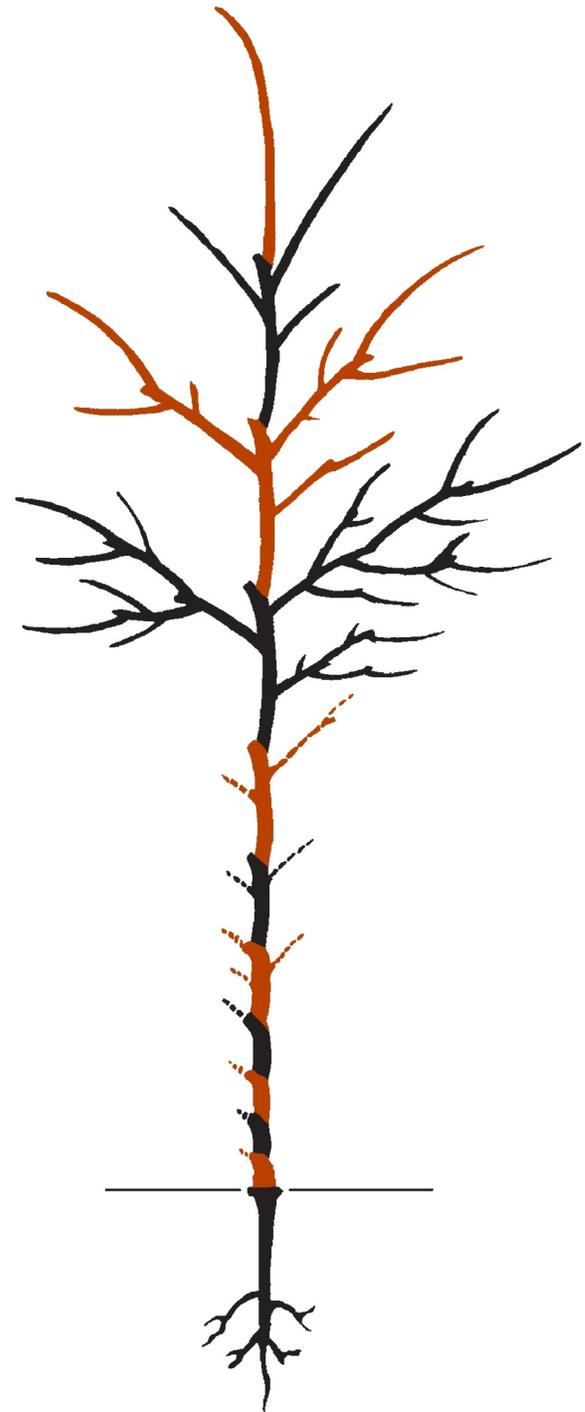


FIGURE 5 Structure d'un arbre sympodial théorique (d'après Troll 1937)

exemple illustre très clairement que les propriétés moyennes des modules, même couplées avec le nombre de modules composant la plante ne peut pas résumer efficacement le comportement de la plante entière car celui-ci dépend principalement de son organisation. Celle-ci, nous le rappelons, est déterminée par la manière dont sont agencés

entre eux les modules aux seins des niveaux d'organisation supérieurs. Ici l'adaptation de l'exploration verticale est principalement réalisée chez *R. cathartica* par la longueur des pseudo-monopodes : le nombre de modules alignés constituant le pseudo-monopode étant le premier déterminant de cette longueur, le second étant la longueur des modules. La favorisation du développement des pseudo-monopodes en sous-bois conduit *R. cathartica* à développer un port arborescent : les individus présentent un tronc la plupart du temps unique et une hauteur dépassant fréquemment les 7 mètres (Knight *et al.* 2007). Nous remarquons que parmi les arbres sympodiaux tempérés, beaucoup adoptent un développement comparable à celui des pseudo-monopodes comme *Betula populifolia* Marsh., *Carya cordiformis* (Wang) K Koch. (Millet *et al.* 1999) ou *Platanus hybrida* Brot. (Caraglio et Edelin 1990). L'arbre sympodial théorique de Troll (1937) suit également un mode de développement comparable à celui d'un grand pseudo-monopode : chacun des modules constituant le tronc est un module ramifié donnant sub-apicalement naissance à un module unique dans son alignement (Fig. 5). Il est possible de rattacher ce comportement aux modifications de « bifurcation ratio » qui ont été très largement commentées dans la littérature mais comme le fait remarquer Tomlinson (1978), plusieurs organisations peuvent aboutir à des « bifurcation ratio » comparables : cette mesure doit donc plutôt être considérée comme reflétant une conséquence de l'organisation plutôt que comme un mécanisme directeur.

Exploration latérale induite par les conditions du sous-bois

La réflexion sur l'exploration latérale est alimentée principalement par trois des cinq espèces : *Cornus sericea*, *Prunus virginiana* et *Zanthoxylum americanum*. *Rhamnus cathartica* ne modifie pas son exploration latérale entre les milieux ouverts et le sous-bois. *Rhus typhina* ne se développe pas dans le sous-bois. Même si nous y retrouvons quelque fois des tiges, celles-ci sont mises en place à partir de drageons alimentés depuis des zones ensoleillées et ne demeurent vivantes que pendant une période très limitée.

Chez les trois espèces, nous avons pu identifier des points communs dans le mode d'exploration latérale. Nous retrouvons chez ces espèces un ensemble de propriétés des modules (faible ramification, fort ratio feuille/tige et orientation plus horizontale) qui fait partie du 'shade avoidance syndrome' (pour une revue, voir Smith et Whitelam 1997) induit par les propriétés lumineuses du sous-bois : *i.e.* une diminution de l'intensité lumineuse, une direction de la lumière horizontale (Matsuzaki *et al.* 2007) et un faible ratio rouge/rouge lointain (Miner *et al.* 2005 ; Valladares *et al.* 2007). En revanche, chez ces buissons, comme pour l'exploration verticale, les propriétés des modules sont de faible importance pour expliquer l'exploration latérale. L'adaptation de l'exploration latérale dépend principalement de l'agencement entre elles des parties de la plante et surtout à son niveau d'organisation supérieur. Chez *C. sericea*, l'exploration latérale est principalement favorisée par l'affaissement des axes à la base des complexes ramifiés. Lorsqu'une portion d'axe primaire

touche le sol, nous observons un enracinement adventif souvent suivi par la mise en place d'une nouvelle souche. Cette zone morphogène présente les mêmes propriétés que le collet : elle peut par exemple donner naissance à un nouveau pivot et à de nouveaux complexes ramifiés. Chez *Prunus virginiana*, de nouvelles zones morphogènes possédant les mêmes caractéristiques sont mises en place à partir de rhizomes à la base des complexes ramifiés. Chez *Zanthoxylum americanum*, la mise en place de zones morphogènes est automatique sur le système racinaire horizontal quel que soit l'environnement dans lequel il pousse. En revanche, la mise en place de nouveaux pivots ne s'observe que dans les conditions de sous-bois et intervient quand la nécrose de portions du système racinaire isole un drageon. Comme la souche dérivant de la zone du collet, chacune de ces nouvelles souches possèdent une symétrie radiale. Cette propriété est très importante pour la capacité de la plante à adapter son mode d'exploration latérale en fonction de l'environnement rencontré. Chez ces trois espèces, à partir du collet, sont émises dans toutes les directions des structures d'exploration latérale (axes stolonifères, rhizomes et racines horizontales). Ces structures possèdent une symétrie bilatérale, une croissance rapide, une direction de croissance plagiotrope et vont donner naissance à des complexes ramifiés. Une occupation efficace de l'espace est rendue possible par la répétition séquentielle de ces structures. Cependant, à l'issue de la répétition, les axes portés forment un angle fermé avec l'axe porteur. Cette propriété conduit donc les nouveaux axes mis en place à suivre sensiblement la même direction que l'axe qui les supporte. La mise en place d'une nouvelle souche qui présente les mêmes propriétés que le collet va permettre un retour à la symétrie radiale et donc une nouvelle possibilité d'explorer toutes les directions.

Au fur et à mesure de l'édification de la plante, les structures qui seront disposées dans les meilleures conditions lumineuses vont survivre. En pleine lumière, toutes les structures sont conservées et la plante possède donc une symétrie radiale. En sous-bois, seuls les "chemins morphologiques" reliant les complexes ramifiés dans les meilleures conditions lumineuses sont sélectionnés édifiant ainsi une plante à symétrie bilatérale. Une polarité est définie par le mouvement de la plante depuis sa zone de germination vers les zones les plus ensoleillées (lisière, trouée...). Les agencements des structures permettant chez ces trois espèces une exploration latérale importante en sous-bois sont très similaires. Ce résultat suggère que la plante peut mettre en place une stratégie développementale à partir d'organes d'exploration de différentes natures (stolons, rhizomes, racines).

PROPRIETES ARCHITECTURALES ET ECOLOGIE DES ESPECES

Sur la base des capacités de réponses des cinq espèces en milieu ouvert et en sous-bois, nous avons défini trois stratégies dont les propriétés sont résumées dans la figure 6. Nous analysons ensuite la manière dont les stratégies de ces espèces influent sur leur comportement écologique au sein du paysage.

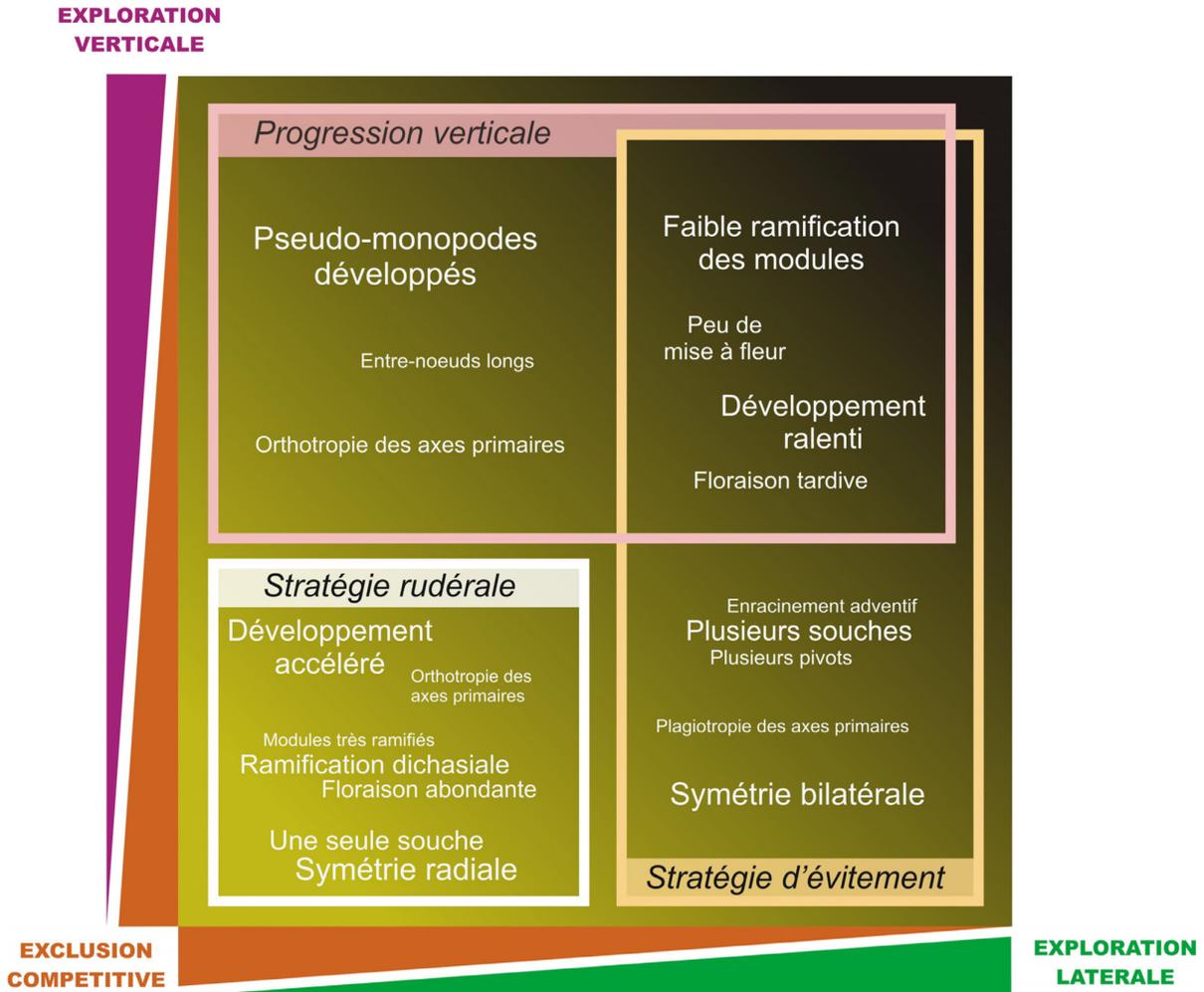


FIGURE 6 Stratégies architecturales : chaque stratégie présente les propriétés à l'intérieur de son encadré ; l'abscisse et l'ordonnée permettent de définir les comportements associés à chacun des caractères. Le dégradé jaune indique les conditions de lumières favorisant les traits observés.

Stratégie rudérale

La première stratégie, mise en place chez toutes ces espèces en milieu ouvert, correspond à la stratégie rudérale décrite initialement pour caractériser le comportement des plantes herbacées et dont les propriétés s'appliquent plus généralement aux espèces de début de succession (Grime 1977 ; Sanoja 1985 ; Barbour *et al.* 1987 ; Millet *et al.* 1998). Les caractères qui y sont associés ici sont :

- La mise en place rapide des niveaux d'organisation supérieurs due à l'expression rapide de la séquence de développement.
- La ramification dense favorisée par le développement à partir de toutes les zones morphogènes, la ramification dichasiale et l'importante ramification des modules.
- La symétrie radiale autour d'un seul centre organisateur due au développement équivalent de l'ensemble des "chemins morphologiques" existants.
- La floraison importante et précoce associée à l'expression rapide de la séquence de développement et à la ramification dense.

Toutes les espèces buissonnantes étudiées possèdent de bonnes capacités compétitives dans les milieux ouverts

qu'elles envahissent y compris dans leur aire de répartition (Mulligan et Munro 1981 ; Meilleur *et al.* 1994 ; Marie-Victorin 1995 ; Canham *et al.* 1998 ; Johnson 2000 ; Heneghan *et al.* 2004 ; Kurylo *et al.* 2007). L'analyse à l'échelle du paysage a permis de confirmer que des éléments de cette stratégie sont effectivement reliés à la prolifération des populations de *Cornus sericea*, *Rhamnus cathartica*, *Rhus typhina* et de *Zanthoxylum americanum*.

Chez *Rhus typhina*, la stratégie rudérale est la seule que nous ayons identifiée chez l'espèce. La prolifération de ses populations est favorisée par une accélération de la mise en place de la séquence de développement mais aucune variation de l'organisation de la plante n'est révélée. Cette incapacité de la plante à adapter son architecture à son environnement se traduit par un comportement écologique de spécialiste. La plante se répand dans les milieux ouverts tant que les conditions lumineuses lui sont favorables. Son développement latéral ne s'arrête que lorsque les nouveaux drageons pénètrent une zone forestière. Lorsque la plante a dépassé les tout premiers stades de développement, la couverture herbacée ou buissonnante ne constitue pas un obstacle à son développement : le système des drageons possédant une croissance très rapide lui permet de surcimer les espèces présentes en peu de temps. Nous avons ainsi

rencontré des associations pérennes entre cette espèce et des buissons plus bas comme *Rubus occidentalis* L.

Quatre des cinq espèces décrites au cours de cette étude possèdent en plus de la stratégie rudérale une deuxième stratégie de développement mise en place lorsque les conditions lumineuses sont défavorables à la plante.

Stratégie d'évitement

La stratégie mise en place par *C. sericea*, *P. virginiana* et *Z. americanum* dans le sous-bois dense consiste à développer des structures d'occupation de l'espace très faiblement développées et à adopter une organisation permettant un déplacement latéral rapide. Les propriétés qui sont associées à cette stratégie sont :

- Une mise en place ralentie des niveaux d'organisation supérieurs due à l'expression lente de la séquence de développement.
- Une ramification éparse favorisée par le développement d'une faible proportion des zones morphogènes et la faible ramification des modules.
- La symétrie bilatérale orientée vers les zones les plus lumineuses due au développement préférentiel des "chemins morphologiques" disposés dans les conditions les plus favorables.
- Le développement de plusieurs souches associé à l'enracinement adventif fréquent et conduisant à la mise en place de plusieurs centres organisateurs.
- L'étiollement des structures.
- La floraison faible et tardive associée à l'expression lente de la séquence de développement et à la ramification éparse.

Cette stratégie permet principalement à la plante de se séparer de conditions défavorables en migrant vers des zones permettant son développement selon la stratégie rudérale. Autrement dit, lorsque son expression est activée, la plante peut difficilement exclure les autres espèces présentes. Nous constatons qu'à l'échelle du paysage, la prolifération de ces espèces n'est pas associée avec la mise en place des propriétés de cette stratégie. Elle permet donc certainement à ces plantes de survivre dans un grand nombre d'habitats, mais n'est pas suffisante pour permettre la prolifération dans un milieu fermé.

Progression verticale

Enfin la dernière stratégie, mise en place chez *Rhamnus cathartica* et *Zanthoxylum americanum* (cf. chapitres III et VI) correspond à la mise en place de structures faiblement ramifiées et adoptant une organisation permettant une exploration verticale importante. Cette stratégie ne s'apparente donc pas complètement à la stratégie K (Barbour *et al.* 1987 ; Millet *et al.* 1998) car elle n'implique pas une croissance lente, ni ne correspond à une élongation de la durée de vie. Les propriétés qui sont associées à cette stratégie sont :

- Une mise en place ralentie des niveaux d'organisation supérieurs due à l'expression lente de la séquence de développement.
- Un nombre d'axes réduit induit par le développement de pseudo-monopodes longs et par la faible ramification des modules.
- L'étiollement des structures.

- La mise en place d'un grand nombre de feuilles par axe.
- La floraison faible et tardive associée à l'expression lente de la séquence de développement et à la ramification éparse.

Cette stratégie conduit la plante à survivre dans des conditions de faible éclairage pendant que les structures d'exploration verticale permettent le positionnement de la couronne dans une zone plus éclairée. Cette stratégie peut donc conduire la plante à s'implanter de manière pérenne dans le sous-bois et à exclure les espèces moins résistantes. Nous constatons que des propriétés de cette stratégie expliquent en partie la prolifération des populations de ces deux espèces.

Chez *Zanthoxylum americanum*, cette stratégie n'est pas apparue lors de l'analyse des comportements en sous-bois et en milieu ouvert. Nous pensons que cette stratégie est exprimée chez cette espèce dans des conditions d'ouverture de canopée intermédiaires à celles qui ont été prise en compte lors des premières analyses architecturales. La mise en place des trois stratégies chez cette espèce la conduit à être très généraliste : elle est l'espèce la plus répandue sur les sites échantillonnés et capable de proliférer dans des situations écologiques très différentes.

LE TYPE BIOLOGIQUE BUISSON

Rundel (1991), dans sa synthèse sur le port buissonnant, discute des différentes définitions attribuées au terme buisson. Quatre composantes émergent de ses recherches :

- *La taille réduite des individus.* L'auteur ne précise volontairement pas de taille limite au-dessus de laquelle une plante cesserait d'être un buisson pour être un arbre et insiste sur le caractère arbitraire de cet attribut.
- *Le caractère ligneux.* Ce caractère n'est pas absolu car comme le fait remarquer Rundel, 26 % des familles de Monocotylédones possèdent des représentants de ce type biologique.
- *Le caractère multi-tige.* Orsham (1989) comme d'autres auteurs, précise qu'il n'est pas possible de distinguer clairement un tronc chez les buissons. Rundel insiste sur le biais régional qui existe dans la perception de ce caractère comme une propriété déterminante : cet attribut est associé aux buissons principalement dans les régions tempérées et désertiques tandis que les buissons des zones tropicales présentent souvent un tronc unique.
- *Le caractère pérenne des parties aériennes.* Cet attribut définit donc le type biologique buisson comme étant un sous-ensemble des phanéropytes et des chaméphytes de Raunkiaer (1934).
- *Le caractère autoportant des tiges constituant l'infrastructure de la plante.*

Rundel (1991) conclut que le type biologique buisson, bien que très mal défini, demeure un modèle intéressant d'un point de vue écologique. Wilson (1995) fait remarquer que les caractères utilisés pour définir ce type biologique sont principalement des éléments permettant de positionner le buisson dans un continuum entre l'herbe et l'arbre. Cette remarque est très juste car la taille et l'absence de tronc différencié sont des caractères utilisés pour distinguer le buisson de l'arbre ; les caractères ligneux et pérennes des parties aériennes, pour les distinguer des herbes. Comme Wilson (1995), nous pensons qu'une définition prenant en

compte la structure de ce type biologique permettrait de définir plus clairement son fonctionnement et dans le même temps de mieux comprendre les autres types biologiques.

Au cours de ce chapitre, nous tentons de faire émerger quelques propriétés architecturales pouvant être utilisées pour formuler une définition plus précise du type biologique. Nous n'avons pas la prétention ni de formuler une nouvelle définition, ni d'établir des règles génériques : les cinq buissons analysés permettant juste de formuler des pistes de réflexion.

Il est intéressant de constater qu'aussi bien en anglais qu'en français, les termes 'shrub' et 'buisson' qui peuvent être utilisés actuellement pour décrire un individu dérivent tous deux de termes décrivant un massif de tiges denses potentiellement composé par plusieurs individus. Ce glissement sémantique nous paraît justifié lorsque nous analysons la structure des buissons. La comparaison de la structure des buissons analysés au cours de ce présent travail fait ressortir l'existence de différents niveaux d'organisation (ou unités structurelles emboîtées). L'un des points communs à tous ces buissons est la mise en place des unités du plus grand niveau d'organisation à partir des portions basales de la plante. La forme de l'organisme dépend donc essentiellement du mode de répétition du dernier niveau d'organisation. Rauh (1938, 1939) signale cette propriété chez les buissons et observe également que les niveaux d'organisation inférieurs peuvent être caractérisés comme chez tous les buissons analysés au cours de cette thèse par une ramification très acrotone. Cette mise en place basitone d'unités équivalentes conduit à la formation d'un massif de tiges pour lequel il est souvent difficile d'affirmer avec certitude, sans avoir pris connaissance de son architecture, s'il est formé par un ou plusieurs individus. Il est important de considérer ces modes de ramification en relation avec le niveau d'organisation qu'ils concernent car (i) la ramification des différents niveaux d'organisation n'a pas la même signification fonctionnelle et (ii) l'absence de hiérarchisation de ces modes de ramification conduit à la formulation de classifications complexes, sans que chaque situation n'apporte un gain explicatif (Küppers 1989).

Chez ces buissons dont la plus grande unité structurelle est dupliquée de manière basitone, la taille des individus dépend de l'organisation interne de cette unité. Nous n'avons observé que des plantes sympodiales, aussi nos conclusions sont adaptées à ce mode de développement. A chaque niveau de ramification du sympode, peuvent être émis une ou plusieurs unités équivalentes assurant le relais de la précédente. La faible hauteur des buissons correspond à la mise en place régulière aux niveaux de ramification de plusieurs (2 ou plus) unités équivalentes définissant une phase polyarchique (Edelin 1991). Au cours de cette phase, les différents éléments mis en place sont relativement indépendants les uns des autres. Ce développement aboutit à la mise en place rapide de nombreux axes mais génère aussi des structures dont la hauteur est réduite. A l'inverse, lorsqu'une seule unité est mise en place à chaque niveau de ramification (phase hiérarchique, Edelin 1991), la structure produite présente généralement une hauteur importante. La mise en place de structures présentant une hauteur importante a été très clairement associée à un fonctionnement hiérarchique chez neuf arbres tempérés (Millet *et al.* 1999). Cette relation entre plan hiérarchique et

forme de croissance est confortée par nos observations chez *Rhamnus cathartica* : la favorisation de la phase hiérarchique ou de la phase polyarchique conduit cette espèce soit à se développer selon un port arborescent, soit à se développer selon un port buissonnant.

CONCLUSIONS

La réflexion qui a été menée au travers de l'analyse de l'architecture des cinq buissons nous permet de formuler les conclusions suivantes :

- 1. Les buissons analysés possèdent une structuration reposant sur la mise en place de plusieurs niveaux d'organisation.** Chez ces plantes sympodiales, les modules élémentaires s'organisent selon des motifs caractéristiques permettant de définir des unités structurelles plus grandes. Ces unités peuvent à leur tour être répétées et hiérarchisées au sein d'un niveau d'organisation supérieur. Ces niveaux d'organisation, convergents entre les différentes espèces, traduisent des hiérarchies qui s'établissent au sein de la plante et qui déterminent son comportement.
- 2. A chaque niveau d'organisation correspond un mouvement morphogénétique qui doit être pris en compte pour révéler les phénomènes de plasticité phénotypique.** Au sein des niveaux d'organisation, les propriétés morphologiques des axes évoluent de manière prédictible. Les mouvements morphogénétiques définis par ces transformations morphologiques sont responsables de la majeure partie de la variabilité morphologique qui s'observe chez les buissons. Sa prise en compte est donc une nécessité lors de la définition des réponses de plasticité phénotypique.
- 3. La ramification de chaque niveau d'organisation possède sa propre signification fonctionnelle.** La ramification qui concerne les plus grands niveaux d'organisation est responsable de la forme générale de l'infrastructure de la plante. Plus la ramification concerne un niveau d'organisation petit et plus elle est associée aux fonctions de colonisation et d'exploration de l'espace.
- 4. Les propriétés et les réponses des niveaux d'organisation supérieurs expliquent principalement le comportement de ces buissons.** Les niveaux d'organisation supérieurs sont ceux dont les propriétés varient le plus en fonction de l'ontogenèse et en fonction de l'environnement de la plante. La forme de la plante, son occupation de l'espace et sa compétition sont majoritairement définis par ces niveaux d'organisation.
- 5. La plasticité architecturale des individus est reliée avec la prolifération de leur population.** Cette relation démontre la pertinence de l'analyse architecturale pour analyser et résumer le fonctionnement des buissons.
- 6. Des combinaisons de caractères architecturaux ont permis de définir trois stratégies chez ces buissons expliquant leur mode d'occupation de l'espace.** Ces trois stratégies se basent principalement sur l'organisation de la plante, la vitesse d'expression de sa

séquence de développement et la densité de ramification de chacun de ses niveaux d'organisation. Ces trois stratégies peuvent intervenir chez les mêmes espèces en fonction de l'environnement dans lequel elles se développent. La première stratégie est basée sur une exploration limitée associée à une occupation intensive de l'espace. Les deux autres stratégies sont des stratégies impliquant une faible occupation de l'espace mais permettant une exploration très importante soit dans le plan vertical, soit dans le plan horizontal.

7. **Ces stratégies sont reliées avec le comportement écologique de ces espèces au sein du paysage.** Chacune de ces stratégies correspond à un comportement individuel particulier. L'analyse à l'échelle du paysage fait ressortir que ces comportements individuels ont un impact sur les conditions dans lesquelles ces espèces sont favorisées et se traduisent également par des profils écologiques différents.

Les conclusions que nous venons de formuler pourraient être renforcées par :

1. L'augmentation du nombre de sites considérés pour des espèces comme *Rhus typhina* et *Prunus virginiana* qui permettrait d'obtenir plus de puissance pour les tests effectués lors des analyses statistiques.
2. Des analyses génétiques des populations de buissons afin de vérifier que les différences observées ne reposent pas sur une différenciation génétique.
3. Des analyses sous conditions contrôlées afin de vérifier le lien de causalité entre les facteurs environnementaux et les modifications morphologiques.
4. La caractérisation du comportement d'autres espèces buissonnantes afin d'évaluer la fréquence des trois stratégies proposées.
5. La prise en compte des pathogènes, parasites et herbivores qui interagissent avec ces buissons et qui pourraient expliquer une partie de leur comportement écologique.
6. La caractérisation détaillée de la troisième stratégie architecturale de *Z. americanum* dans des conditions d'ouverture de canopée intermédiaires à celles considérées lors de l'analyse présentée dans le chapitre V.

LITTERATURE CITEE

- Alaback PB, Tappeiner JC. 1991.** Response of western hemlock (*Tsuga heterophylla*) and early huckleberry (*Vaccinium ovalifolium*) seedlings to forest windthrow. *Can. J. For. Res.* 21: 534-539.
- Barbour MG, Burk JH, Pitts WD, Gilliam FS, Schwartz MW. 1999.** *Terrestrial Plant Ecology* (3rd Ed), San Francisco: Benjamin/Cummings Publishing Cie.
- Barthélémy D. 1988.** Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales : le concept de floraison automatique. PhD Thesis, Université Montpellier II, France.
- Barthélémy D, Caraglio Y, Costes E. 1997.** Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. In : Bouchon J, de Reffye P, Barthélémy D eds. Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux. Sciences Update. Paris : Editions INRA, 89-136.
- Barthélémy D, Caraglio Y. 2007.** Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of botany* 99: 375-407.
- Canham CD, Hill JD, Berkowitz AR, Ostfeld RS. 1998.** Ecological perspectives on tree invasion in rights-of-way: quantifying variation among communities in resistance to tree invasion. *Fifth International Symposium on Environmental concerns in right-of-way management*, Montréal, Québec (Canada).
- Caraglio Y, Edelin C. 1990.** Architecture et dynamique de croissance du platane. *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae) {Syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd.}. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 137: 279-291.
- Charles-Dominique T, Edelin C, Bouchard A. 2010.** Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub of Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy. *Annals of botany* 105: 205-220.
- Claridge K, Franklin SB. 2002.** Compensation and plasticity in an invasive plant species. *Biological Invasions* 4: 339-347.
- Closset-Kopp D, Chabrierie O, Bertille V, Delachapelle H, Decocq G. 2007.** When Oskar meets Alice: Does a lack of trade-off in *r/K*-strategies make *Prunus serotina* a successful invader of European forests? *Forest Ecology and Management* 247: 120-130.
- Diggle PK. 2002.** A developmental morphologist's perspective on plasticity. *Evolutionary Ecology* 16: 267-283.
- Edelin C. 1984.** *L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie Tropicale*. PhD Thesis, Université Montpellier II, France.
- Edelin C. 1991.** Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux : le concept de plan d'organisation. *Naturalia monspeliensa* 127-154.
- Grime JP. 1977.** Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111: 1169-1194.
- Grosfeld J, Barthélémy D, Brion C. 1999.** Architectural variations of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (Araucariaceae) in its natural habitat. *The evolution of plant architecture*. Kurmann MH and H. AR, Kew: Royal Botanic Gardens: 109-122.
- Hallé F, Oldeman RAA. 1970.** *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*, Paris: Masson.

- Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB. 1978. *Tropical trees and forests - An architectural analysis*, Berlin, Springer.
- Heneghan L, Rauschenberg C, Fatemi F, Workman M. 2004. European Buckthorn (*Rhamnus cathartica*) and its effects on some ecosystem properties in an urban woodland. *Ecological Restoration* 22: 275-280.
- Heuret P, Barthélémy D, Nicolini E, Atger C. 2000. Analyse des composantes de la croissance en hauteur et de la formation du tronc chez le chêne sessile, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Fagaceae) en sylviculture dynamique. *Canadian Journal of Botany* 78: 361-373.
- Johnson K. 2000. *Prunus virginiana*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory. [Accessed 10 October 2011] Available: <http://www.fs.fed.us/database/feis/>
- Johnson RS, Lakso AN. 1986. Carbon balance model of a growing apple shoot. II. Simulated effects of light and temperature on long and short shoots. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 111: 164-169.
- Knight KS, Kurylo JS, Endress AG, Stewart JR, Reich PB. 2007. Ecology and ecosystem impacts of common buckthorn (*Rhamnus cathartica*): a review. *Biological Invasions* 9: 925-937.
- de Kroon H, Huber H, Stuefer JF, van Groenendel JM. 2005. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* 166: 73-82.
- Küppers M. 1989. Ecological significance of above-ground architectural patterns in woody plants: a question of cost-benefit relationships. *Tree* 4: 375-379.
- Kurylo JS, Knight KS, Stewart JR, Endress AG. 2007. *Rhamnus cathartica*: Native and naturalized distribution and habitat preferences. *The Journal of the Torrey Botanical Society* 134: 420-430.
- Lauri P-E, Kelner J-J. 2001. Shoot type demography and dry matter partitioning: a morphometric approach in apple (*Malus x domestica*). *Canadian Journal of Botany* 79: 1270-1273.
- MacArthur RH, Wilson EO. 1967. *The theory of Island Biogeography*. Princetown, Princetown University Press.
- Marie-Victorin F. 1995. *Flore laurentienne*, 3rd edn. Montréal: Presses de l'Université de Montréal.
- Matsuzaki J, Masumori M, Tange T. 2007. Phototropic bending of non-elongating and radially growing woody stems results from asymmetrical xylem formation. *Plant, Cell and Environment* 30: 646-653.
- Meilleur A, Véronneau H, Bouchard A. 1994. Shrub communities as inhibitors of succession in southern Quebec. *Environmental Management* 18: 907-921.
- Millet J, Bouchard A, Edelin C. 1998. Plant succession and tree architecture: an attempt at reconciling to scales of analysis of vegetation dynamics. *Acta biotheoretica* 46: 1-22.
- Millet J, Bouchard A, Edelin C. 1999. Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest. *Ecoscience* 6: 187-203.
- Miner BG, Sultan SE, Morgan SG, Padilla DK, Relyea RA. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 685-692.
- Mulligan G, Munro D. 1981. The Biology of Canadian Weeds. 51. *Prunus virginiana* L. and *P. serotina* Ehrh. *Canadian Journal of Plant Science* 61: 977-992.
- Nozeran R. 1978. Réflexions sur les enchaînements de fonctionnements au cours du cycle des végétaux supérieurs. *Bulletin de la Société Botanique de France* 125: 263-280.
- Nozeran R. 1986. Le mouvement morphogénétique spécialement chez les végétaux supérieurs pérennes. *Naturalia monspeliensa* 415-430.
- Orsham G. 1989. Shrub as a growth form. In : McKell CM ed. *Biology and Utilization of Shrubs*. New York : Academic Press, 249-265.
- Prévost MF. 1972. Ramification en phase végétative chez *Tabernaemontana crassa* Benth. (Apocynaceae). *Ann. Sci. Nat. Botan. (Paris)* 12: 119-128.
- Prévost MF. 1978. Modular construction and its distribution in tropical woody plants. In : Tomlinson PB, Zimmermann MH eds. *Tropical Trees as Living Systems*. New York : Cambridge University Press.
- Rauh W. 1939. Über Gesetzmäßigkeit der Verzweigung und deren Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. *Mitteilungen der deutschen dendrologischen Gesellschaft* 52: 86-111.
- Raunkiaer G. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford : Clarendon.
- Rundel PW. 1991. Shrub life forms. In : Mooney HA, Winner WE, Pell EJ, Chu E eds. *Responses of Plants to Multiple Stresses*. New York : Academic Press, 345-370.
- Sabatier S, Barthélémy D. 1999. Growth dynamics and morphology of annual shoots according to their architectural position in young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae). *Annals of Botany* 84: 387-392.
- Sanoja E. 1985. Contribution à la définition des arbres pionniers des tropiques humides. Mémoire de DEA, Université Montpellier II, France.
- Sharma GP, Raghubanshi AS, Singh JS. 2005. *Lantana* invasion: an overview. *Weed Biology and Management* 5: 157-165.
- Silvertown JW. 1982. *Introduction to Plant Population Ecology*. Longman, London.
- Smit R, Ruifrok JL. 2011. From protégé to nurse plant : establishment of thorny shrubs in grazed temperate woodlands. *Journal of Vegetation Science* 22: 377-386.

- Smith H, Whitelam GC. 1997.** The shade avoidance syndrome: multiple responses mediated by multiple phytochromes. *Plant, Cell and Environment* 20: 840–844.
- Theoharides KA, Dukes JS. 2007.** Plant invasion across space and time: factors affecting non-indigenous species success during four stages of invasion. *New Phytologist* 176: 256–273.
- Tomlinson PB, Esler AE. 1973.** Establishment growth in woody monocotyledons native to New Zealand. *Principes* 19: 83–99.
- Tomlinson PB. 1978.** Some qualitative and quantitative aspects of New Zealand divaricating shrubs. *New Zealand Journal of Botany* 16: 299–309.
- Troll W. 1937.** *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*, Berlin.
- Valladares F, Gianoli E, Gomez JM. 2007.** Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist* 176: 749–763.
- Wilson BF. 1995.** Shrub stems: form and function. In : Gartner D ed. *Plant stems : physiology and functional morphology*. New York : Academic Press, 91-102.
- Wright SD, McConnaughay KDM. 2002.** Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. *Plant Species Biology* 17: 119-131.

Bibliographie générale

- Alaback PB, Tappeiner JC. 1991.** Response of western hemlock (*Tsuga heterophylla*) and early huckleberry (*Vaccinium ovalifolium*) seedlings to forest windthrow. *Can. J. For. Res.* 21: 534-539.
- Alpert P, Bone E, Holzapfel C. 2000.** Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3: 52-66.
- Anonymous. 2008.** Bulletin d'information no. 4. Paris: European and Mediterranean Plant Protection Organization.
- Archer S. 1994.** Woody plant encroachment into southwestern grasslands and savannas: Rates, patterns and proximate causes. Ecological implications of livestock herbivory in the West. Vavra M, Laycock WA, Pieper RD. Denver, Society for Range Management: 13- 68.
- Archibold OW, Brooks D, Delanoy L. 1997.** An investigation of the invasive shrub European Buckthorn, *Rhamnus cathartica* L., near Saskatoon, Saskatchewan. *Canadian Field Naturalist* 111: 617-621.
- Atger C, Edelin C. 1994a.** Premières données sur l'architecture comparée des systèmes racinaires et caulinaires. *Canadian Journal of Botany* 72: 963-975.
- Atger C, Edelin C. 1994b.** Stratégies d'occupation du milieu souterrain par les systèmes racinaires des arbres. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 49: 343-356.
- Blanc P. 1978.** *Aspects de la ramification des aracées tropicales.* PhD Thesis, Université Paris VI, France.
- Aubin I, Messier C, Bouchard A. 2008.** Can plantations develop understory biological and physical attributes of naturally regenerated forests? *Biological Conservation* 141: 2461-2476.
- Baker HG. 1965.** Characteristics and modes of origin of weeds. In: Baker HG, Stebbins GL, eds. *The genetics of colonizing species.* New York: Academic Press, 147-169.
- Banasiak SE, Meiners SJ. 2009.** Long term dynamics of *Rosa multiflora* in a successional system. *Biological Invasions* 11: 215-224.
- Bancillon-Rossignol L, Bompar J-L, Combes D, Ducreux G, Espagnac H, Favre J-M, Neville P, Roux J. 1995.** *Regards sur la morphogenèse végétale au travers de l'œuvre de René Nozeran,* Condé-sur-Noireau: Corlet.
- Barbour MG, Burk JH, Pitts WD, Gilliam FS, Schwartz MW. 1999.** *Terrestrial Plant Ecology* (3rd Ed), San Francisco: Benjamin/Cummings Publishing Cie.
- Baret S, Nicolini E, Humeau L, Le Bourgeois T, Strasberg D. 2003a.** Use of architectural and morphometric analysis to predict the flowering pattern of the invasive *Rubus* on Réunion island (Indian Ocean). *Canadian Journal of Botany* 81: 1293-1301.
- Baret S, Nicolini E, Le Bourgeois T, Strasberg D. 2003b.** Development patterns of the invasive bramble (*Rubus alceifolius* Poirlet, Rosaceae) in Réunion Island: an architectural and morphometric analysis. *Annals of Botany* 91: 39-48.
- Baret S, Maurice S, Le Bourgeois T, Strasberg D. 2004.** Altitudinal variation in fertility and vegetative growth in the invasive plant *Rubus alceifolius* Poirlet (Rosaceae), on Réunion island. *Plant Ecology* 172: 265-273.
- Bariteau L. 1988.** La carte géomorphologique au 1:20 000 de modelés polygéniques: un exemple des basses terres du Saint-Laurent. Montréal, Université de Montréal. M. Sc.
- Barnola P. 1970.** Recherches sur le déterminisme de la basitonie chez le framboisier (*Rubus idaeus* L.). *Annales des Sciences Naturelles, Botanique, Paris* 11: 129-152.
- Barthélémy D. 1988.** Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales: le concept de floraison automatique. PhD Thesis, Université Montpellier II, France.
- Barthélémy D, Edelin C, Hallé F. 1989.** Some architectural aspects of tree ageing. *Annales des Sciences Forestières* 46: 194s-198s.
- Barthélémy D. 1991.** Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. *Acta Biotheoretica* 39: 309-323.
- Barthélémy D, Edelin C, Hallé F. 1991.** Canopy architecture. In: Raghavendra AS, ed. *Physiology of trees.* Chichester: John Wiley and Sons, 1-20.
- Barthélémy D, Caraglio Y, Costes E. 1997.** Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. In : Bouchon J, de Reffye P, Barthélémy D eds. *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux.* Sciences Update. Paris : Editions INRA, 89-136.
- Barthélémy D, Caraglio Y. 2007.** Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of botany* 99: 375-407.
- Bartuszevige AM, Gorcho DL, Raab L. 2006.** The relative importance of landscape and community features in the invasion of an exotic shrub in a fragmented landscape. *Ecography* 29: 213-222.
- Bazzaz FA. 1979.** The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 351-371.
- Beaudet M, Messier C. 1998.** Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple, and beech seedlings growing under a natural light gradient. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 1007-1015.
- Bellingham PJ, Sparrow AD. 2000.** Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* 89: 409-416.
- Benjamin K, Domon G, Bouchard A. 2005.** Vegetation composition and succession of abandoned farmland:

- effects of ecological, historical and spatial factors. *Landscape Ecology* **20**: 627-647.
- Benjamin K. 2006.** Les friches agricoles herbacées et arbustives du sud-ouest québécois étudiées par une approche écologique et sociologique inspirée de l'écologie du paysage. Thèse de doctorat, Université de Montréal, Faculté de l'aménagement, Montréal.
- Benjamin K, Bouchard A, Domon G. 2007.** Abandoned farmlands as components of rural landscapes: An analysis of perceptions and representations. *Landscape and Urban Planning* **83**: 228-244.
- Benjamin K, Bouchard A, Domon G. 2008.** Managing abandoned farmland: the need to link biological and sociological aspects. *Environmental Management* **42**: 603-619.
- Birnbaum P. 1994.** Histoire de l'invasion d'une plante introduite, *Miconia calvescens*, dans une île polynésienne, Tahiti. *Journal d'agriculture traditionnelle et de botanique appliquée* **36**: 283-295.
- Blanchet F, Legendre P, Borcard D. 2008.** Forward selection of explanatory variables. *Ecology* **89**, 2623-2632
- de Blois S, Domon G, Bouchard A. 2001.** Environmental, historical, and contextual determinants of vegetation cover: a landscape perspective. *Landscape Ecology* **16**: 421-436.
- de Blois S, Domon G, Bouchard A. 2002.** Factors affecting plant species distribution in hedgerows of southern Quebec. *Biological Conservation* **105**: 355-367.
- Bond WJ, Midgley JJ. 2001.** Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *TRENDS in Ecology and Evolution* **16**: 45-51.
- Bonnet P, Barthélémy D, Schuiteman A, Svengsuksa B. 2002.** Remarkable growth pattern in *Chrysoglossum ornatum* Blume and observations in related species. *Comptes Rendus Biologie* **332**: 15-24.
- Bonser SP, Aarssen LW. 1994.** Plastic allometry in young sugar maple (*Acer saccharum*): adaptive responses to light availability. *American Journal of Botany* **81**: 400-406.
- Borcard D, Gillet F, Legendre P. 2011.** Numerical ecology with R. Springer, New York, Dordrecht, London, Heidelberg.
- Bouchard A, Dyrda S, Bergeron Y, Meilleur A. 1989.** The use of notary deeds to estimate the changes in the composition of 19th century forests in Haut-Saint-Laurent, Québec. *Canadian Journal of Forest research* **19**: 1146-1150.
- Bouchard A, Brisson J. 1996.** Domaine de l'érablière à caryer cordiforme. *Manuel de foresterie*. Bérard J and Côté M, Les Presses de l'Université Laval, Ordre des ingénieurs forestiers du Québec: 160-170.
- Bouchard A, Domon G. 1997.** The transformation of the natural landscapes of the Haut-Saint-Laurent (Québec) and their implications on future resource management. *Landscape and Urban Planning* **37**: 99-107.
- Bowman AW, Azzalini A. 1997.** *Applied smoothing techniques for data analysis: the Kernel approach with S-Plus illustrations*, Oxford: Oxford University Press.
- Bradshaw AD. 1965.** Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* **13**: 115-155.
- Brisson J, Bouchard A. 2003.** Human activities caused major changes in tree species composition in southern Quebec, Canada. *Ecoscience* **10**: 236-246.
- Caballé G. 1998.** Le port autoportant des lianes tropicales : une synthèse des stratégies de croissance. *Canadian Journal of Botany* **76**: 1703-1716.
- Canham CD, Hill JD, Berkowitz AR, Ostfeld RS. 1998.** Ecological perspectives on tree invasion in rights-of-way: quantifying variation among communities in resistance to tree invasion. *Fifth International Symposium on Environmental concerns in right-of-way management*, Montréal, Québec (Canada).
- Caraglio Y, Edelin C. 1990.** Architecture et dynamique de croissance du platane. *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae) {Syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd.}. *Bull. Soc. Bot. Fr.* **137**: 279-291.
- de Castro e Santos A. 1981.** *L'appareil végétatif des monocotylédons. Un essai de synthèse*. PhD Thesis, Université Montpellier II, France.
- Catling PM. 1997.** The problem of invading alien trees and shrubs: some observations in Ontario and a canadian checklist. *Canadian Field Naturalist* **111**: 338-342.
- Chambel MR, Climent J, Alia R, Valladares F. 2005.** Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. *Investigación agraria – Sistemas y recursos forestales* **14**: 334-344.
- Charles-Dominique T, Manganet T, Rey H, Jourdan C, Edelin C. 2009.** Architectural analysis of root system of sexually vs. vegetatively propagated yam (*Dioscorea rotundata* Poir.), a tuber monocot. *Plant and Soil* **317**: 61-77.
- Charles-Dominique T, Edelin C, Bouchard A. 2010.** Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub of Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy. *Annals of botany* **105**: 205-220.
- Chaubert-Pereira F, Caraglio Y, Lavergne C, Guédon Y. 2009.** Identifying ontogenetic, environmental and individual components of forest tree growth. *Annals of Botany* **104**: 883-896.
- Chesson P. 2000.** Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**: 343-366.
- Child R, Morgan DC, Smith H. 1981.** Control of development in *Chenopodium album* L. by shadelight – The effect of light quality (Red:Far Red ratio) on morphogenesis. *New Phytologist* **89**: 545-555.
- Claridge K, Franklin SB. 2002.** Compensation and plasticity in an invasive plant species. *Biological Invasions* **4**: 339-347.

- Closset-Kopp D, Chabrierie O, Bertille V, Delachapelle H, Decocq G. 2007. When Oskar meets Alice: Does a lack of trade-off in *r/K*-strategies make *Prunus serotina* a successful invader of European forests? *Forest Ecology and Management* **247**: 120-130.
- Cremers G. 1973. Architecture de quelques lianes d'Afrique tropicale. *Candollea* **28**: 249–280.
- Cogliastro A, Gagnon D, Bouchard A. 1997. Experimental determination of soil characteristics optimal for the growth of ten hardwoods planted on abandoned farmland. *Forest Ecology and Management* **96**: 49-63.
- Cogliastro A, Benjamin K, Bouchard A. 2006. Effects of full and partial clearing, with and without herbicide, on weed cover, light availability, and establishment success of white ash on shrub communities of abandoned pastureland in southwestern Quebec, Canada. *New forests* **32**: 197-210.
- Coleman JS, McConnaughay KDM, Ackerly DD. 1994. Interpreting phenotypic variation in plants. *Tree* **9**: 187–191.
- Comeau PG, Gendron F, Letchford T. 1998. A comparison of several methods for estimating light under a paper birch mixedwood stand. *Canadian Journal of Forest Research* **28**: 1843–1850.
- Corradini P, Edelin C, Bruneau A, Bouchard A. 2002. Architectural and genotypic variation in the clonal shrub *Taxus canadensis* as determined from random amplified polymorphic DNA and amplified fragment length polymorphism. *Canadian Journal of Botany* **80**: 205-219.
- Coste S, Roggy J-C, Garraud L, Heuret P, Dreyer E. 2009. Does ontogeny modulate irradiance-elicited plasticity of leaf traits in saplings of rain-forest tree species? A test with *Dicorynia guianensis* and *Tachigali melinonii* (Fabaceae, Caesalpinioideae). *Ann. For. Sci.* **66**: 709.
- Coudurier T. 1992. *Sur la place des lianes dans la forêt guyanaise. Une approche qui utilise l'architecture végétale*. PhD Thesis, Université Montpellier II, France.
- Crane MF. 1989. *Cornus sericea*. <http://www.fs.fed.us/database/feis/plants/shrub/corserr/all.html> (accessed 10 July 2009).
- Crawley MJ, Brown SL, Heard MS, Edwards GR. 1999. Invasion-resistance in experimental grassland communities: species richness or species identity? *Ecology Letters* **2**: 140-148.
- Cremers G, Edelin C. 1995. Etude de l'architecture aérienne de quelques plantes tropicales à ramification basitone : vers une révision du modèle de Tomlinson. *Canadian Journal of Botany* **73**: 1490-1503.
- Cronquist A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*, New York: Columbia University Press.
- Davidson AM, Jennions M, Nicotra AB. 2011. Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology Letters* **14**: 419–431.
- Davis MA, Grime JP, Thompson K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* **88**: 528-534.
- Deering RH, Vankat JL. 1999. Forest colonization and developmental growth of the invasive shrub *Lonicera maackii*. *The American Midland Naturalist* **141**: 43-50.
- Diggle PK. 2002. A developmental morphologist's perspective on plasticity. *Evolutionary Ecology* **16**: 267–283.
- Domon G, Bouchard A, Gariépy M. 1993. The dynamics of the forest landscape of Haut-Saint-Laurent (Quebec, Canada): interactions between biophysical factors, perceptions and policy. *Landscape and Urban Planning* **25**: 53-74.
- Domon G, Bouchard A. 2007. The landscape history of Godmanchester (Quebec, Canada): two centuries of shifting relationships between anthropic and biophysical factors. *Landscape Ecology* **22**: 1201-1214.
- Dudley SA, Schmitt J. 1996. Testing the adaptive plasticity hypothesis: density dependent selection on manipulated stem length in *Impatiens capensis*. *American Naturalist* **147**: 445–465.
- Edelin C. 1977. Images de l'architecture des conifères. PhD Thesis, Université Montpellier II, France.
- Edelin C. 1981. Quelques aspects de l'architecture végétative des Conifères. *Bulletin de la Société Botanique de France, Lettres Botaniques* **128**: 177–188.
- Edelin C. 1984. *L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale*. PhD Thesis, Université Montpellier II, France.
- Edelin C. 1990. The monopodial architecture: the case of some tree species from tropical Asia. *Forest Research Institute Malaysia Research Pamphlet* **105**: 1-222.
- Edelin C. 1991. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux : le concept de plan d'organisation. *Naturalia monspeliensa* **127**: 1-154.
- Edelin C. 1993. Aspects morphologiques de la croissance rythmique chez les arbres tropicaux. *Groupe d'étude de l'arbre*. Angers, France.
- Englund SR, O'Brien JJ, Clark DB. 2000. Evaluation of digital and film hemispherical photography and spherical densiometry for measuring forest light environments. *Canadian Journal of Forest Research* **30**: 1999–2005.
- Environment Canada. 2001. National climate data and information archive. Canadian normals or averages 1971-2000. [Accessed 5 April 2011]. Available: http://climate.weatheroffice.gc.ca/climate_normals/ind_ex_e.html
- Ferment A, Picard N, Gourlet-Fleury S, Baraloto C. 2001. A comparison of five indirect methods for characterizing the light environment in a tropical forest. *Annals of Forest Science* **58**: 877–891.

- Field CB, Ehleringer JR. 1993. *Scaling physiological processes: leaf to globe*, San Diego: Academic Press.
- Fox J, Monette G. 1992. Generalized collinearity diagnostics. *JASA* 87: 178–183.
- Frazer GW, Canham CD, Lertzman KP. 1999. *Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation.*, Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies Millbrook, New York.
- Funk JL. 2008. Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment. *Journal of Ecology* 96: 1162–1173.
- Ginocchio R, Montenegro G. 1992. Interpretation of metameric architecture in dominant shrubs of the Chilean matorral. *Oecologia* 90: 451–456.
- Globensky Y. 1987. Région de Huntingdon. Ministère de l'énergie et des ressources, Québec, Rapport géologique 198, 53p., 1 carte (n° 1964) à 1/63360 (=31 G/01).
- Godwin H. 1943. Biological flora of the British Isles: Rhamnaceae. *Journal of Ecology* 31: 66–92.
- Goodwin BJ, McAllister AJ, Fahrig L. 1999. Predicting invasiveness of plant species based on biological information. *Conservation Biology* 13: 422–426.
- Gourley LC, Howell E. 1984. Factors in Buckthorn invasion documented; control measures checked (Wisconsin). *Restoration Management Notes* 2: 87.
- Grime JP. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111: 1169–1194.
- Grosfeld J, Barthélémy D, Brion C. 1999. Architectural variations of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (Araucariaceae) in its natural habitat. The evolution of plant architecture. Kurmann MH and H. AR, Kew: Royal Botanic Gardens: 109–122.
- Groves RH. 2002. The impacts of alien plants in Australia. *Biological invasions. Economic and environmental costs of alien plants, animal and microbe species.* Pimentel D, CRC Press: 369.
- Grubb PJ, Lee WG, Kollmann J, Wilson JB. 1996. Interaction of irradiance and soil nutrient supply on growth of seedlings of ten European tall-shrub species and *Fagus sylvatica*. *Journal of Ecology* 84: 827–840.
- Grubb PJ. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52: 107–145.
- Guédon Y, Caraglio Y, Heuret P, Lebarbier E, Meredieu C. 2007. Analyzing growth components in trees. *Journal of Theoretical Biology* 248: 418–447.
- Hale BW. 2004. Conservation in temperate river-floodplain forests: a comparative analysis of the lower Wisconsin state riverway and the middle Elbe biosphere reserve. PhD thesis, University of Wisconsin, Madison.
- Hallé F, Oldeman RAA. 1970. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*, Paris: Masson.
- Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB. 1978. *Tropical trees and forests - An architectural analysis*, Berlin, Springer.
- Hastwell GT, Panetta FD. 2005. Can differential responses to nutrients explain the success of environmental weeds. *Journal of Vegetation Science* 16: 77–84.
- Heneghan L, Rauschenberg C, Fatemi F, Workman M. 2004. European Buckthorn (*Rhamnus cathartica*) and its effects on some ecosystem properties in an urban woodland. *Ecological Restoration* 22: 275–280.
- Heuret P, Barthélémy D, Nicolini E, Atger C. 2000. Analyse des composantes de la croissance en hauteur et de la formation du tronc chez le chêne sessile, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Fagaceae) en sylviculture dynamique. *Canadian Journal of Botany* 78: 361–373.
- Hill JP, germino MJ. 2005. Coordinated variation in ecophysiological properties among life stages and tissue types in an invasive perennial forb of semiarid shrub steppe. *Canadian Journal of Botany* 83: 1488–1495.
- Holl KD. 1998. Effects of above- and below-ground competition of shrubs and grass on *Calophyllum brasiliense* (Camb.) seedling growth in abandoned tropical pasture. *Forest Ecology and Management* 109: 187–195.
- Huber H, Stuefer JF. 1997. Shade-induced changes in the branching pattern of a stoloniferous herb: functional response or allometric effect? *Oecologia* 110: 478–486.
- Hudon C, Wilcox D, Ingram J. 2006. Modeling wetland plant community response to assess water-level regulation scenarios in the lake-Ontario– St. Lawrence river basin. *Environmental Monitoring and Assessment* 113: 303–328.
- Huston MA. 1994. *Biological Diversity. The Coexistence of Species on Changing Landscapes*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Immel DL. 2001. Common Prickly Ash *Zanthoxylum americanum* P. Mill. United States Department of Agriculture Plant Guide. National Plant Data Center, Washington, DC.
- Jeannoda-Robinson V. 1977. *Contribution à l'étude de l'architecture des herbes*. PhD Thesis, Université Montpellier II, France.
- Johnson K. 2000. *Prunus virginiana*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory. [Accessed 10 October 2011] Available: <http://www.fs.fed.us/database/feis/>
- Johnson RS, Lakso AN. 1986. Carbon balance model of a growing apple shoot. II. Simulated effects of light and temperature on long and short shoots. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 111: 164–169.
- Jones CG, Lawton JH. 1995. *Linking species and ecosystems*, London: Chapman and Hall Inc.

- Jourdan C, Rey H. 1997a.** Architecture and development of the oil-palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) root system. *Plant and Soil* **189**: 33–48.
- Jourdan C, Rey H. 1997b.** Modelling and simulation of the architecture and development of the oil-palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) root system. I. The model. *Plant and Soil* **190**: 217–233.
- Kanno H, Seiwa K. 2004.** Sexual vs. vegetative reproduction in relation to forest dynamics in the understorey shrub, *Hydrangea paniculata* (Saxifragaceae). *Plant Ecology* **170**: 43–53.
- Kawamura K, Takeda H. 2004.** Rules of crown development in the clonal shrub *Vaccinium hirtum* in a low-light understorey: a quantitative analysis of architecture. *Canadian Journal of Botany* **82**: 329–339.
- Keil P, Loos GH. 2005.** Preliminary account of ergasiophygotytic and xenophytic trees, shrubs and subshrubs in the Central Ruhrgebiet (Germany). *Electronic Publications of the Biological Station of Western Ruhrgebiet* **3**: 1–12.
- King DA. 1998.** Relationship between crown architecture and branch orientation in rain forest trees. *Annals of Botany* **82**: 1–7.
- van Kleunen M, Weber E, Fischer M. 2010.** A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters* **13**: 235–245.
- Knight KS, Kurylo JS, Endress AG, Stewart JR, Reich PB. 2007.** Ecology and ecosystem impacts of common buckthorn (*Rhamnus cathartica*): a review. *Biological Invasions* **9**: 925–937.
- Kolar CS, Lodge DM. 2001.** Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 199–204.
- Körner C. 1994.** Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups. *Biodiversity and ecosystem function*. Schulze E-D and Mooney HA. Berlin, Springer: 117–140.
- de Kroon H and Schieving F. 1991.** Resource allocation patterns as a function of clonal morphology: a general model applied to a foraging clonal plant. *Journal of Ecology* **79**: 519–530.
- de Kroon H, Huber H, Stuefer JF, van Groenendel JM. 2005.** A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* **166**: 73–82.
- Küppers M. 1989.** Ecological significance of above-ground architectural patterns in woody plants: a question of cost-benefit relationships. *Tree* **4**: 375–379.
- Kurylo JS, Knight KS, Stewart JR, Endress AG. 2007.** *Rhamnus cathartica*: Native and naturalized distribution and habitat preferences. *The Journal of the Torrey Botanical Society* **134**: 420–430.
- Lauri P-E, Kelner J-J. 2001.** Shoot type demography and dry matter partitioning: a morphometric approach in apple (*Malus x domestica*). *Canadian Journal of Botany* **79**: 1270–1273.
- Légaré S, Bergeron Y, Leduc A, Paré D. 2001.** Comparison of the understorey vegetation in boreal forest types of southwest Quebec. *Canadian Journal of Botany* **79**: 1019–1027.
- Legendre P, Legendre L. 1998.** Numerical ecology. 2nd English edition. Elsevier, Amsterdam.
- Levine JM, D'Antonio CM. 1999.** Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* **87**: 15–26.
- Lockwood JL, Cassey P, Blackburn T. 2005.** The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* **20**: 223–228.
- Lorimer C, Chapman J, Lambert W. 1994.** Tall understorey vegetation as a factor in the poor development of oak seedlings beneath mature stands. *Journal of Ecology* **82**: 227–237.
- MacArthur RH, Wilson EO. 1967.** The theory of Island Biogeography. Princetown, Princetown University Press.
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA. 2000.** Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, and Control *Ecological Applications* **10**: 689–710.
- Marie-Victorin F. 1995.** Flore laurentienne, 3rd edn. Montréal: Presses de l'Université de Montréal.
- Marnotte P. 2002.** Les herbicides : mode d'action et expérimentation, Rapport CIRAD.
- Matsuzaki J, Masumori M, Tange T. 2007.** Phototropic bending of non-elongating and radially growing woody stems results from asymmetrical xylem formation. *Plant, Cell and Environment* **30**: 646–653.
- McGarigal K, Marks BJ. 1995.** FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis. Program for Quantifying Landscape Structure. Gen. Tech. Report PNW-GTR-351, USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Portland.
- Meilleur A, Bouchard A. 1989.** Contrôle biologique de la végétation incompatible sous les lignes de transport d'électricité d'Hydro-Québec – Phase I – Synthèse bibliographique et dispositifs expérimentaux. Rapport annuel pour la vice-présidence environnement, Hydro-Québec, Université de Montréal, Québec.
- Meilleur A, Bouchard A, Bergeron Y. 1992.** The use of the understorey species as indicators of landform ecosystem type in heavily disturbed forest: an evaluation in the Haut-Saint-Laurent, Quebec. *Vegetatio* **102**: 13–32.
- Meilleur A, Bouchard A. 1993.** Contrôle biologique de la végétation incompatible sous les lignes de transport d'électricité d'Hydro-Québec – Phase III – Travaux expérimentaux sur les arbustes. Rapport annuel pour la vice-présidence environnement, Hydro-Québec, Université de Montréal, Québec.

- Meilleur A, Véronneau H, Bouchard A. 1994. Shrub communities as inhibitors of succession in southern Quebec. *Environmental Management* 18: 907–921.
- Meilleur A, Véronneau H, Bouchard A. 1997. Shrub propagation techniques for biological control of invading tree species. *Environmental management* 21: 433–442.
- Meilleur A, Véronneau H, Bouchard A. 1998. Les critères de sélection des espèces arbustives comme contrôle de la végétation indésirable dans les emprises. In: Doucet GJ, Séguin C, Giguère M. eds. Fifth International Symposium on Environmental Concerns in Right-of-way Management. Montréal: Vice présidence Environnement Hydro-Québec, 127–135.
- Mercier C, Brisson J, Bouchard A. 1999. Demographic colonization in a 20-year-old right-of-way. *Environmental Management* 28: 777–787.
- Mercier C, Brisson J, Bouchard A. 2001. Demographic analysis of tree colonization in a 20-year-old right-of-way. *Environmental Management* 28: 777–787.
- Messier C, Parent S, Bergeron Y. 1998. Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *Journal of Vegetation Science* 9: 511–520.
- Middleton B. 2002a. Nonequilibrium dynamics of sedge meadows grazed by cattle in southern Wisconsin. *Plant Ecology* 161: 89–110.
- Middleton B. 2002b. Winter burning and the reduction of *Cornus sericea* in sedge meadows in Southern Wisconsin. *Restoration Ecology* 10: 723–730.
- Millet J. 1997. *Rapports entre le mode de développement architectural des arbres et le statut successional des espèces dans le Québec méridional*. PhD Thesis, Université de Montréal, Canada.
- Millet J, Bouchard A, Edelin C. 1998. Plant succession and tree architecture: an attempt at reconciling to scales of analysis of vegetation dynamics. *Acta biottheoretica* 46: 1–22.
- Millet J, Bouchard A, Edelin C. 1999. Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest. *Ecoscience* 6: 187–203.
- Millet J, Bouchard A, Edelin C. 2000. Lien fonctionnel entre la dynamique de développement de l'arbre et la dynamique successionale de la forêt. *Tree* 2000: 31–37.
- Miner BG, Sultan SE, Morgan SG, Padilla DK, Relyea RA. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 685–692.
- Mouillot F, Rambal S, Joffre R. 2002. Simulating climate change impacts on fire frequency and vegetation dynamics in a Mediterranean-type ecosystem. *Global Change Biology* 8: 423–437.
- Moullia B, Coutand C, Lenne C. 2006. Posture control and skeletal mechanical acclimation in terrestrial plants: implications for mechanical modelling of plant architecture. *American Journal of Botany* 93: 1477–1489.
- Mulligan G, Munro D. 1981. The Biology of Canadian Weeds. 51. *Prunus virginiana* L. and *P. serotina* Ehrh. *Canadian Journal of Plant Science* 61: 977–992.
- Mustard J, Renault S. 2004. Effects of NaCl on water relations and cell wall elasticity and composition of red-osier dogwood (*Cornus stolonifera*) seedlings. *Physiologia Plantarum* 121: 265–271.
- Muth NZ, Pigliucci M. 2007. Implementation of a novel framework for assessing species plasticity in biological invasions: responses of *Centaurea* and *Crepis* to phosphorus and water availability. *Journal of Ecology* 95: 1001–1013.
- Nicola A, Pickett STA. 1983. The adaptive architecture of shrub canopies : leaf display and biomass allocation in relation to light environment. *New Phytologist* 93: 301–310.
- Nicolini E. 1998. Architecture et gradients morphogénétiques chez de jeunes hêtres (*Fagus sylvatica* L. Fagaceae) en milieu forestier. *Canadian Journal of Botany* 76: 1232–1244.
- Nicolini E, Chanson B, Bonne F. 2001. Stem growth and epicormic branch formation in understorey beech trees (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Botany* 87: 737–750.
- Noble I. 1989. Attributes of invaders and the invading process: terrestrial and vascular plants. In : Drake JA, di Castri F, Groves RH, Kruger FJ, Rejmánek M, Williamson M eds. Biological invasions: a global perspective. Chichester : Wiley, 301–314.
- Novoplansky A. 2002. Developmental plasticity in plants: implications of noncognitive behavior. *Evolutionary Ecology* 16: 177–188.
- Nozeran R, Bancilhon L, Neville P. 1971. Intervention of internal correlate in the morphogenesis of higher plants. *Advances in Morphogenesis*. 9: 1–66.
- Nozeran R. 1978. Réflexions sur les enchaînements de fonctionnements au cours du cycle des végétaux supérieurs. *Bulletin de la Société Botanique de France* 125: 263–280.
- Nozeran R. 1986. Le mouvement morphogénétique spécialement chez les végétaux supérieurs pérennes. *Naturalia monspeliensa* 415–430.
- Oldeman RAA. 1990. *Elements of sylvology*, Berlin: Springer Verlag.
- Olden JD, Poff LR. 2003. Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *American Naturalist* 162: 442–460.
- Oliver CD, Larson BC. 1990. *Forest stand dynamics*, New-York, Mc Graw-Hill.
- Orsham G. 1989. Shrub as a growth form. In : McKell CM ed. Biology and Utilization of Shrubs. New York : Academic Press, 249–265.
- Pan D, Domon G, de Blois S, Bouchard A. 1999. Temporal (1958–1963) and spatial patterns of land use changes in Haut-Saint-Laurent (Québec, Canada) and

- their relation to landscape physical attributes. *Landscape Ecology* **14**: 35–52.
- Pan D, Domon G, Marceau D, Bouchard A. 2001.** Spatial pattern of coniferous and deciduous forest patches in an Eastern North America agricultural landscape: the influence of land use and physical attributes. *Landscape Ecology* **16**: 99-110.
- Paquette S, Domon G. 1997.** The transformation of the agroforestry landscape in the nineteenth century: a case study in southern Quebec (Canada). *Landscape and Urban Planning* **37**: 197-209.
- Paquette S, Domon G. 2001.** Trends in rural landscape development and sociodemographic recomposition in southern Quebec (Canada). *Landscape and Urban Planning* **55**: 215-238.
- Paquette S, Domon G. 2003.** Changing ruralities, changing landscapes: exploring social recomposition using a multi-scale approach. *Journal of Rural Studies* **19**: 425-444.
- Paquette A, Bouchard A, Cogliastro A. 2007.** A less restrictive technique for the estimation of understory light under variable weather conditions. *Forest Ecology and Management* **242**: 800-804.
- Parent S, Messier C. 1996.** A simple and efficient method to estimate microsite light availability under a forest canopy. *Canadian Journal of Forest Research* **26**: 151-154.
- Pickett STA, Kempf JS. 1980.** Branching patterns in forest shrubs and understory trees in relation to habitat. *New Phytologist* **86**: 219–228.
- Pigliucci M. 2001.** *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*, Baltimore: John Hopkins University Press.
- Pimentel D, Lach L, Zuniga R, Morrison D. 2000.** Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience* **50**: 53–65.
- Pimentel D, Zuniga R, Morrison D. 2005.** Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics* **52**: 273-288.
- Pokswinski SM. 2008.** Invasive characteristics of chinese privet (*Ligustrum sinense* Lour.) in a bay swamp in the Fall Line Hills of east-central Alabama. MSc Thesis, Auburn University, United States.
- Poulain AJ, Roy V, Amyot M. 2007.** Influence of temperate mixed and deciduous tree covers on Hg concentrations and photoredox transformations in snow. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **71**: 2448–2462.
- Predick KI, Turner MG. 2008.** Landscape configuration and flood frequency influence invasive shrubs in floodplain forests of the Wisconsin River (USA). *Journal of Ecology* **96**: 91-102.
- Prévost MF. 1972.** Ramification en phase végétative chez *Tabernaemontana crassa* Benth. (Apocynaceae). *Ann. Sci. Nat. Botan. (Paris)* **12**: 119-128.
- Prévost MF. 1978.** Modular construction and its distribution in tropical woody plants. In : Tomlinson PB, Zimmermann MH eds. *Tropical Trees as Living Systems*. New York : Cambridge University Press.
- Prosperi J, Edelin C, Michaloud G. 1995.** Modalités d'occupation de l'espace aérien par les hémipiphytes : rôle de la réitération caulinaire. *Terre et Vie* **50**: 167–187.
- Prosperi J, Caballé G, Caraglio Y. 2001.** Lianas and hemiepiphytes: distribution, development, and adaptations. *Selbyana* **22**: 197–212.
- Puntieri J, Stecconi M, Barthélémy D. 2002.** Preformation and neoformation in shoots of *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oerst. (Nothofagaceae) shrubs from northern Patagonia. *Annals of Botany* **89**: 665–673.
- Pyšek P. 1995.** On the terminology used in plant invasion studies. *Plant Invasions - General Aspects and Special Problems*. Pyšek P, Prach K, Rejmánek M, Wade M. Amsterdam, The Netherlands, SPB Academic publishing: 71-81.
- Pyšek P, Richardson DM. 2007.** Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? In: Nentwig W, ed. *Biological invasions, Ecological studies*. Berlin and Heidelberg: Springer-Verlag , 97-126.
- Rauh W. 1938.** Über die Verzweigung ausläuferbildender Sträucher mit besonderer Berücksichtigung ihrer Beziehungen zu den Stauden. *Hercynia* **1**: 187–231.
- Rauh W. 1939.** Über Gesetzmäßigkeit der Verzweigung und deren Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. *Mitteilungen der deutschen dendrologischen Gesellschaft* **52**: 86–111.
- Raunkiaer G. 1934.** *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford : Clarendon.
- Reinartz JA, Popp JW. 1987.** Structures of clones of northern prickly ash (*Zanthoxylum americanum*). *American Journal of Botany*, **74**, 415–428.
- Reinhardt D, Kuhlemeier C. 2002.** Plant architecture. *EMBO reports* **3**: 846-851.
- Rejmánek M, Richardson DM. 1996.** What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* **77**: 1655-1661.
- Rejmánek M. 2000.** Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecology* **25**: 497-506.
- Richards CL, Bossdorf O, Muth NZ, Gurevitch J, Pigliucci M. 2006.** Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions *Ecology Letters* **9**:981-993.
- Richburg JA, Dibble AC, Patterson WA. 2000.** Woody invasive species and their role in altering fire regimes of the Northeast and Mid-Atlantic states. *The First National Congress on Fire Ecology, Prevention, and Management. Miscellaneous Publication*, Tallahassee, FL, Tall Timbers Research Station.

- Robinson GR, Quinn JF, Stanton ML. 1995.** Invasibility of experimental habitat islands in a California winter annual grassland. *Ecology* **76**: 786-794.
- Royston P. 1995.** Remark AS R94: A remark on Algorithm AS 181: The W test for normality. *Applied Statistics* **44**: 547–551.
- Rundel PW. 1991.** Shrub life forms. In: Mooney HA, Winner WE, Pell EJ, Chu E eds. *Responses of Plants to Multiple Stresses*. New York: Academic Press, 345-370.
- Sabatier S, Barthélémy D. 1999.** Growth dynamics and morphology of annual shoots, according to their architectural position, in young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae). *Annals of Botany* **84**: 387-392.
- Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS et al. 2001.** The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **32**: 305-332.
- Sanoja E. 1985.** Contribution à la définition des arbres pionniers des tropiques humides. Mémoire de DEA, Université Montpellier II, France.
- Savage C. 2001.** Recolonization forestière dans les Basses Laurentides au sud du domaine climacique de l'érablière à bouleau jaune. M.Sc. Thesis, Université de Montréal, Québec.
- Schlichting CD, Smith H. 2002.** Phenotypic plasticity: linking molecular mechanisms with evolutionary outcomes. *Evolutionary Ecology* **16**: 189–211.
- Schweitzer JA, Larson K. 1999.** Greater morphological plasticity of exotic honeysuckle species may make them better invaders than native species. *Journal of the Torrey Botanical Society* **126**: 15-23.
- Seltzner S, Eddy TL. 2003.** Allelopathy in *Rhamnus cathartica*, European buckthorn. *Michigan Botanist* **42**: 51-61.
- Sharma GP, Raghubanshi AS, Singh JS. 2005.** *Lantana* invasion: an overview. *Weed Biology and Management* **5**: 157-165.
- Silvertown JW. 1982.** *Introduction to Plant Population Ecology*. Longman, London.
- Simard H, Bouchard A. 1996.** The precolonial 19th century forest of the Upper St. Lawrence Region of Quebec: a record of its exploitation and transformation through notary deeds of wood sales. *Canadian Journal of Forest research* **26**: 1670-1676.
- Simberloff D. 2010.** Invasive species. In: Sohdi NS, Ehrlich PR eds. *Conservation biology for all*. Oxford: Oxford University Press, 131-152.
- Smit R, Ruifrok JL. 2011.** From protégé to nurse plant: establishment of thorny shrubs in grazed temperate woodlands. *Journal of Vegetation Science* **22**: 377-386.
- Smith H, Whitelam GC. 1997.** The shade avoidance syndrome: multiple responses mediated by multiple phytochromes. *Plant, Cell and Environment* **20**: 840–844.
- Stecconi M, Puntieri JG, Barthélémy D. 2000.** Annual shoot-growth in *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oersted (Nothofagaceae) from northern Patagonia. *Trees* **14**: 289-296.
- Stenburg P, Linder S, Smolander H, Flower-Ellis J. 1994.** Performance of the LAI-2000 plant canopy analyzer in estimating leaf area index of some Scots pine stands. *Tree Physiology* **14**: 981-995.
- Stubbendieck J, Friisoe GY, Bolick MR. 1994.** Weeds of Nebraska and the Great Plains. Nebraska Department of Agriculture, Bureau of Plant Industry. Lincoln, Nebraska.
- Sultan SE. 2003.** Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evolution & Development* **5**: 25-33.
- Sultan SE. 2004.** Promising directions in plant phenotypic plasticity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **6**: 227-233.
- Takenaka A. 1994.** A simulation model of tree architecture development based on growth response to local light environment. *Journal of Plant Research* **107**: 321–330.
- Taugourdeau O, Chaubert-Pereira F, Sabatier S, Guédon Y. 2011.** Deciphering the developmental plasticity of walnut saplings in relation to climatic factors and light environment. *Journal of Experimental Botany* – Online version 1-18.
- Theoharides KA, Dukes JS. 2007.** Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytologist* **176**: 256-273.
- Thompson K, Hodgson JG, Rich TCG. 1995.** Native and alien invasive plants: more of the same? *Ecography* **18**: 390-402.
- Thompson K, Hodgson JG, Grime P, Burke MJW. 2001.** Plant traits and temporal scale: evidence from a 5-year invasion experiment using native species. *Journal of Ecology* **89**: 1054-1060.
- Tilman D. 1997.** Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* **78**: 81-92.
- Tomlinson PB, Esler AE. 1973.** Establishment growth in woody monocotyledons native to New Zealand. *Principes* **19**: 83–99.
- Tomlinson PB. 1978.** Some qualitative and quantitative aspects of New Zealand divaricating shrubs. *New Zealand Journal of Botany* **16**: 299–309.
- Troll W. 1937.** *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*, Berlin.
- Uva RH, Neal JC, DiTomaso JM. 1997.** Weeds of the Northeast. Cornell University Press. Ithaca, New York.
- Valladares F, Wright SJ, Lasso E, Kitajima K, Pearcy RW. 2000.** Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamian rainforest. *Ecology* **81**: 1925-1936.

- Valladares F, Hernandez LG, Dobarro I, Garcia-Perez C, Sanz R, Pugnaire FI. 2003. The ratio of leaf to total photosynthetic area influences shade survival and plastic response to light of green stem leguminous shrub seedlings. *Annals of Botany* **91**: 1–8.
- Valladares F, Gianoli E, Gomez JM. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New phytologist* **176**: 749-763.
- Véronneau H, Meilleur A, Bouchard A. 1998. Méthodes expérimentales favorisant les espèces arbustives comme contrôle de la végétation indésirable dans les emprises de lignes de transport d'électricité. In: Doucet GJ, Séguin C, Giguère M. eds. Fifth International Symposium on Environmental Concerns in Right-of-way Management. Montréal: Vice présidence Environnement Hydro-Québec, 203–209.
- Vilà M, Weiner J. 2004. Are invasive plant species better competitors than native plant species? – evidence from pari-wise experiments. *Oikos* **105**: 229-238.
- Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional ! *Oikos* **116**: 882-892.
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Westbrooks R. 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* **84**: 468-478.
- Wang G, Jiang G, Yu S, Li Y, Liu H. 2008. Invasion possibility and potential effects of *Rhus typhina* on Beijing municipality. *Journal of Integrative Plant Biology* **50**: 522–530.
- Wang Y, Li J. 2008. Molecular Basis of Plant Architecture. *Annual Review of Plant Biology* **59**: 253-279.
- Weihner E, Keddy PA. 2001. Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats. Cambridge University Press.
- Weinig C. 2000. Differing selection in alternative competitive environments: shade avoidance responses and germination timing. *Evolution* **54**: 124-136.
- Westoby M, Wright IJ. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *TRENDS in Ecology and Evolution* **21**: 261-268.
- White J. 1979. The plant as a metapopulation. *Annual review of Ecology and Systematics* **10**: 109-145.
- White KL. 1965. Shrub-carrs of southeastern Wisconsin. *Ecology* **46**: 286–304.
- Williamson MH, Fitter A. 1996. The characteristics of successful invaders. *Biological Conservation* **78**: 163-170.
- Wilson BF. 1995. Shrub stems: form and function. In : Gartner D ed. Plant stems : physiology and functional morphology. New York : Academic Press, 91-102.
- Wisconsin State Herbarium. 2007. Taxon *Zanthoxylum americanum*. Wisconsin Botanical Information System, Wisconsin State Herbarium, Madison, WI.
- Wright SD, McConnaughay KDM. 2002. Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny. *Plant Species Biology* **17**: 119-131.
- Wyckoff P, Jansen R, Patten R. 2005. The European buckthorn (*Rhamnus cathartica*) invasion in west central Minnesota. *Symposium on the biology, ecology and management of garlic mustard (Alliaria petiolata) and European buckthorn (Rhamnus cathartica)*, St Paul, USDA Forest Service Publication.
- Yeaton RI, Bond WJ. 1993. Competition between two shrub species: dispersal differences and fire promote coexistence. *The American Naturalist* **138**: 328-341.
- Young SG, Bowman AW. 1995. Nonparametric analysis of covariance. *Biometrics* **51**: 920-931.
- Young TP, Petersen DA, Clary JJ. 2005. The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology letters* **8**: 662-673.
- Zhang Z, Jiang C, Zhang J, Zhang H, Shi L. 2009. Ecophysiological evaluation of the potential invasiveness of *Rhus typhina* in its non-native habitats. *Tree physiology* **29**: 1307-1316.

Architecture de *Rhus typhina* L. (Anacardiaceae)

Les analyses architecturales présentées dans cette partie ont été menées conformément à la méthode et sur les sites présentés dans le chapitre II.

Niveaux d'organisation

L'analyse de *R. typhina* L. (Anacardiaceae) révèle que l'architecture de l'organisme repose sur la mise en place d'une structure racinaire supportant des drageons développant des systèmes ramifiés organisés selon 3 niveaux d'organisation. Chaque drageon donne naissance à un complexe ramifié qui est un dichasia régulier dont les axes sont des pseudo-monopodes eux-mêmes constitués par plusieurs modules.

Chaque module (Fig. 1B) est un axe long, orthotrope, de fort diamètre et à croissance définie. Sa symétrie est radiale et sa phyllotaxie est alterne spiralée. Il porte entre 7 et 24 feuilles composées, séparées par des entre-nœuds longs. A la fin de son développement, son apex meurt soit à la suite d'une parenchymatisation, soit après la mise en place d'une inflorescence terminale.

Les pseudo-monopodes (Fig. 2D) sont des systèmes ramifiés comprenant un axe principal qui peut porter des branches latérales régulièrement espacées et de taille croissante d'un niveau de ramification au suivant. L'axe principal est une série linéaire de modules qui se succèdent par ramification sub-terminale. Les branches sont obliques, possèdent une durée de vie plus limitée que l'axe principal et sont sympodiales. Elles sont généralement constituées par un faible nombre de modules qui se succèdent également linéairement et de manière sub-terminale. Les branches sont souvent mises en place légèrement en dessous de la zone d'émission des relais sub-terminaux.

Les complexes ramifiés (Fig. 2D) sont des sympodes dichasiaux dont les éléments plus ou moins équivalents entre eux sont des pseudo-monopodes orthotropes. Ils dérivent les uns des autres par ramification sub-terminale suite à la mise en place d'une inflorescence ou à la parenchymatisation de l'apex. Les pseudo-monopodes successifs sont généralement de plus en plus petits depuis la base jusqu'à la périphérie des complexes ramifiés.

Le système racinaire horizontal (Fig. 1E) est constitué par un ensemble de racines adventives plagiotropes, monopodiales et pérennes, émises radialement autour du pivot. Ces racines émettent régulièrement des drageons qui sont à la base de nouveaux complexes ramifiés structurellement identiques à celui mis en place par l'axe issu de la graine mais aux dimensions croissantes. Ces racines horizontales se dupliquent régulièrement en

formant des fourches de telle sorte qu'elles édifient un réseau racinaire qui recouvre l'ensemble des surfaces entourant le pied-mère.

Ontogenèse

Chacune des unités structurelles décrites précédemment est mise en place progressivement au cours de l'ontogenèse. Le premier module du premier complexe ramifié est issu de la graine et mis en place au stade plantule (Fig.1A). Il est constitué à ce stade par un axe primaire non ramifié qui peut se développer de manière monopodiale pendant plusieurs années (3 à 4 ans), mais qui généralement finit son développement la première année suite au dessèchement et à l'abscission de son apex (Fig. 1B,C). Après que l'apex du premier module soit mort, un nouveau module prend le relais. Celui-ci est mis en place sur la partie supérieure du module qui lui donne naissance. Ce processus se répète aboutissant à l'édification d'un pseudo-monopode constitué par la succession linéaire de plusieurs modules orthotropes (Fig. 1E).

Le développement du premier pseudo-monopode s'achève généralement par le développement à son apex de deux modules équivalents en dimension et en orientation (Fig. 1E). Chacun de ces deux modules sera le point de départ d'un nouveau pseudo-monopode. La répétition de ce processus entraîne la mise en place de grands complexes ramifiés (Fig. 2 A,C,D). Les pseudo-monopodes sont longs et composés de plusieurs modules à la base des complexes ramifiés et deviennent progressivement courts et composés d'un seul module à la périphérie. Il a été observé dans plusieurs situations où la plante est dans des conditions qui lui sont favorables, la mise en place de nombreux relais équivalents sur le dernier module. La situation présentée dans la figure 1D est un cas extrême où 8 axes se développent à partir de l'axe issu de la graine.

Lors de l'édification du premier complexe ramifié, des racines adventives plagiotropes apparaissent de manière différée au niveau du collet (Fig 1D). Elles émettent latéralement des réitérats racinaires partiels reproduisant l'intégralité de leur structure; leur réitération est immédiate et séquentielle, avec un angle d'environ 45° par rapport à l'axe porteur et dans le plan horizontal. Sur cette trame apparaissent des drageons régulièrement espacés et différés d'environ une année. Les drageons, lorsqu'ils se développent complètement reproduisent l'intégralité des étapes décrites précédemment : édification d'un module et répétition de ce module pour

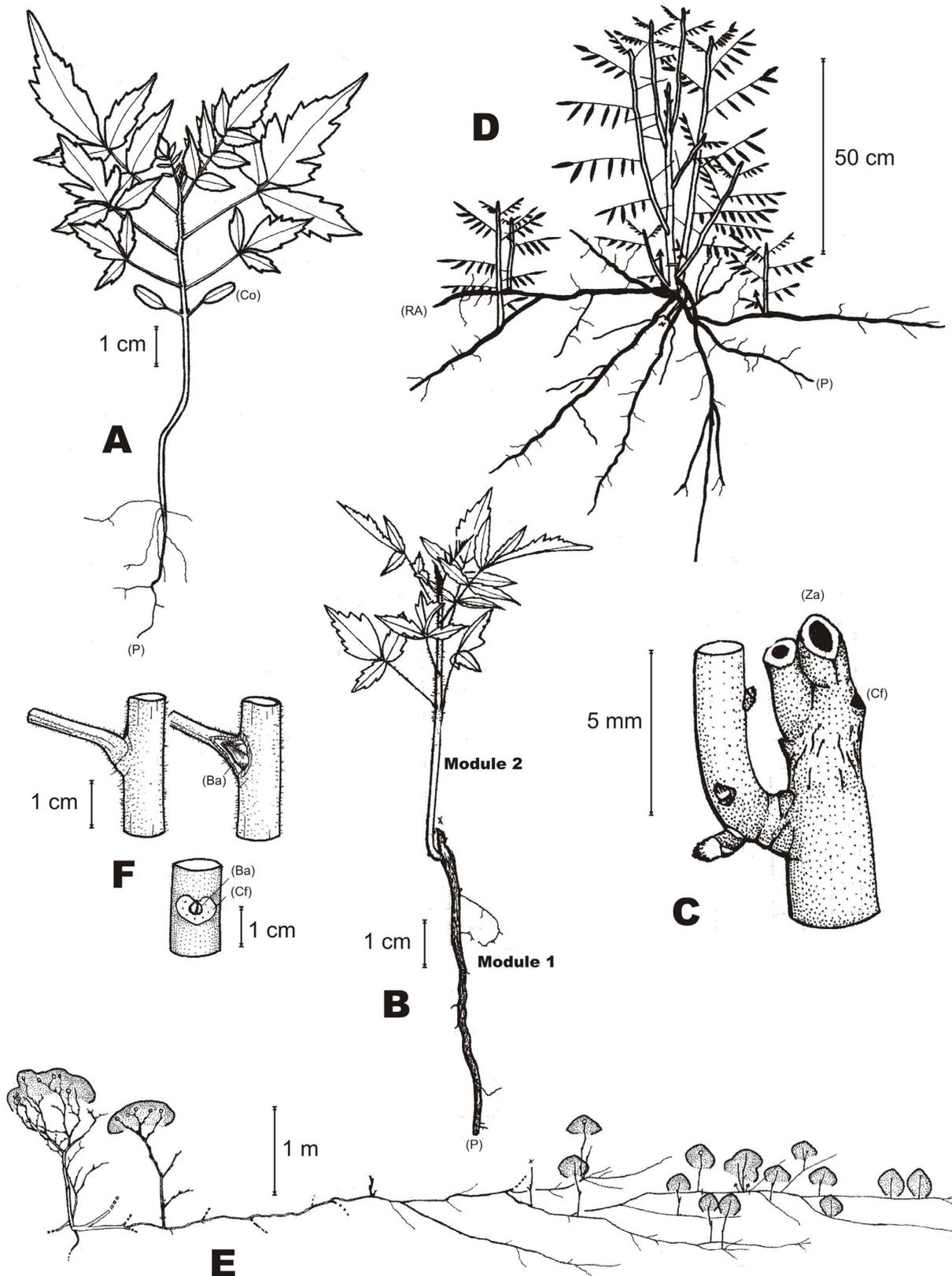


FIGURE 1 Description des stades ontogéniques : **A** Plantule de 1 an ; **B** plant de 2 ans ; **C** Détail de l'apex du premier module du plant de deux ans ; **D** Plant de 4 ans ; **E** Plant de 17 ans : la symétrie d'ensemble du plant est radiale, un seul embranchement racinaire a été représenté en raison du temps nécessaire à l'excavation des racines intactes ; **F** Structure de la base foliaire chez un individu âgé : la base foliaire engage le bourgeon axillaire ; P pivot ; RA Racine adventive ; Za Zone d'abscission du méristème apical ; Cf Cicatrice de feuille ; Co Collet.

former des pseudo-monopodes qui s'intègrent au sein d'un complexe ramifié.

Les modules mis en place par les drageons successifs sont de plus en plus grands conduisant les complexes des drageons successifs, malgré leur différence d'âge, à présenter des tailles comparables (Fig. 2A, C). Simultanément aux changements de dimensions des modules, nous constatons que :

- Le nombre de feuilles par axe augmente, passant d'environ 8 à 10 feuilles en début de développement et atteignant la vingtaine de feuilles à sa fin.
- Le nombre de folioles par feuille augmente, passant de 3 à 7 folioles chez la plantule à 23 à 27 folioles chez les individus âgés.
- Le mode de protection des bourgeons est modifié : les bourgeons sont initialement protégés par des feuilles transformées en écaille dont la marge est poilue ; A ce mode de protection vient progressivement se surajouter une protection réalisée par les bases foliaires de feuilles axillantes qui recouvrent le bourgeon axillaire (Fig. 1F).
- Les morts d'apex, d'abord dues à des parenchymatisations deviennent par la suite systématiquement entraînées par des mises à fleur terminales.
- La capacité des axes à croître pendant plusieurs années de manière monopodiale est complètement perdue au cours du développement.

Nos observations laissent penser que ces modifications ne sont pas à associer à des modifications allométriques mais plutôt à l'âge physiologique des structures. En effet, même chez des structures aux dimensions modestes mises en place tardivement, nous observons ces mêmes propriétés.

Nous n'avons pas observé chez les individus âgés de phénomène de réitération différée séquentielle au niveau des drageons (Fig. 2B), ni même dans les portions périphériques des complexes ramifiés mis en place par ceux-ci. Les racines qui séparent les drageons restent vivantes même chez des individus âgés (au moins 40 ans).

Individus mâles et femelles

Chez *Rhus typhina* qui est une espèce dioïque, nos analyses n'ont pas révélé de différences dans la structuration de la plante entre des individus mâles et des individus femelles ni au niveau de la structure racinaire, ni au niveau des complexes ramifiés (Fig. 2A,D). Au cours de nos recherches, nous avons ressenti un manque de description des structures permettant d'identifier avec certitude le sexe des individus. Les observations que nous avons menées sur de nombreux individus dans la zone d'étude nous permettent de définir les règles suivantes :

- Les sexes sont complètement séparés entre les individus.
- Les fleurs mâles et femelles peuvent être très facilement reconnues à partir de leur structure (Fig. 2E, F). Les fleurs mâles possèdent

une rangée d'étamines jaunes (Fig. 2F) qui sont avortées chez la femelle et donc invisibles à l'observation (Fig. 2E).

- Les fleurs femelles se transforment rapidement en fruit rouge (Fig. 2E).
- Les inflorescences ont tendance à être plus jaunes et plus ouvertes chez les mâles (Fig. 2F) et plus rouges et condensées chez les femelles (Fig. 2E).
- Tandis que les inflorescences transformées en infrutescences chez les femelles demeurent visibles pendant plusieurs années (Fig. 2C), les inflorescences mâles sont caduques à très court terme et sont élaguées généralement quelques semaines après leur première mise à fleur (Fig. 2D).

Variations induites par l'environnement lumineux

Nous n'avons pas observé d'individus se développant dans le sous-bois ou dans des conditions de faible luminosité. Lorsque la plante se développe au contact d'une lisière, certains de ses drageons sont émis dans le sous-bois mais ceux-ci se développent rarement plus de deux ou trois ans avant de mourir. Enfin, dans la gamme d'ouverture de canopée dans laquelle se développe l'espèce, nous n'avons pas noté de différence portant sur le mode de développement.

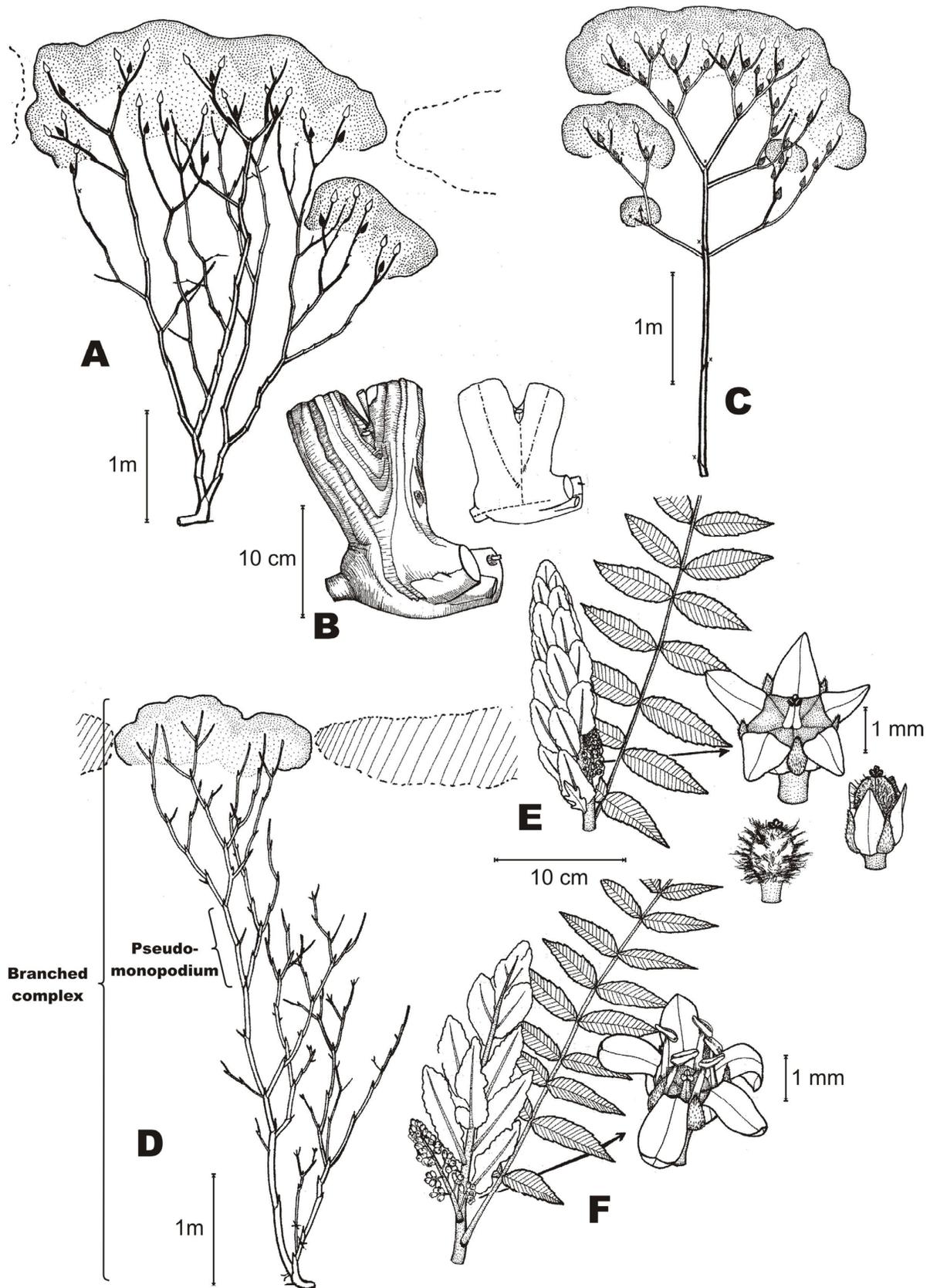


FIGURE 2 Description des stades ontogéniques (Suite) : **A** Complexe ramifié mis en place par un drageon provenant de la partie centrale d'un individu femelle de 28 ans ; **B** Détail de la partie basale du complexe ramifié et suivi de moelle ; **C** Complexe ramifié mis en place par un drageon provenant de la partie périphérique d'un individu femelle de 28 ans ; **D** Complexe ramifié mis en place par un drageon provenant de la partie centrale d'un individu mâle de 25 ans ; **E** Inflorescence femelle, fleur femelle et fruit de *Rhus typhina* ; **F** Inflorescence et fleur mâles de *Rhus typhina*.

Architecture de *Prunus virginiana* L. (Rosaceae)

Les analyses architecturales présentées dans cette partie ont été menées conformément à la méthode et sur les sites décrits dans le chapitre II. La méthode de mesure de l'ouverture de canopée est la même que celle employée lors des analyses présentées dans le chapitre III. Le premier site présente une canopée ouverte (ouverture de la canopée : $81,1 \pm 11,47\%$; 8 mesures) ; le second site est une situation de sous-bois dont la canopée est fermée (ouverture de la canopée : $26,85 \pm 4,09\%$; 6 mesures). Nous présenterons dans un premier temps les structures consensuelles retrouvées à la fois chez les plantes se développant en pleine lumière et en sous-bois. Nous analyserons ensuite leur ontogenèse. Puis nous commenterons les changements de comportements associés à l'environnement lumineux.

Niveaux d'organisation

L'analyse de *Prunus virginiana* L. (Rosaceae) révèle que l'organisme est composé par 3 niveaux d'organisations. L'axe issu de la graine et les rhizomes auxquels il donne naissance portent des séries de complexes ramifiés de taille croissante. Les complexes ramifiés sont des dichasia réguliers composés de plusieurs modules monopodiaux ramifiés qui se succèdent par ramification sub-terminale.

Le module est un système ramifié monopodial composé par trois catégories d'axes différenciées (Fig. 1F ; Tab. 1) :

Axe primaire (C1). Cet axe orthotrope est long, monopodial, pérenne, de fort diamètre et à croissance rythmique définie. Sa symétrie est radiale et sa phyllotaxie est alterne spiralée. Sa ramification est rythmique, différée d'un an et suit un gradient

acrotone. Ses unités de croissance portent de 7 à 18 feuilles séparées par des entre-nœuds longs. A la fin de son développement, son apex se dessèche. L'axe primaire porte latéralement des branches, des rameaux courts et occasionnellement des inflorescences.

Branches (C2). Ce sont des axes longs, monopodiaux, à symétrie bilatérale, orthotropes et présentant un diamètre moyen. Leur croissance est définie et leurs unités de croissance portent 7 à 10 feuilles séparées par des entre-nœuds longs. Leur ramification est rythmique, différée d'un an et suit un gradient mésotone. Ils portent latéralement des rameaux courts et peuvent occasionnellement fleurir.

Rameaux courts (C3). Ce sont des axes agéotropes à symétrie bilatérale et à croissance rythmique définie. Ils peuvent fréquemment être composés par 5 à 6 unités de croissance. Ils ne possèdent pas de croissance secondaire ou très peu. Chaque unité de croissance porte 1 à 3 feuilles séparées par des entre-nœuds extrêmement courts. Ces axes ne sont pas ramifiés et portent fréquemment des inflorescences latérales.

Les complexes ramifiés (Fig. 1B) sont des sympodes dichasiaux constitués de modules orthotropes qui sont plus ou moins équivalents entre eux. Ils se succèdent par ramification sub-terminale sous leur apex nécrosé. Les modules sont généralement de plus en plus petits depuis la base jusqu'à la périphérie des complexes ramifiés.

Les séries de complexes (Fig. 4A, 5B) sont des ensembles composés de plusieurs complexes ramifiés qui naissent à la base les uns des autres et qui sont de plus en plus grands jusqu'à atteindre leur taille maximale.

TABLEAU 1 Tableau architectural de *P. virginiana* faisant apparaître les propriétés qualitatives et quantitatives des catégories d'axes caulinaires : dans la seconde partie du tableau (B), les données exprimées représentent les moyennes et écart type ; 30 axes ont été mesurés pour chaque catégorie d'axe en milieu ouvert ; UC = Unité de croissance.

		Axe primaire (C1)	Branche (C2)	Rameau court (C3)
A	Propriétés qualitatives			
	Direction de croissance	Orthotrope	Orthotrope	Agéotrope
	Symétrie	Radiale	Bilatérale	Bilatérale
	Durée de vie	Pérenne	Moyenne	Courte
	Croissance secondaire	Importante	Faible	Nulle
	Forme	Conique	Légèrement conique	Cylindrique
	Enracinement adventif	Oui	Non	Non
	Axe ramifié	Oui	Oui	Non
	Axes portés	C2 ; C3	C3	
	Rythme de ramification	Rythmique ou continu	Rythmique	-
Modalité de ramification	Acrotone	Mesotone	-	
B	Propriétés quantitatives			
	Diamètre basal des axes (mm)	$11,43 \pm 8,82$	$2,10 \pm 0,31$	$1,28 \pm 0,09$
	Longueur de l'UC (cm)	$21,0 \pm 11,4$	$9,0 \pm 3,7$	$0,25 \pm 0,1$
	Nombre de feuilles par UC	14 ± 2	8 ± 1	2 ± 1
	Nombre d'UC par axe	$1,76 \pm 0,73$	$1,8 \pm 0,71$	$3,43 \pm 1,04$

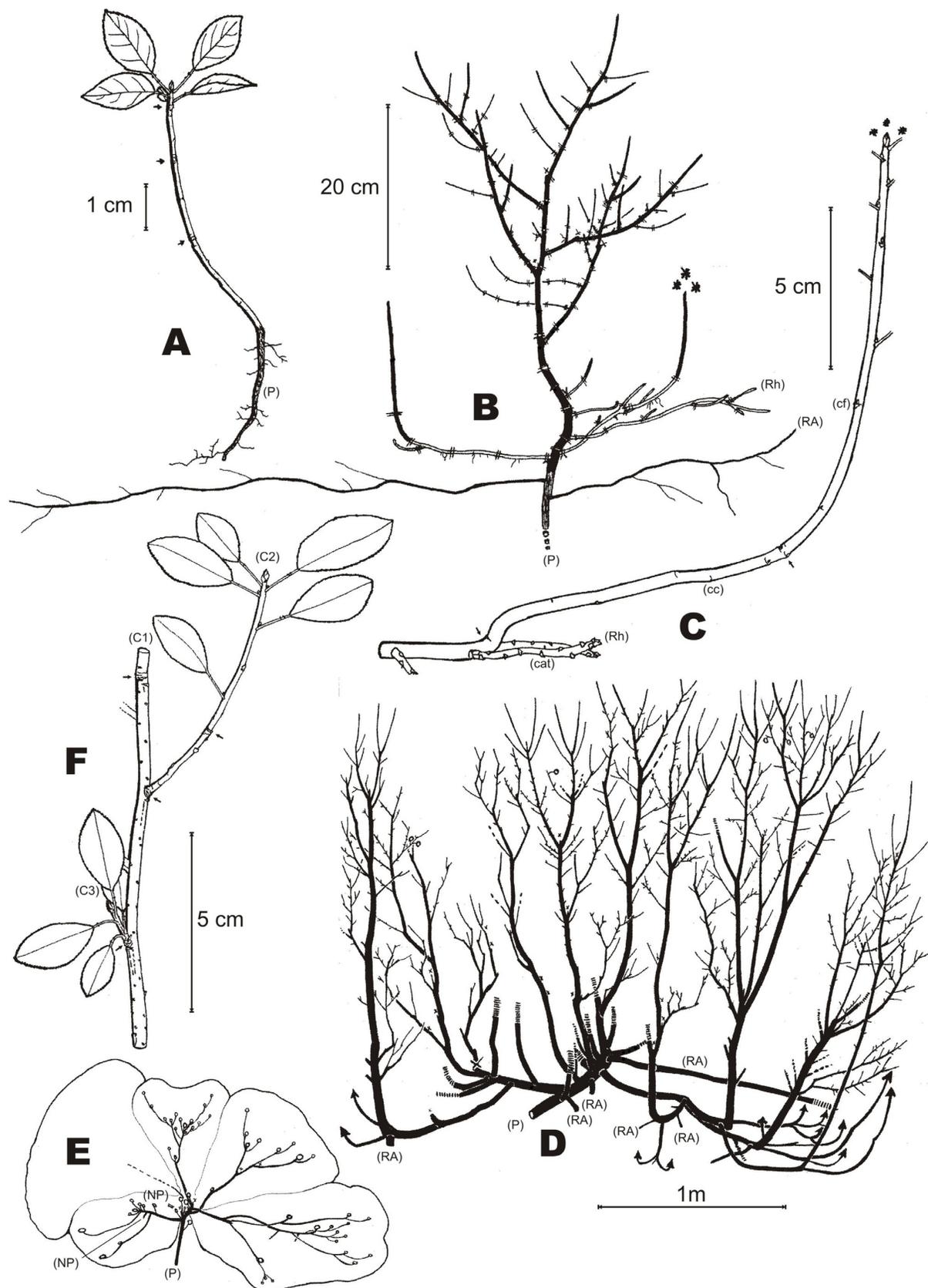


FIGURE 1 Description des stades ontogéniques en milieu ouvert : A Plant de 4 ans ; B Plant de 14 ans ; C Détail du plant de 14 ans montrant la transition entre un axe rhizomateux et une tige dressée ; D Plant de 26 ans ; E Plan en perspective cavalière de la structure mise en place par les rhizomes : les cercles blancs représentent les tiges dressées ; F Structure du module : catégories d'axes C1, C2 et C3 ; P pivot ; NP Nouveau pivot ; RA Racine adventive ; Cf Cicatrice de feuille ; Rh Rhizome ; cat Cataphylle ; Co Collet.

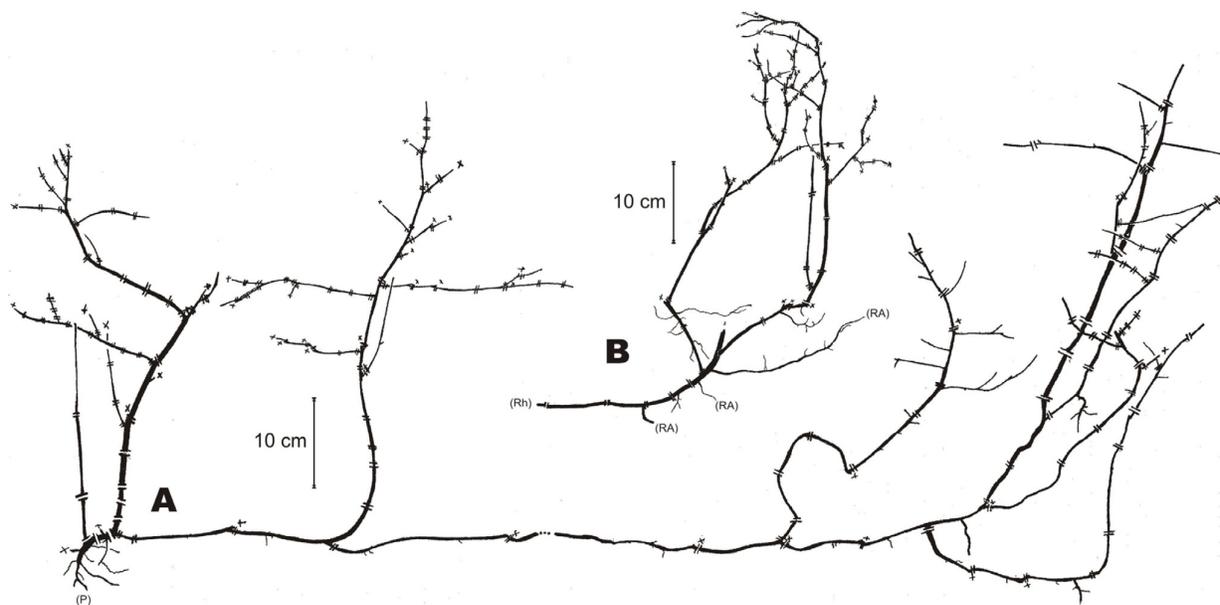


FIGURE 2 Description des stades ontogéniques en sous-bois : A Plant de 19 ans ; B Fragment de plant d'âge indéterminé ; P pivot ; RA Racine adventive ; Rh Rhizome.

La première série de complexes est mise en place à partir de l'axe issu de la graine. Les suivantes sont émises à partir d'axes rhizomateux, issus de zones proches du collet et dont l'extrémité se redresse (Fig. 1C).

Ontogénèse

Chacune des unités structurales décrites précédemment est mise en place progressivement au cours de l'ontogénèse. Le premier module est mis en place au stade plantule. Il est constitué à ce stade par un axe primaire non ramifié qui peut se développer pendant plusieurs années avant que son apex ne se dessèche (Fig. 1A). Après que l'apex du premier module soit mort, deux modules équivalents sont mis en place par ramification subterminale. Ce processus se répète aboutissant à la mise en place d'un complexe ramifié (Fig. 1B) qui est un sympode dichasial constitué de monopodes orthotropes plus ou moins équivalents entre eux. Les modules deviennent de plus en plus petits vers la périphérie des complexes, développant moins de feuilles, présentant une ramification moins développée et une floraison plus abondante.

Lors de la mise en place du premier complexe ramifié, des axes souterrains différés d'environ 8 ans, plagiotropes, pérennes et à entre-nœuds très longs sont mis en place au dessus du collet (Fig. 1B,C). Ces rhizomes possèdent une croissance rythmique et mettent en place des cataphylles transparentes à très courte durée de vie. Ces axes finissent par se redresser à leur extrémité et adoptent alors le même comportement que les axes primaires des modules. Chacun de ces axes est à la base d'un nouveau complexe ramifié dont les dimensions sont plus importantes que celles du complexe ramifié initial. Ils sont mis en place dans toutes les directions autour du collet permettant une occupation efficace de l'espace (Fig. 1E). Lorsqu'ils se redressent, ils émettent à leur tour de nouveaux rhizomes à leur base.

Lorsque le premier complexe ramifié a fini son développement, de nouveaux complexes ramifiés se développent de manière différée depuis des bourgeons dormants sur le module issu de la graine. Ces nouveaux complexes sont de plus en plus grands et leurs modules présentent une ramification de

plus en plus abondante. La même dynamique est observée par la suite à la base des complexes ramifiés mis en place à partir des rhizomes. Après avoir atteint une certaine taille dépendante de l'environnement de la plante, la taille des complexes ramifiés suivants se stabilise. Lors de l'édification des plus grands complexes ramifiés, les complexes ramifiés mis en place les plus tôt au cours du temps se nécrosent. Ainsi sur l'individu présenté dans la figure 1D, le complexe en cours de développement sur le module issu de la graine est le troisième développé au cours du temps tandis que les deux premiers sont déjà nécrosés.

Variations induites par l'environnement

Prunus virginiana présente des modes de développement très contrastés dans les milieux ouverts et fermés.

En milieu ouvert, la plante est constituée par un système ramifié composé de rhizomes horizontaux émis dans toutes les directions autour du collet et portant des séries de complexes ramifiés érigés. Chacun des complexes ramifiés atteint une taille importante et est composé de modules longs, orthotropes et très ramifiés. Enfin de nombreuses fleurs sont développées dans la structure de l'individu mature.

En sous-bois, les seuls complexes qui survivent sont ceux mis en place à partir des rhizomes dans les zones les plus ensoleillées. Cette survie différentielle des portions de la plante conduit celle-ci à posséder une symétrie bilatérale (Fig. 2A) et à être orientée vers les zones d'ouverture de la canopée. Les rhizomes, se nécrosent très fréquemment entre les drageons conduisant à la mise en place de plusieurs ramets indépendants dans le sous-bois (Fig. 2B) dont l'âge peut difficilement être estimé. Les complexes ramifiés sont constitués par un faible nombre de modules obliques à horizontaux. Chacun de ces modules possède une croissance s'étendant fréquemment sur 7 à 8 ans et une ramification très faible. Les branches adoptent également une direction de croissance horizontale. Aucune fleur n'a jamais été aperçue dans les conditions du sous-bois.

Résumé

L'étude qualitative et quantitative du mode de développement des plantes envahissantes est actuellement considérée comme une étape clef dans la compréhension des phénomènes d'invasion. L'objectif de ce travail est de préciser les relations qui existent entre la structure architecturale des buissons et leur caractère proliférant. Nous avons sélectionné cinq espèces buissonnantes (*Cornus sericea* L., Cornaceae ; *Prunus virginiana* L., Rosaceae ; *Rhamnus cathartica* L., Rhamnaceae ; *Rhus typhina* L., Anacardiaceae ; *Zanthoxylum americanum* Mill., Rutaceae) qui sont connues pour leur aptitude à bloquer la succession végétale sous certaines conditions au Sud du Québec (Canada). L'analyse architecturale a permis chez ces espèces de caractériser les unités structurelles et leurs modifications ontogéniques. Ces modifications ontogéniques doivent être prise en compte afin d'obtenir une description complète de la plasticité phénotypique chez ces espèces. L'analyse des différentes unités structurelles révèle qu'elles ne possèdent pas la même signification fonctionnelle : les niveaux d'organisation les plus grands sont responsables majoritairement des capacités de plasticité phénotypique de la plante et de sa compétition. Ces analyses ont aboutit à la définition de trois stratégies architecturales correspondant à des comportements individuels et qui sont également pertinentes pour expliquer la prolifération des populations.

Abstract

Qualitative and quantitative studies of the pattern of invasive plant development is now considered a key aspect in understanding invasiveness. This work was performed to determine relationships between shrub architectural plasticity and proliferating behaviour. We selected five shrub species (*Cornus sericea* L., Cornaceae ; *Prunus virginiana* L., Rosaceae ; *Rhamnus cathartica* L., Rhamnaceae ; *Rhus typhina* L., Anacardiaceae ; *Zanthoxylum americanum* Mill., Rutaceae) known to arrest plant succession under certain conditions in Southern Québec, Canada. Architectural analysis revealed species' structural units and their ontogenic changes. These ontogenic changes need to be calibrated if a full description of phenotypic plasticity is to be obtained. Analysis of the plant structural units reveals that they are of different functional significance: the higher the level of organization, the greater the capacity for phenotypic plasticity and competition. We defined three architectural strategies related to individual behaviours and which can relevantly explain the population proliferation of shrubs.