HAL open science

Analyse et modélisation de séquences d'évènements botaniques: applications à la compréhension de la régularité d'expression des processus de croissance, de ramification et de floraison

Patrick Heuret

To cite this version:

Patrick Heuret. Analyse et modélisation de séquences d'évènements botaniques: applications à la compréhension de la régularité d'expression des processus de croissance, de ramification et de floraison. Ecologie, Environnement. Université Henri Poincaré - Nancy I, 2002. Français. NNT : 2002NAN10001 . tel-00106730

HAL Id: tel-00106730

https://theses.hal.science/tel-00106730v1

Submitted on 16 Oct 2006

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

FACULTE DES SCIENCES & TECHNIQUES

U.F.R Sciences & Techniques biologiques
École doctorale : Sciences et Ingénierie des Ressources, Procédés, Produits, Environnement
Département : Sciences agronomiques et forestières, biologie et écologie, biotechnologies.

Thèse

Présentée pour l'obtention du titre de

Docteur de l'Université Henri Poincaré, Nancy-I

en Biologie Forestière

Par Patrick HEURET

ANALYSE ET MODÉLISATION DE SÉQUENCES D'ÉVÉNEMENTS BOTANIQUES : applications à la compréhension de la régularité d'expression des processus de croissance, de ramification et de floraison.

Soutenue le : 04 janvier 2002 devant le jury composé de :

Président :	Jean-Michel FAVRE	Professeur à l'université Henri Poincaré - Nancy 1
Rapporteurs :	Jean-Pierre PASCAL,	Professeur à l'université Claude Bernard - Lyon I
	Christian JAY-ALLEMAND	Directeur de recherche - INRA d'Orléans
Examinateurs :	Daniel AUCLAIR	Directeur de recherche - INRA de Montpellier, UMR AMAP
	Christian PICHOT	Chargé de recherche - INRA d'Avignon
	Yann GUEDON	Chercheur du CIRAD , UMR AMAP

Unité Mixte Cirad-Cnrs-Ephe-Inra-Université Montpellier 2
« botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des Plantes (AMAP) », 34398 MONTPELLIER CEDEX 5

AVANT-PROPOS

Le travail présenté ici résulte de 3 années de recherche menées à l'Unité Mixte de Recherche Cirad-Inra de modélisation des plantes de Montpellier récemment transformée en l'UMR Cirad-Cnrs-Ephe-Inra-Université Montpellier 2, « botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des Plantes (AMAP) ». Pour effectuer ce travail j'ai bénéficié d'une bourse d'allocataire de recherche MENRT obtenue après avoir effectué le DEA de biologie forestière de l'université Henri Poincaré, Nancy-I. Une partie de ce travail a été réalisé sur des Cyprès élevés à la pépinière départementale d'Aix-les-Milles dans les bouches du Rhône. A l'occasion de la formation « Forêts Tropicales Humides » organisée par l'ENGREF, j'ai pu effectuer 2 séjours d'un mois en Guyane française, où il m'a été possible de récolter des données. Enfin, d'autres jeux de données provenant de travaux antérieurs menés au programme de modélisation des plantes ont été mis à ma disposition pour les analyser selon la problématique de cette thèse.

❖ Je remercie sincèrement Daniel Barthélémy qui a su, depuis l'encadrement de mon DEA, m'aider et me guider au cours de mes réflexions. Je tiens à lui exprimer ici toute ma gratitude pour m'avoir fait partager sa passion pour la botanique, pour ses conseils pertinents, pour son soutien permanent ainsi que pour la confiance qu'il a su m'accorder tout au long de ce travail. Au-delà du plus grand respect que j'éprouve à son égard pour ses qualités scientifiques, ses qualités humaines m'ont également énormément apporté sur le plan personnel.

❖ J'adresse toute ma reconnaissance à Yann Guédon, qui a co-encadré cette thèse et qui m'a initié à l'utilisation des modèles présentés au cours de ce travail. Je le remercie pour sa patience, et ses conseils pertinents. Le dialogue parfois tortueux, en raison de nos horizons scientifiques différents, a toujours été fructueux et a souvent incarné l'attrait palpitant que représente à mes yeux l'inter-disciplinarité.

❖ Je remercie Daniel Auclair pour son soutien, ses conseils et l'intérêt qu'il a porté à mes travaux ainsi que pour ses lectures critiques et attentionnées du manuscrit.

❖ Je remercie François Houllier pour m'avoir accueilli au sein de l'unité, et pour sa lecture critique et constructive de ce manuscrit.

❖ J'adresse mes plus sincères remerciements à Christian Jay-Allemand et Jean-Pierre Pascal qui m'ont fait l'honneur d'accepter d'être rapporteurs de cette thèse. Je remercie également Christian Pichot et Jean-Michel Favre pour avoir accepté de faire partie de mon jury de thèse et pour leurs critiques constructives.

❖ Merci également à Pierre Dizengremel et toutes les personnes qui m'ont apporté leur soutien pour l'obtention du financement de cette thèse.

❖ Un grand merci pour Patrice Brahic et toutes les personnes de la pépinière d'Aix-les-Milles qui ont élevé et pris soin des Cyprès. Merci pour votre disponibilité et pour la qualité du travail que vous avez effectué.

❖ Au cours de cette thèse, plusieurs personnes m'ont aidé à réaliser des mesures souvent fastidieuses. Mille mercis à Claire Atger, pour ses compétences et son efficacité lors de la prise de mesures sur le

terrain et tout cela dans une bonne humeur bien agréable. Merci également à Sylvie Sabatier pour son aide, son soutien constant, et ses encouragements tout au long de ce travail.

❖ Quiero dar mis más sinceros agradecimientos a Javier Grosfeld, gran conocedor de las Cupressaceae, con quien he podido mantener apasionadas discusiones. La estimación de modelos complejos como las cadenas de Markov de orden elevado o las cadenas de Markov de orden variable fue posible gracias a las numerosas y fructíferas discusiones que juntos tuvimos. Además de sus cualidades científicas, se requeriría una tesis entera para evocar sus cualidades humanas : su marcado gusto por la botánica, los viajes y las cosas buenas de la vida —todo ello salpicado con un inexorable acento argentino (« ma qué tu di, j'ai des molestes »)—, su sencillez y su enorme franqueza. Todo ello hace de él un amigo entrañable, ¡pese a su pobre desempeño en el 421 y el truco !

❖ A Yves Caraglio et Eric Nicolini pour leur soutien et les discussions toujours très enrichissantes. Leur simplicité et leur bonne humeur perpétuelle en font des interlocuteurs privilégiés.

❖ A Javier Puntieri et Natacha Guérard pour les jeux de données sur le Chêne rouge. Merci également à Alexandra Mazurek pour le jeu de donnée sur *Cupressus dupreziana*.

❖ A Odile Chouillou pour ses blagues de courrier, mais surtout pour son précieux soutien logistique. Merci également à Catherine Loubet et Pierre Diamante pour leur aide ainsi qu'à Marie-Hélène Lafond pour la recherche des références bibliographiques

❖ A Meriem Fournier pour son accueil durant mes séjours en Guyane française. Merci également à Fanchon pour ses initiations botaniques sur la piste de Saint-Elie ainsi qu'aux étudiants qui m'ont aidé à réaliser les mesures sur le terrain ; Anne-Claire, Audrey, Juliette et Xavier.

❖ A Christine Heinz qui m'a donné l'occasion de m'initier à l'enseignement en me proposant d'effectuer des TP/TD de botanique à l'université de Montpellier II.

❖ Je tiens également à exprimer mes remerciements tant à l'équipe permanente d'AMAP qu'aux thésards et stagiaires dont j'ai croisé la route : Pascal Ferraro (pour sa collaboration aoe), Christophe Nouguier, Christophe Godin, Frédéric Boudon, Muriel Durand, Carine Véra (pour son aide sur l'estimation de chaînes de Markov d'ordre variable), Marilyne Laurans, Juan-benito Gerbaud alias Giboo les bons conseils, Fernando Ramirez, Sabrina Coste… J'associe également Évelyne Costes à mes remerciements pour ses conseils pertinents.

❖ Merci à Céline Leroy qui m'a soutenu tout au long de ce travail.

❖ Un grand merci à tous mes amis qui ont supporté mes sautes d'humeur, à Tendar Krinn, à Fredo le Ministre, à Jean-seb, à Ludo bronson, à Macintroll, à Nicotroll et Babouette, à Voltar, à Jésus, à big mick, à Fabi, au Leader pas crédible, à Nico beau-regard, à Jason tête-folle, à Chochotte, à Dad' la contrée, à Nico free-mouse,….et tous les karachs.

❖ A mes parents qui m'ont encouragé tout au long de mes études.

❖ J'espère n'oublier personne, si c'est le cas pardon pardon pardon……

Partie I Introduction générale **1**

Partie II Concepts et définitions **10**

1 DEFINITIONS DES TERMES RELATIFS A LA CROISSANCE ET A LA RAMIFICATION DES VEGETAUX VASCULAIRES 11

1.1 La croissance *11*

1.2 La ramification *13*

2 CONCEPTS D'ARCHITECTURE VEGETALE 15

2.1 Le modèle architectural *15*

2.2 L'unité architecturale *16*

2.3 La réitération *17*

2.4 Niveaux d'organisation *18*

2.5 Gradients morphogénétiques *18*

3 LES SEQUENCES D'EVENEMENTS 20

3.1 Définition *20*

3.2 Niveaux de description des séquences *20*

3.3 Variables mesurées *21*

3.4 Séquences univariées ou multivariées *22*

3.5 Dynamique des séquences *22*

Partie III Matériel et méthodes **23**

1 ESPECES ETUDIEES 24

1.1 Le chêne rouge d'Amérique Quercus rubra L. (Fagaceae, Dumort.) *24*

1.1.1 Caractéristiques générales de l'espèce 24

1.1.2 Matériel végétal et site d'étude 24

1.1.2.1 Le dispositif expérimental de la commune d'Ayzieu 24

1.1.2.2 Le dispositif du domaine expérimental de Cestas (INRA Pierroton) 25

1.1.3 Protocole et paramètres mesurés 25

1.1.4 Construction des séquences 27

1.2 Cecropia obtusa Trécul (Cecropiaceae, C.C. Berg). *28*

1.2.1 Caractéristiques générales du genre et de l'espèce étudiée 28

1.2.2 Site d'étude 28

1.2.3 Protocole de mesure et paramètres mesurés 29

1.2.4 Sens de description des séquences 30

1.3 Le genre Cupressus L. (Cupressaceae, Rich. Ex Bartl.) *31*

1.3.1 Espèces étudiées et aires de répartition (pl. 17, a) 31

1.3.2 Morphologie générale et développement 32

1.3.2.1 Cotylédons, phyllotaxie et types de feuilles 32

1.3.2.2 Mode de croissance 33

1.3.2.3 Mode de ramification 33

1.3.3 Architecture et développement 33

1.3.3.1 Architecture élémentaire 33

1.3.3.2 Séquence de développement 34

1.3.3.3 Gradients et répartition des catégories d'axes au sein de l'architecture 35

1.3.4 Matériel végétal étudié 36

1.3.4.1 *C. dupreziana* 36

1.3.4.2 *C. sempervirens* et *C. arizonica* 36

1.3.4.3 *C. torulosa* 36

1.3.4.4 *C. atlantica*, *C. duclouxiana*, *C. benthamii* et *C. guadalupensis* ... 37
1.3.5 Protocole et mesures effectuées ... 37
1.3.5.1 Comparaison de la structure de l'axe principal des différentes espèces ... 37
1.3.5.2 Séquences mesurées sur les différentes espèces ... 37
1.3.5.3 Comparaison de différentes catégories d'axe de *C. arizonica* au stade de l'unité architecturale ... 38
2 METHODES D'ANALYSE ... 39
2.1 Le logiciel AMAPmod ... 39
2.2 L'analyse exploratoire ... 40
2.2.1 Les points de vue intensité, intervalle et comptage ... 40
2.2.2 Les coefficients d'inter- et d'auto-corrélation ... 40
2.3 Les modèles markoviens ... 41
2.3.1 Analyse de séquences discrètes stationnaires ... 42
2.3.1.1 Les chaînes de Markov d'ordre fixe ... 42
2.3.1.2 Les chaînes de Markov d'ordre variable ... 47
2.3.2 Analyse de séquences discrètes non stationnaires à phases transitoires marquées ... 49
2.3.2.1 Les semi-chaînes de Markov ... 49
2.3.2.2 Les semi-chaînes de Markov cachées ... 50
2.3.2.3 Estimation des semi-chaînes des Markov (cachées ou non) ... 51
2.3.3 Hypothèses de modélisation et évaluation des modèles ... 51
2.4 Les méthodes de comparaison ... 52
2.4.1 Comparaison de séquences ... 52
2.4.2 Comparaison de modèles ... 53
2.5 Présentation des résultats ... 53

Partie IV Résultats ... 54

1 LE CHENE ROUGE D'AMERIQUE *QUERCUS RUBRA* L. (FAGACEAE DUMORT.) ... 55
1.1 Caractéristiques des différents types d'unité de croissance ... 55
1.2 Corrélations entre la longueur, le nombre total de nœuds et le nombre de branches des UC ... 56
1.3 Les semi-chaînes de Markov cachées estimées ... 57
1.3.1 Les UC.mono (arbres d'*Ayzieu*) ... 57
1.3.2 Les UCbi.1 ... 58
1.3.3 Les UCbi.2 ... 59
1.4 Fréquences d'observation des différents types de rameaux en fonction du rang du nœud porteur (point de vue « intensité »). ... 60
1.5 Temps avant la première occurrence, nombre d'occurrences par séquence et temps de séjour ... 61
1.6 Proportion de cataphylles et de bourgeons morts associés à chaque état des modèles. ... 62
1.7 Longueur des zones ramifiées en relation avec le nombre total de nœuds des séquences. ... 63
1.8 Interprétation des résultats ... 65
2 *CECROPIA OBTUSA* TRECUL (CECROPIACEAE C.C. BERG) ... 68
2.1 Hauteur et diamètre des arbres et position de la première branche et de la première inflorescence sur le tronc ... 68
2.2 Synchronismes au niveau de l'individu ... 69
2.3 Synchronismes au niveau du peuplement ... 74
2.4 Modélisation du processus de ramification par une semi-chaîne de Markov cachée ... 75
2.5 Interprétation des résultats ... 76
3 LE GENRE *CUPRESSUS* L. (CUPRESSACEAE RICH. EX BARTL.) ... 79
3.1 Comparaison de l'évolution de la phyllotaxie et des processus de ramification sur l'axe principal de 8 espèces de Cupressus ... 79

3.1.1 Nombre de cotylédons, évolution de la phyllotaxie et de l'intensité de ramification sur l'axe principal au cours de l'ontogénie (planche 47) 79
3.1.2 Modélisation de la répartition des rameaux sur l'axe principal des arbres selon la phyllotaxie. 81
3.1.2.1 *Cupressus arizonica* 81
3.1.2.2 *Cupressus sempervirens* 90
3.1.2.3 Les autres espèces de *Cupressus* étudiées 95
3.2 Comparaison des motifs de ramification sur différentes catégories d'axes de C. arizonica au stade de l'unité architecturale 97
3.2.1 Rapport entre le nombre de nœuds ou la longueur d'un axe et le nombre de nœuds ou la longueur de son axe porteur au-dessus de son insertion 97
3.2.2 Caractéristiques et dynamique des séquences mesurées sur les différentes catégories d'axes. 97
3.2.3 Caractéristiques des parties segmentées 99
3.3 Interprétation des résultats 103
3.3.1 Nombre de cotylédons et phyllotaxie 103
3.3.2 Processus de ramification 105
3.3.3 Fonctionnement des différentes catégories d'axes. 112

Partie V Discussion Générale 115

1 ORGANISATION DES PRODUCTIONS AXILLAIRES EN ZONES OU EN MOTIFS 116
2 UN OUTIL D'AIDE AU PROTOCOLE ET A L'ECHANTILLONNAGE 119
3 APPLICATIONS POTENTIELLES DANS LE DOMAINE DE L'AGRONOMIE ET DE LA SELECTION GENETIQUE .. 122
4 LES AXES DECRITS COMME UNE SEQUENCE D'UNITES DE CROISSANCE OU DE POUSSES ANNUELLES 125
5 CONCLUSION ET PERSPECTIVES 127

Partie VI Bibliographie 129

Planches

Planche 1. L'axe feuillé : méristème, métamère et phyllotaxie.

Planche 2. Modes de croissance et de développement de l'axe feuillé.

Planche 3. La ramification dans le temps et dans l'espace.

Planche 4. Les différents modèles architecturaux.

Planche 5. L'unité architecturale.

Planche 6. La réitération

Planche 7. Niveaux d'organisation et phénomènes de répétition chez les phanérogames.

Planche 8. Les gradients morphogénétiques.

Planche 9. Les niveaux de description des séquences.

Planche 10. La dynamique des séquences.

Planche 11. Aire de répartition naturelle du chêne rouge d'Amérique et dispositifs d'étude en France.

Planche 12. Description et interprétation des diverses cicatrices observables chez le chêne rouge d'Amérique.

Planche 13. Les différents types de rameaux considérés dans la construction des séquences de ramification pour les UC.mono (PA monocycliques) et les Ucbi.1 et les UC.bi2 (PA bicycliques) mesurées chez le chêne rouge.

Planche 14. Architecture et morphologie de *Cecropia obtusa* Trécul (Cecropiaceae).

Planche 15. Localisation du site d'étude de *Cecropia obtusa* et pluviométrie.

Planche 16. Construction des séquences de floraison, de ramification et d'allongement chez *Cecropia obtusa.*

Planche 17. Aire de répartition naturelle des différentes espèces de cyprès étudiées et dispositif d'étude en France.

Planche 18. Unité architecturale de *C. arizonica* Greene (Cupressaceae).

Planche 19. Séquence de développement de Cupressus sempervirens et gradients morphogénétiques.

Planche 20. Les différents types de supports où ont poussé les huit espèces de cyprès étudiées ; dates de germination et de transplantations.

Planche 21. Distinction des rameaux à développement immédiats et différés et partie de l'axe principal mesurée chez *C. sempervirens* et *C. arizonica*.

Planche 22. Les différentes catégories d'axes échantillonnées sur des individus de *C. arizonica* au stade de l'unité architecturale

Planche 23. Description de la topologie des plantes et codage à l'aide du logiciel AMAPmod.

Planche 24. Les points de vue intensité, intervalle et comptage.

Planche 25. Les chaînes de Markov d'ordre fixe : ordre 0 et ordre 1.

Planche 26. Les chaînes de Markov d'ordre *r* et leur mode de représentation.

Planche 27. Exemple de simulation d'une chaîne de Markov à 2 états d'ordre 2.

Planche 28. Les chaînes de Markov d'ordre variable.

Planche 29. Loi d'occupation des états pour les chaînes de Markov d'ordre fixe/variable et pour les semi-chaînes de Markov.

Planche 30. Exemple de séquences segmentées et modélisation par une semi-chaîne de Markov cachée.

Planche 31. Exemple de simulation d'une semi-chaîne de Markov cachée.

Planche 32. Relations entre la longueur, le nombre de nœuds et le nombre de branches des UC.mono, UC.bi1 et UC.bi2 des arbres d'Ayzieu et de Cestas.

Planche 33. Semi-chaîne de Markov cachée estimée a partir des séquences de ramification des UC.mono des arbres du dispositif d'*Ayzieu*.

Planche 34. Semi-chaînes de Markov cachée estimées à partir des séquences de ramification des UC.bi1 des arbres du dispositif d'*Ayzieu* et du domaine de *Cestas*.

Planche 35. Semi-chaînes de Markov cachée estimées à partir des séquences de ramification des UC.bi2 des arbres du dispositif d'*Ayzieu* et du domaine de *Cestas*.

Planche 36. Longueur des séquences et probabilités d'observation des différents types de rameaux en fonction du rang du nœud porteur pour les UC.mono, UC.bi1 et UC.bi2 des arbres d'*Ayzieu* et de *Cestas*.

Planche 37. Temps avant la première occurrence, nombre d'occurrences par séquence et temps de séjour pour les différents types de rameaux mesurés sur les arbres d'*Ayzieu*.

Planche 38. Segmentation par une semi-chaîne de Markov cachée des zones ramifiées et non ramifiées sur les UC des arbres d'*Ayzieu* (UC.mono, UC.bi1 et UC.bi2) et de Cestas (UC.bi1 et UC.bi2).

Planche 39. Relation entre le nombre de nœuds des zones ramifiées et non ramifiées et le nombre de nœuds total des UC mesurées pour les arbres d'Ayzieu (UC.mono, UC.bi1 et UC.bi2) et de Cestas (UC.bi1 et UC.bi2).

Planche 40. Corrélations entre le nombre de nœuds des différents axes et probabilités d'observation des différents types de production axillaires en fonction du rang du nœud.

Planche 41. Alignements de séquences bivariées (ramification + floraison) entre une branche et la partie du tronc au-dessus de son insertion.

Planche 42. Alignements de séquences bivariées (ramification + floraison) entre deux branches appartenant à un même étage.

Planche 43. Longueurs des entre-nœuds successifs du tronc et des branches sur un individu de *C. obtusa* représentatif.

Planche 44. Relation entre la longueur des entre-nœuds du tronc et la présence d'inflorescences ou de branches.

Planche 45. Périodicité d'expression du processus de ramification et de floraison à l'échelle du peuplement.

Planche 46. Modélisation de l'organisation des rameaux le long de l'axe principal de *C. obtusa* par une semi-chaîne de Markov cachée.

Planche 47. Phyllotaxie et nombre de rameaux en fonction du rang sur l'axe principal des cyprès étudiés.

Planche 48. Phyllotaxie et nombre de rameaux en fonction du rang sur l'axe principal des cyprès étudiés.

Planche 49. Modélisation de l'organisation des rameaux sur l'axe principal d'individus de C. arizonica en phyllotaxie verticillée par 4 par une chaîne de Markov d'ordre 1.

Planche 50. Modélisation de l'organisation des rameaux sur l'axe principal de *C. arizonica* en phyllotaxie verticillée par 3 par une chaîne de Markov d'ordre 2 ou d'ordre 4.

Planche 51. Modélisation de l'organisation des rameaux sur l'axe principal de *C. arizonica* en phyllotaxie verticillée par 3 par une chaîne de Markov d'ordre variable (d'ordre maximum 4).

Planche 52. Fonctions d'auto-corrélation pour les observations 1 et 2 rameaux à partir des séquences mesurées sur l'axe principal d'individus de *C. arizonica* en phyllotaxie verticillée par 3. Comparaison avec les séquences simulées à partir des chaînes de Markov d'ordre 2, d'ordre 4 et d'ordre variable.

Planche 53. Modélisation de l'organisation des rameaux sur l'axe principal d'individus de *C. arizonica* en phyllotaxie opposée décussée par une chaîne de Markov d'ordre 2 ou d'ordre 4.

Planche 54. Modélisation de l'organisation des rameaux sur l'axe principal d'individus de C. arizonica en phyllotaxie opposée décussée par une chaîne de Markov d'ordre 6.

Planche 55. Évaluation des chaînes de Markov d'ordre 2, d'ordre 4 et d'ordre 6 estimées à partir des séquences de ramification mesurées sur l'axe principal de *C. arizonica* en phyllotaxie opposée décussée.

Planche 56. Fonctions d'auto-corrélation pour les observations 1 et 2 rameaux à partir des séquences mesurées sur l'axe principal d'individus de C. arizonica en phyllotaxie opposée décussée. Comparaison avec les séquences simulées à partir des chaînes de Markov d'ordre 2, d'ordre 4 et d'ordre 6.

Planche 57. Pour *C. arizonica*, nombre de nœuds non ramifiés situés à la suite d'un nœud ramifié selon le nombre de rameaux porté sur celui-ci et la phyllotaxie. Disposition des rameaux sur les différents orthostiques lors de l'expression de motifs.

Planche 58. Modélisation de l'organisation des rameaux sur l'axe principal d'individus de *C. sempervirens* en phyllotaxie verticillée par 4 par une chaîne de Markov d'ordre 2.

Planche 59. Modélisation de l'organisation des rameaux sur l'axe principal de *C. sempervirens* en phyllotaxie verticillée par 3 par une chaîne de Markov d'ordre 4.

Planche 60. Modélisation de l'organisation des rameaux sur l'axe principal de C. sempervirens en phyllotaxie opposée décussée par une chaîne de Markov d'ordre 6.

Planche 61. Fonctions d'auto-corrélation pour les observations 1 et 2 rameaux à partir des séquences mesurées sur l'axe principal d'individus de *C. sempervirens* en phyllotaxie verticillée par 3 ou opposée décussée. Comparaison avec les séquences simulées à partir des chaînes de Markov d'ordre 4 ou d'ordre 6 respectivement estimées.

Planche 62. Pour C. sempervirens, nombre de nœuds non ramifiés situés à la suite d'un nœud ramifié selon le nombre de rameau porté sur celui-ci et la phyllotaxie. Disposition des rameaux sur les différents orthostiques lors de l'expression de motifs.

Planche 63. Arborescences des mémoires sélectionnées pour les différentes espèces et selon la phyllotaxie.

Planche 64. Pour *C. guadalupensis*, *C. benthamii*, *C. dupreziana*, *C. atlantica*, *C. torulosa* et *C. duclouxiana*, nombre de nœuds non ramifiés situés à la suite d'un nœud ramifié selon le nombre de rameau porté sur celui-ci et la phyllotaxie.

Planche 65. Relation entre le nombre de nœuds et la longueur des entre-nœuds d'un axe porteur et d'un axe porté.

Planche 66. Nombre de rameaux par nœud en fonction du rang du nœud pour les différentes catégories d'axes échantillonnées chez les individus de *C. arizonica* au stade de l'unité architecturale.

Planche 67. Arborescences des mémoires des chaînes de Markov d'ordre variable développées pour l'ensemble des catégories d'axe au stade de l'unité architecturale.

Planche 68. Dendrogrammes issus de la comparaison des modèles estimés à partir des différentes catégories d'axes échantillonnées sur *C. arizonica* au stade de l'unité architecturale.

Planche 69. Évolution de la phyllotaxie chez C. sempervirens selon Rouane (1973) et modalités de transition d'une phyllotaxie à une autre (d'après Camefort, 1956).

Planche 70. Représentation schématique de la position théorique des rameaux sur les différents orthostiques et pour les différentes phyllotaxies sous l'hypothèse de champs d'inhibitions.

Planche 71. Dispositions théoriques des rameaux sur les différents orthostiques et pour les différentes phyllotaxies sous l'hypothèse d'un champ d'inhibition autour de chaque rameau.

Planche 72. Cladoxie hélicoïdale et précocité du développement des méristèmes axillaires.

Planche 73. Expérience de Douady et Couderc (1996a) et analogie avec la disposition des rameaux.

Planche 74. Les mécanismes potentiellement responsables de l'organisation des productions axillaires sous forme de zones.

Planche 75. Les différents types de dépendance pouvant lier deux zones distinctes.

Planche 76. Types architecturaux des formes « fastigiées », « intermédiaire » et « horizontales » de *Cupressus sempervirens*.

Planche 77. Exemple chez le Pin Laricio d'application de méthodes d'analyse de séquences de pousses annuelles.

Tableaux

Tableau 1. Pourcentage de pousses annuelles, mono- bi- et tricycliques formées en 1994 sur l'axe principal des arbres du dispositif expérimental d'Ayzieu ou du domaine de Cestas (**p.27**).

Tableau 2. Nombre de mémoires possibles en fonction de l'ordre de la chaîne de Markov et du nombre d'états du modèle (**p.47**).

Tableau 3. Longueur moyenne en centimètre (cm), longueur moyenne des entre-nœuds (cm), nombre moyen de nœuds et de branches, pour les UC.mono, UC.bi1 et UC.bi2 des arbres du dispositif d'*Ayzieu* (**p. 55**).

Tableau 4. Longueur moyenne en centimètre (cm), longueur moyenne des entre-nœuds (cm), nombre moyen de nœuds et de branches, pour les UC.mono, UC.bi1 et UC.bi2 des arbres de *Cestas* (**p. 56**).

Tableau 5. Pourcentage de cataphylles associées aux différents états des modèles pour les trois types d'UC considérées (**p. 62**).

Tableau 6. Pourcentage de bourgeons morts sur l'ensemble des observations « bourgeon : (0) » associées aux différents états des modèles pour les trois types d'UC considérées (**p. 63**).

Tableau 7. Localisation des premières cicatrices d'inflorescences par rapport aux étages de branches successifs présents sur le tronc (**p. 68**).

Tableau 8. Fréquence moyenne de nœuds de l'A1 portant, ou ayant porté, des inflorescences avortées ou développées pour les arbres mâles ou femelles (**p. 69**).

Tableau 9. Ordre, *BIC*, nombre de paramètres indépendants et nombre total de mémoires ou nombre de mémoires avec contribution des chaînes de Markov d'ordre fixe et d'ordre variable estimées selon la phyllotaxie des axes des différentes espèces de Cupressus étudiées (**p. 95**).

Tableau 10. Nombre de séquences, longueur moyenne des séquences et écarts types, longueur moyenne des entre-nœuds en centimètres, pourcentage de nœuds ramifiés et longueur cumulée des séquences pour les différentes catégories d'axes échantillonnées chez les individus de C. arizonica au stade de l'unité architecturale (**p. 98**).

Tableau 11. Probabilités initiales et moyennes de la loi d'occupation associées au premier état de la semi-chaîne de Markov cachée ayant servit à la segmentation des séquences de ramification des différentes catégories d'axes échantillonnées sur des individus de *C. arizonica* au stade de l'unité architecturale (**p. 100**).

Tableau 12. Ordre, BIC, nombre de paramètres indépendants et nombre de mémoires des chaînes de Markov d'ordre fixe et d'ordre variable estimées pour les différentes catégories d'axes échantillonnées chez les individus de *C. arizonica* au stade de l'unité architecturale (**p. 101**).

Tableau 13. Nombre théorique de nœuds non ramifiés situés après un nœud portant 1, 2, 3 ou 4 rameaux en fonction de la phyllotaxie, sous l'hypothèse d'un champ d'inhibition d'égale étendue autour de chaque rameau (**p. 107**).

Partie I

INTRODUCTION GENERALE

A un stade de développement donné, la structure globale d'une plante peut être décomposée en un petit nombre d'entités morphologiques homologues, qui correspondent à différents niveaux d'organisation emboîtés les uns dans les autres (Barthélémy, 1991 ; Godin et Caraglio, 1998). On distingue ainsi couramment chez les phanérogames, du niveau le plus simple au plus englobant : le *métamère*[1], l'*unité de croissance*[2], la *pousse annuelle*[3], le *module*[4], *la tige feuillée*, l'*unité architecturale*[5] et l'*arbre entier*. Le développement de la plante se construit par répétition des ces entités botaniques élémentaires au cours de trois processus fondamentaux : la *croissance*, la *ramification* et la *réitération*[6] (Caraglio et Barthélémy, 1997 ; Barthélémy *et al.*, 1997).

Les différentes entités botaniques répétées par ces trois processus peuvent être connectées entre elles par différents types de relations qui définissent la topologie de la plante. La croissance induit une relation de *succession* (« *suivi de .../précédé de ...* ») tandis que la ramification induit une relation de *filiation* (« *porté par .../ porteur de ...* »). Le fait que les niveaux d'organisation soient emboîtés les uns dans les autres se traduit par une relation de décomposition/changement d'échelle (« *se décompose en .../ est constitué de ...* ») ; (Godin et Caraglio, 1998). L'information structurelle qui résulte de cette organisation peut être plus ou moins dégradée selon le référentiel topologique où l'on se place. L'« *arborescence* » intègre l'ensemble des entités et leurs connections, les « *séquences* » correspondent à une succession d'entités tandis que les « *vecteurs* » qualifient les propriétés d'entités botaniques isolées.

En dehors de sa position topologique, une entité botanique peut se caractériser par un ensemble de variables qualitatives (type d'organe foliaire ou type de production axillaire…) ou quantitatives (longueur, nombre de branches…).

Une méthodologie d'analyse des plantes fondée sur la description de leurs structures topologiques a été implémentée dans le logiciel AMAPmod (Godin *et al.*, 1997a, 1997b) qui permet à un utilisateur de constituer des bases de données qui préservent l'organisation des entités botaniques telles qu'elles apparaissent au sein de la structure de la plante, puis d'analyser les données à l'aide d'outils statistiques appropriés (Godin *et al.*, 1997b ; Godin *et al.*, 1999 ; Guédon et Costes, 1999 ; Guédon *et al.*, 2001a). Dans le cas des arbres, la

[1] Ensemble formé par le nœud associé à la (aux) feuille(s), sa (ses) production(s) axillaire(s) et son entre-nœud sous-jacent (White, 1979)

[2] Portion de tige mise en place au cours d'une période d'allongement ininterrompue (Hallé et Martin, 1968)

[3] Portion de tige mise en place au cours d'une saison de végétation (Caraglio et Barthélémy, 1997)

[4] Succession d'entités morphologiques (métamères, unité de croissance ou pousses annuelles) édifiée par un seul méristème apical (Prévost, 1967 ; Hallé *et al.*, 1978).

[5] Stade de développement ou les différentes catégories d'axes végétatifs aux propriétés morphologiques homogènes au sein du système aérien ramifié sont exprimées (Edelin, 1977 ; Barthélémy *et al.*, 1989).

[6] Duplication d'une partie ou de la totalité de l'architecture (Oldeman, 1974).

constitution de telles bases de données architecturales permet d'envisager l'étude des règles qui président d'une part à l'édification de la structure de l'arbre et d'autre part à l'apparition de nouveaux événements morphologiques (polycyclisme, ramification, floraison,...) et à leur régularité d'expression. La prise en compte simultanée de plusieurs niveaux d'organisation (entre-nœud, unité de croissance, pousse annuelle, tige, arbre entier) permet d'expliciter précisément le contexte de développement des différents organes et des différentes structures le long du tronc ou au sein de la couronne.

Quelle que soit l'entité botanique considérée, de nombreux travaux montrent que sa répétition par les processus de croissance, de ramification et de réitération ne conduit jamais à une duplication conforme de l'entité mais se traduit par des changements brusques ou progressifs de ses propriétés qualitatives ou quantitatives. Cette différenciation s'exprime le plus souvent par une succession ordonnée de transformations qui peut être alors qualifiée de « séquence de différenciation » et s'exprime des niveaux d'organisation les plus élémentaires aux plus intégrateurs (Barthélémy *et al.*, 1997).
Par exemple, au niveau le plus élémentaire, les métamères successifs formés le long d'un axe à croissance continue, ou de la base au sommet d'une unité de croissance, subissent une série de transformations qui peuvent concerner la taille de l'entre-nœud, le type d'organe foliaire ou le type de production axillaire. Le long de l'axe, qui traduit la « trajectoire » pérennisée du méristème édificateur, le métamère apparaît comme un index morphologique naturel des étapes successives qui ont conduit à l'édification de l'axe. Les propriétés d'un métamère à un rang donné ne sont que le reflet des caractéristiques et des potentialités du méristème à un moment précis.
La succession ordonnée et indexée des valeurs prises par une variable qualitative ou quantitative correspond à une « *séquence d'événements botaniques* » (Guédon *et al.*, 2001a). Ces séquences peuvent être uni- ou multivariées et présenter des dynamiques diverses : séquences stationnaires, séquences présentant une tendance ou des successions de phases transitoires bien marquées.

L'étude récente d'un certain nombre d'espèces fruitières (Costes et Guédon, 1997 ; Costes et Guédon, 1998a, 1998b ; Godin *et al.*, 1999; Sabatier *et al.*, 1998, Guédon et Costes, 1999) ou forestières (Guédon *et al.*, 1999 ; Sabatier, 1999 ; Grosfeld, 2001) a permis d'élaborer un nouveau contexte méthodologique statistique adapté à l'analyse des séquences extraites des architectures mesurées et s'appuyant sur une palette d'outils intégrés dans le logiciel AMAPmod. Bénéficiant du caractère central que représente la problématique d'analyse de séquence au sein de disciplines d'horizons très divers comme la reconnaissance de la parole (Rabiner, 1989), ou la biologie moléculaire (Baldi et Brunak, 1998 ; Durbin *et al.*, 1998), de nombreux outils statistiques ont été développés dans le cadre de la problématique d'architecture végétale. Intermédiaire entre le niveau de l'arborescence et du vecteur, l'échelle

de description que constituent les séquences permet à la fois de garder une partie de l'information topologique et de bénéficier d'une large panoplie d'outils statistiques. Divers types de techniques sont utilisés:

- des techniques purement descriptives (visualisation de séquences, construction de caractéristiques sous forme de corrélogrammes ou de familles de lois),
- des procédures de construction de modèles à partir d'échantillons de séquences,
- des méthodes de comparaison (de séquences, de modèles).

Ces outils permettent non seulement de répondre à des questions biologiques (extraction de structures et de régularités « cachées » dans des séquences, aide à l'interprétation de mécanismes biologiques) mais s'appliquent aussi dans le cadre de problématiques agronomiques ou forestière (comparaison de clones ou de traitements, analyse discriminante de familles d'hybrides, comparaison de l'architecture d'un génotype en fonction du milieu) ; (Guédon *et al.*, 2001a).

Le stade méthodologique et conceptuel atteint aujourd'hui permet donc d'aborder beaucoup plus systématiquement qu'auparavant des problématiques agronomiques/forestières sur la base de protocoles expérimentaux adaptés à cette approche statistique d'analyse de séquences.

L'objectif de cette thèse sera :

- D'évaluer la pertinence de cette approche couplant analyse architecturale et analyse statistique de séquences extraites d'architectures mesurées. Nous discuterons de l'apport de la prise en compte explicite de l'information structurelle des arbres dans la mesure et l'analyse statistique des données ;
- D'apporter une vision et une compréhension nouvelle des phénomènes de croissance, de ramification et de développement des arbres par l'utilisation de modèles mathématiques adaptés à l'analyse des séquences d'événements biologiques ;
- D'analyser les applications possibles des comparaisons de séquences et de modèles dans l'étude de l'influence du milieu, sur la stabilité et la plasticité architecturale de quelques espèces. Nous discuterons les éventuelles applications dans diverses disciplines telles que l'agronomie ou l'amélioration génétique.

Les espèces étudiées ont été choisies afin de répondre aux exigences suivantes :

- Couvrir des niveaux de descriptions de séquences variés (métamères, unité de croissance, pousses annuelles, axes…). Pour cela les espèces ont été choisies en fonction de leurs modes de croissance et de la diversité des niveaux d'organisation qu'elles présentent. En

regard du temps imparti au cours de cette thèse, les résultats porteront sur des entités botaniques décrites à l'échelle du métamère. Les autres niveaux de description seront cependant discutés.

- En fonction des variables mesurées, présenter des dynamiques variées (stationnaires ou transitoires)
- Illustrer des problématiques précises et distinctes afin d'évaluer l'étendue du champ d'application des méthodes présentées.

En fonction de ces contraintes notre choix s'est porté sur l'étude de ***Quercus rubra*** L. (Fagaceae), ***Cecropia obtusa*** *Trécul* (Cecropiaceae) et sur plusieurs espèces du genre ***Cupressus*** L.

Problématique dans le cas du Chêne rouge d'Amérique (Quercus rubra L.)

Le chêne rouge est une essence à croissance rythmique et polycyclique (Dickson, 1994). Les pousses annuelles (PA) sont ainsi établies en une ou plusieurs vagues d'allongement successives durant lesquelles des unités de croissance (UC) sont mises en place. Pour le chêne rouge (Dickson, 1994 ; Collin *et al.* 1996 ; Guérard *et al.*, 2001), comme pour les chênes sessiles ou pédonculés (Collet *et al.*, 1997 ; Chaar *et al.*, 1997 ; Heuret *et al.*, 2000 ; Nicolini *et al.*, 2000), il a été montré que les unités de croissance avaient, sur la base de critères de croissance et de ramification, des propriétés différentes en fonction de leur position au sein de la pousse annuelle et du caractère mono- ou polycyclique de celle-ci. Dans ces travaux, le processus de ramification n'a été étudié que d'un point de vue global (par un nombre moyen de rameaux, un nombre de rameaux par mètre linéaire...). D'autre part, bien que différents modes de ramification soient connus (ramification immédiate, différée d'un cycle ou d'un an ; Caraglio et Barthélémy, 1997), les rameaux issus de ces modes de fonctionnement n'étaient jamais différenciés dans ces travaux. Ainsi l'organisation structurelle des différents types de rameaux sur l'UC porteuse est mal connue et souvent résumée en terme d'acrotonie, la majorité des rameaux étant globalement regroupés vers le sommet de l'UC.

Des premiers travaux ont été menés chez le chêne rouge en décrivant les unités de croissance sous forme de séquences d'événements, l'index considéré étant le nœud et les variables mesurées, le type de production axillaire et le type d'organe foliaire (Guédon *et al.*, 1999). Ce travail a permis de mettre en évidence, pour les premières unités de croissance de pousses annuelles bicycliques, des zones homogènes qui se répétaient sur l'ensemble des séquences étudiées.

En s'appuyant sur cette précédente analyse, le but de ce travail sera de caractériser la répartition structurelle de la ramification le long des unités de croissance en décrivant les

productions axillaires des UC sous forme de séquences discrètes. Nous analyserons et comparerons les processus de ramification pour les UC des pousses annuelles monocycliques et bicycliques et en différenciant plusieurs catégories de rameaux. L'apport de cette méthode par rapport aux méthodes plus classiques basées sur des indicateurs globaux (nombre moyen de rameaux, densité de ramification moyenne…), ainsi que la mise en évidence de régularités et de caractéristiques propres à chaque type d'UC feront l'objet d'une discussion.

Problématique dans le cas de Cecropia obtusa Trécul.

Le Genre *Cecropia* Loefl. regroupe une centaine d'espèces néotropicales (Berg, 1978) réparties du sud du Mexique au nord de l'Argentine ainsi qu'aux Antilles (Wheeler, 1942). Ce sont des arbres pionniers, à croissance rapide, qui colonisent les aires défrichées et les milieux ouverts à fort ensoleillement (Whitmore, 1989 ; Alvarez-Buylla et Martinez-Ramos, 1992). La détermination de l'âge des arbres, qui sont associés aux phases initiales de succession végétale, permettrait de dater la perturbation à l'origine de leur installation. Pour cela, la compréhension de leur dynamique de développement et d'édification de leur forme au cours du temps est une étape nécessaire.
Chez les arbres tempérés, le fonctionnement des méristèmes est synchronisé par les pauses hivernales forcées et chaque année une pousse est mise en place sur l'ensemble des axes de l'arbre. L'observation de marqueurs morphologiques ou macro-anatomiques (cicatrices de cataphylles, diminution de la longueur des entre-nœuds, cernes de croissance, réduction du diamètre de la moelle... ; Hallé *et al.*, 1978, Edelin, 1993 ; Raimbault, 1998 ; Heuret *et al.*, 2000) peut souvent permettre de localiser *a posteriori* les arrêts de croissance annuels. Cette référence temporelle, permet d'estimer rétrospectivement l'âge d'un axe et de comparer les propriétés des pousses annuelles mises en place une année donnée sur les axes d'un même arbre ou d'arbres différents. Chez beaucoup de plantes tropicales, l'absence de marqueurs morphologiques temporels évidents rend difficile l'analyse rétrospective du développement de la plante. L'étude de la régularité d'expression des processus de croissance, de floraison et de ramification au cours du temps et l'analyse du synchronisme de ces processus sur des axes distincts peut aider l'observateur dans sa compréhension des événements morphologiques passés.

Chez *Cecropia peltata* L. et *Cecropia insignis* Liebm., la floraison est annuelle et s'étend sur une période de plusieurs mois (Fleming et Williams, 1990 ; Frankies *et al.*, 1974, Milton, 1991). Sur une étude menée sur *C. obtusifolia* Bertol. et *C. peltata* au Costa Rica, Davis (1970) montre que la longueur des entre-nœuds fluctue selon un rythme annuel corrélé à la pluviométrie. Cette relation a également été soulignée au Brésil, chez *C. glaziovii* Snethl., *C . pachystachya* Trécul et *C. hololeuca* Miq. (Sposito, 1999).

Les espèces du genre *Cecropia* ont une architecture très simple conforme au modèle architectural de Rauh (Hallé *et al.*, 1978). Les axes sont constitués d'une succession de métamères ou la longueur de l'entre-nœud et les cicatrices de productions axillaires restent visibles et mesurables pendant plusieurs années. Le but de ce travail est d'étudier la possibilité de déduire rétrospectivement à partir des marqueurs des événements associés aux nœuds successifs d'un axe (cicatrice ou présence d'inflorescence, de branche, longueur de l'entre-nœud sous-jacent) la variabilité du rythme de croissance et la régularité des processus de ramification sur les axes appartenant au houppier d'un même individu ou d'individus différents. La possibilité d'estimer la dynamique de croissance des arbres en s'appuyant sur la comparaison de séquences mesurées à partir de leur structure statique sera discutée.

Problématique dans le cas du genre Cupressus L. (Cupressaceae Rich. Ex Bartl.)

La famille des Cupressaceae est caractérisée par une remarquable variabilité de la phyllotaxie, du type foliaire, et de la disposition des rameaux (de Laubenfels, 1953 ; Baillaud et Courtot, 1955, 1960, 1961 ; Courtot et Baillaud, 1961b ; Camefort, 1956 ; Rouane, 1973 ; Grosfeld, 2001). Au sein d'une même espèce, des modifications importantes de ces caractères interviennent au cours de l'ontogénie (de Laubenfels, 1953 ; Camefort, 1956, de Ferre, 1942 ; Rouane, 1973 ; Grosfeld, 2001). Les individus du genre *Cupressus* possèdent plusieurs feuilles par nœud disposées en verticilles (phyllotaxie verticillée). Les plantules peuvent avoir selon les espèces de 3 à 6 feuilles par nœud, puis ce nombre diminue au cours de l'ontogénie si bien que les arbres plus âgés possèdent 2 feuilles par nœud (phyllotaxie opposée). Chaque feuille axillant un méristème latéral potentiellement à l'origine de la ramification, le nombre maximal de rameaux pouvant être porté par un nœud dépend directement du nombre de feuilles par verticille. Les modalités d'expression du processus de ramification apparaissent ainsi liées aux modalités d'évolution de la phyllotaxie au cours de l'ontogénie.
Les *Cupressus* présentent une stratégie de croissance conforme au modèle architectural (au sens de Hallé et Oldeman, 1970) d'Attims (Edelin, 1977). Plusieurs études menées sur l'architecture de ce genre et de sa variabilité ont permis de déterminer son unité architecturale où cinq catégories d'axe aux propriétés morphologiques et fonctionnelles remarquables ont été identifiées (Edelin, 1977 ; Ducatillion *et al.*, 1995 ; Flamant, 1996 ; Barthélémy *et al.*, 1999 ; Grosfeld, 2001). Que ce soit au niveau du concept du modèle architectural ou de l'unité architecturale, la ramification est qualifiée de « *diffuse* ». Ce terme ne correspond pas à une définition propre, il est employé par défaut lorsque les rameaux ne sont ni portés sur tous les nœuds d'un axe (ramification « *continue* »), ni regroupé en étages distincts sur un ensemble de nœud précis (ramification « *rythmique* »). Cela ne veut pas pour autant dire qu'il n'existe aucune organisation dans la répartition spatiale des rameaux le long d'un axe.

Une organisation locale avec des successions précises de nœuds non ramifiés et de nœuds ramifiés a été démontrée à plusieurs reprises pour le genre *Cupressus* et la famille des *Cupressaceae* en général (Baillaud et Courtot, 1955, 1960, 1961 ; Rouane, 1973 ; Bouroulet, 1994 ; Grosfeld, 2001 ; Guédon *et al.*, 2001a). Une simple observation morphologique permet de voir, sur certaines catégories d'axes, différents plans dans la répartition géométrique des rameaux. Pour Ducrey *et al.* (1999), les dispositions de rameaux dans un seul plan, ou dans des plans multiples sont spécifiques de certaines espèces de cyprès. Chez *Chamaecyparis nootkaensis*, et *Cupressus macrocarpa* var. *guadalupensis*, Baillaud et Courtot (1955, 1961), qui analysent la position des rameaux sur les différents orthostiques[1] d'un axe, émettent l'hypothèse que « chaque ramification soit le centre d'un champ d'inhibition qui affecterait plus ou moins les aisselles voisines ». Rouane (1973) obtient des résultats similaires sur plusieurs espèces de *Cupressus*.
De premiers travaux ont été menés chez *Cupressus dupreziana* (Mazurek, 1996 ; Guédon *et al.*, 2001a) et quelques autres espèces de Cupressaceae (Grosfeld, 2001) en décrivant des axes sous forme de séquences d'événements, l'index considéré étant le nœud et les variables mesurées, la phyllotaxie et le nombre de rameaux portés. Ce travail a permis de faire ressortir des notions de dépendance entre le nombre de rameaux portés sur un nœud et le nombre de rameaux portés sur les nœuds précédents. Une organisation dans la disposition des rameaux a pu ainsi être mise en évidence, celle-ci se traduisant principalement par la répétition de courtes séquences- ou motifs- sur-représentés. Ces motifs impliquent une certaine régularité dans le fonctionnement méristématique et peuvent avoir ou non une interprétation structurelle ou morphologique.

Notre problématique est de caractériser pour plusieurs espèces de *Cupressus* l'évolution de la phyllotaxie le long de l'axe principal au cours de l'ontogénie et d'étudier dans chaque cas les éventuelles régularités dans la disposition des rameaux. Dans le cas de *Cupressus arizonica*, nous comparerons les modalités de ramification sur les différentes catégories d'axes qui caractérisent le stade de l'unité architecturale. Nous discuterons comment la caractérisation de l'expression de certains motifs permet de jeter les bases d'une réflexion biologique sur le fonctionnement méristématique.

[1] Directions possibles dans l'espace vers lesquelles sont disposées les feuilles. Le nombre d'orthostiques varie en fonction de la phyllotaxie (*cf.* planche 1)

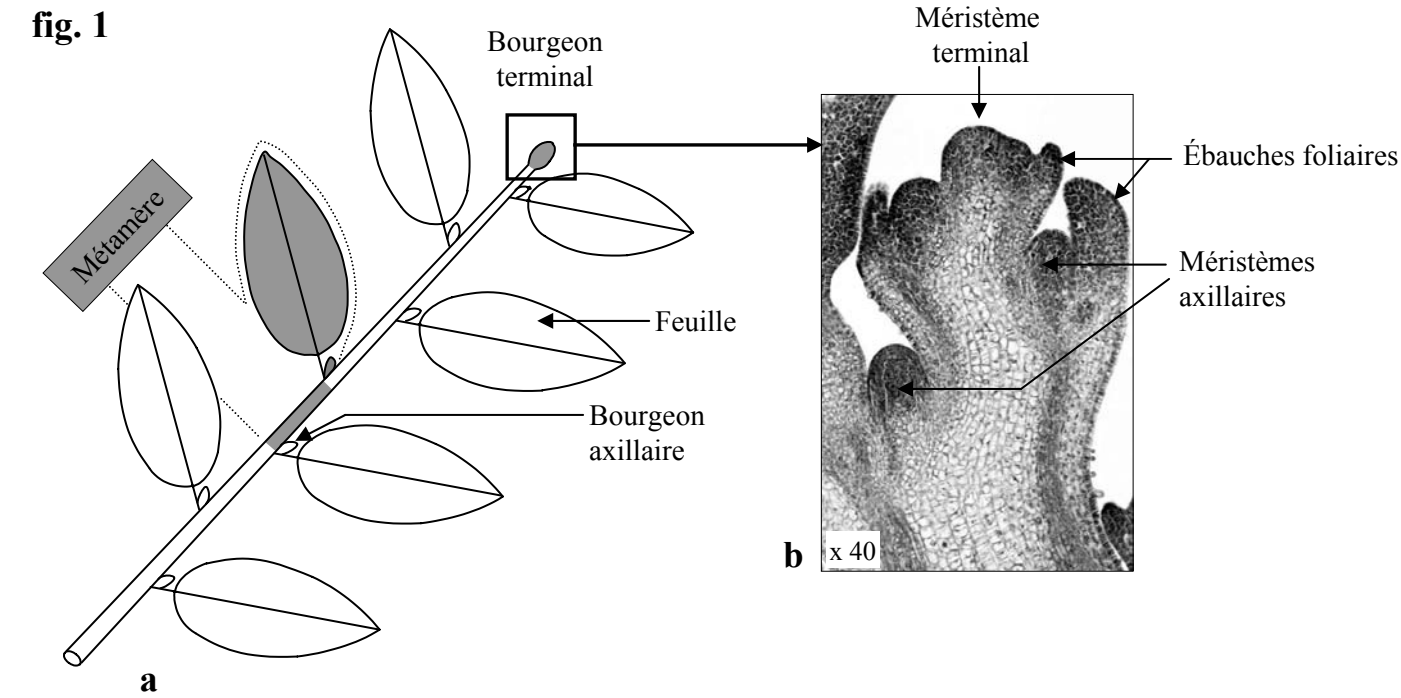
Synthèse des problématiques

Quelle que soit la problématique choisie dans le cas d'une espèce donnée, deux aspects sont à envisager quant aux types de séquences étudiées : (*i*) le niveau de description de la séquence et (*ii*) l'échelle à laquelle une éventuelle organisation va être révélée.
Dans tous les cas, les séquences seront décrites au niveau du métamère. Dans le cas du chêne rouge, ce seront les unités de croissance qui seront décrites comme une succession de métamères tandis que ce seront les axes dans le cas de *Cecropia obtusa* ou des différentes espèces de *Cupressus*.
Dans le cas du chêne rouge ou du *Cecropia*, nous essayerons de caractériser des zones aux propriétés homogènes (par exemple l'enchaînement des zones ramifiées et fleuries dans le cas du *Cecropia*). Dans le cas des Cyprès, notre problématique sera plutôt d'isoler des enchaînements remarquables de nœuds ramifiés et de nœuds non ramifiés. Ces enchaînements sont exprimés alors sous la forme de motifs plus ou moins complexes.

Afin d'évaluer la pertinence des méthodes utilisées, toutes sortes de comparaisons seront effectuées à différents niveaux selon le matériel étudié : des comparaisons de structures au sein de l'architecture de l'arbre (comparaison de différents types d'UC dans le cas du Chêne rouge ou de différentes catégories d'axe dans le cas de *Cupressus arizonica* ou de *Cecropia obtusa*) ; des comparaisons de provenances dans le cas du chêne rouge ; des comparaisons d'espèces dans le cas du genre *Cupressus*.

Partie II

CONCEPTS ET DEFINITIONS



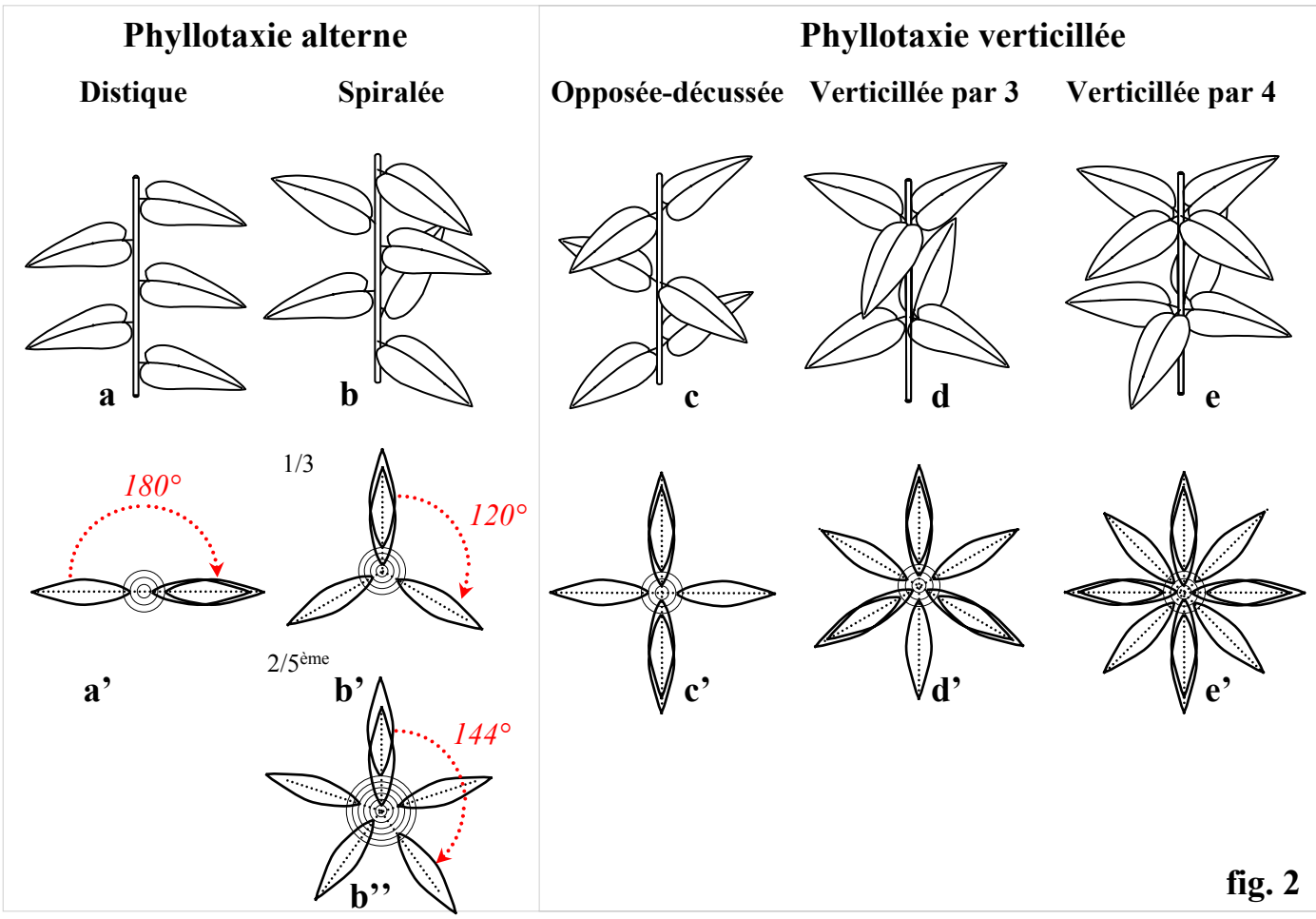


Planche 1. L'axe feuillé : méristème, métamère et phyllotaxie.

Figure 1. (**a**) Organisation générale de la tige en succession de métamères. (**b**) Détail d'un apex de *Phaseolus vulgaris L.*, Fabaceae (*Photo : J. L. Bompar*)

Figure 2. Les différents types de phyllotaxies. Représentation schématique d'une vue de profil (**a**, **b**, **c**, **d**, **e**) et d'une vue de dessus (**a'**, **b'**, **b''**, **c'**, **d'**, **e'**) ou les différents orthostiques (directions possibles dans l'espace) sont représentés en pointillés pour une phyllotaxie donnée. (**a**, **a'**) Phyllotaxie alterne distique. (**b**) Phyllotaxie alterne spiralée ; détail pour un indice phyllotaxique de 1/3 (**b'**) ou de 2/5ème(**b ''**). (**c**, **c'**) Phyllotaxie opposée-décussée. (**d**, **d'**) Phyllotaxie verticillée par 3. (**e**, **e'**) Phyllotaxie verticillée par 4.

1 Définitions des termes relatifs à la croissance et à la ramification des végétaux vasculaires

Les méristèmes primaires, localisés aux extrémités des axes (tiges et racines), se définissent comme un ensemble de cellules embryonnaires à forte activité mitotique qui génèrent de nouveaux tissus (épiderme, tissus conducteurs…) et organes (Lyndon, 1998 ; Nougarède, 2001). Le développement d'une plante est le résultat de deux processus élémentaires, la croissance et la ramification, dont chacun correspond à une activité méristèmatique particulière. Nous présenterons ici brièvement quelques rappels sur les modalités d'expression de ces deux processus.

1.1 La croissance

La croissance primaire d'une tige est le résultat de deux mécanismes : l' « *organogenèse* » et l' « *allongement* » (Champagnat *et al.*, 1986). L'organogenèse se déroule à l'apex de la tige au niveau du méristème terminal (**pl. 1, fig. 1b**). Celui-ci est constitué de cellules à intense activité mitotique, et initie à sa base, de nouvelles portions de tige, et sur ses flancs des ébauches foliaires. A l'aisselle de chaque ébauche foliaire se trouve un petit massif de cellules indifférenciées ou « *primordium gemmaire* » qui évoluera par la suite en méristème latéral. Les méristèmes latéraux sont également qualifiés de méristèmes « *axillaires* » car ils se développent toujours à l'aisselle d'une feuille, celle-ci étant qualifiée de feuille « *axillante* ». L'unité de construction de base d'un axe est le métamère, qui correspond à l'ensemble formé par le nœud associé à la (à plusieurs) feuille(s), sa (ses) production(s) axillaire(s) et son entre-nœud sous-jacent (White, 1979) (**pl. 1, fig. 1a**). L' « *allongement* » d'une tige est la manifestation directement observable de la croissance primaire. Il est essentiellement le résultat d'un allongement cellulaire qui prend naissance un peu en arrière du dôme apical (Caraglio et Barthélémy, 1997).

La disposition des feuilles le long d'un axe correspond à la phyllotaxie. Lorsqu'une seule feuille est portée à chaque nœud, la phyllotaxie est qualifiée d'« *alterne* ». Dans ce cas, si les feuilles successives sont positionnées dans un même plan et qu'elle forme deux à deux un angle de 180°, la phyllotaxie est qualifiée d'« *alterne distique* » (**pl. 1, fig. 2a**). A l'inverse, si les feuilles sont disposées dans plusieurs directions autour de l'axe selon une spire virtuelle unique la phyllotaxie est qualifié d' « *alterne spiralée* » (**pl. 1, fig. 2b**). Lorsque plusieurs feuilles sont insérées à un même nœud la phyllotaxie est qualifiée de « *verticillée* ». Un cas particulier de la phyllotaxie verticillée est la phyllotaxie « *opposée* » ou deux feuilles sont insérées à un même nœud (**pl. 1, fig. 2c**). Avant d'éventuelles torsions secondaires des entre-nœuds, les feuilles d'une paire donnée s'insèrent toujours dans un plan perpendiculaire à celui formé par les feuilles du nœud précédent ou suivant et on parle ainsi de phyllotaxie « *opposée*

fig. 1

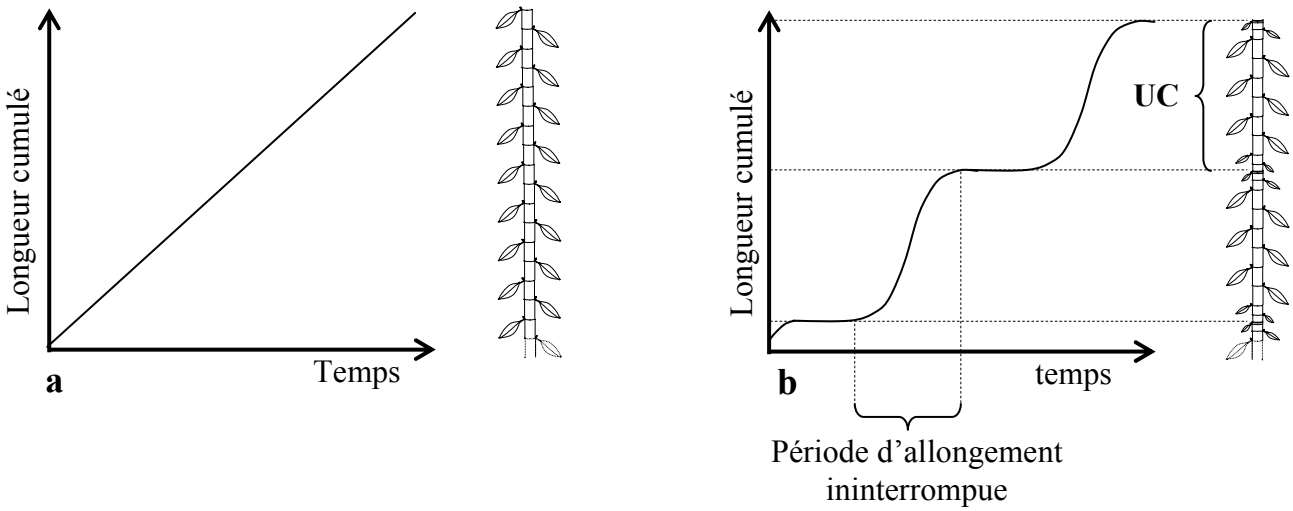


fig. 2

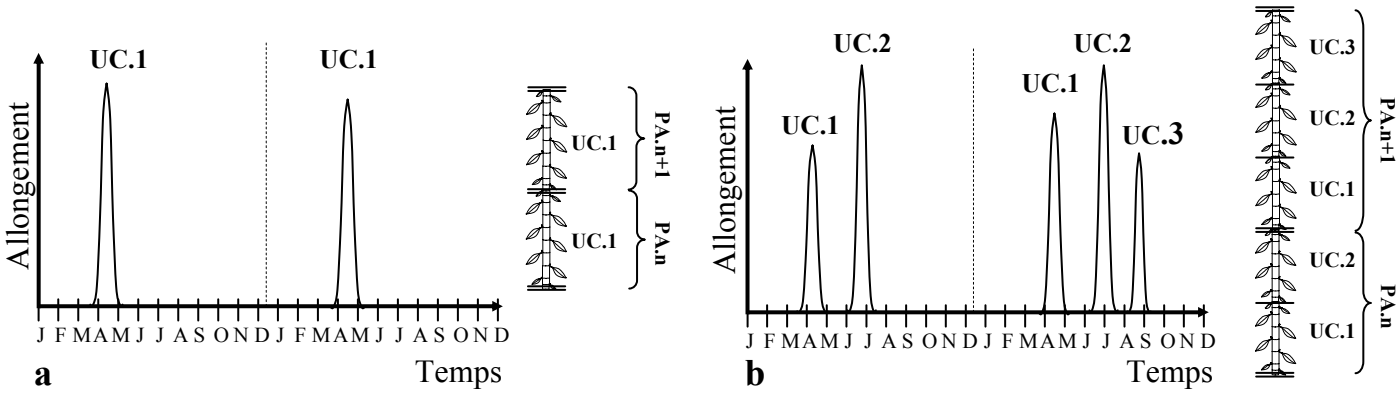
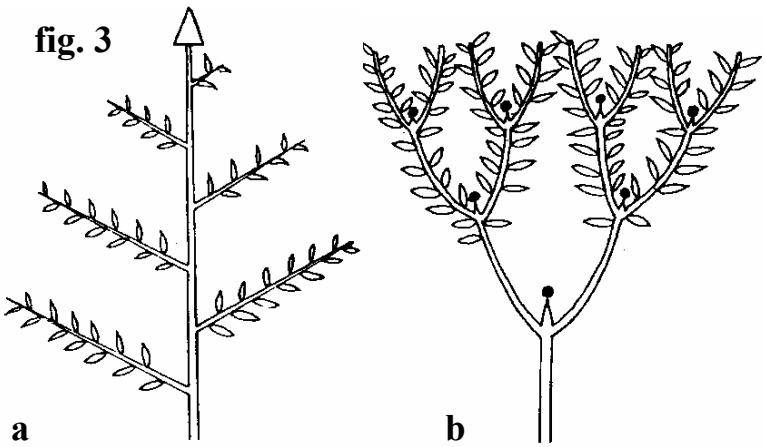


fig. 3



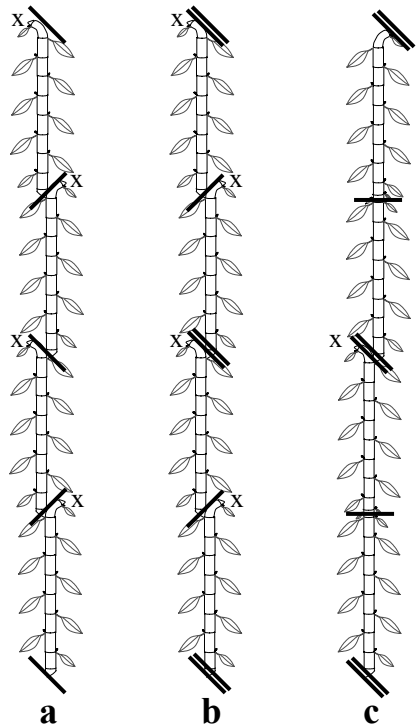


fig. 4

Planche 2. Modes de croissance et de développement de l'axe feuillé

Figure 1. (**a**) croissance continue ou (**b**) rythmique.

Figure 2. (**a**) croissance annuelle monocyclique ou (**b**) polycyclique.

Figure 3. (**a**) développement monopodial ou (**b**) sympodial.

Figure 4. Quelques types de modules résultant de la combinaison d'une croissance définie et de l'expression du polycylisme. (**a**) un axe relais se met en place à l'extrémité de chaque unité de croissance (ou pousse annuelle monocyclique) ; (**b**) un relais se met en place à l'extrémité de chaque unité de croissance et à l'extrémité de chaque pousse annuelle ; (**c**) un relais se met en place à l'extrémité de chaque pousses annuelle, le développement étant indéfini au niveau des arrêts de croissance intra-annuels. = : arrêt de croissance inter-annuel, **-** : arrêt de croissance intra-annuel, **x** : mort d'apex, PA : pousse annuelle, UC : unité de croissance.

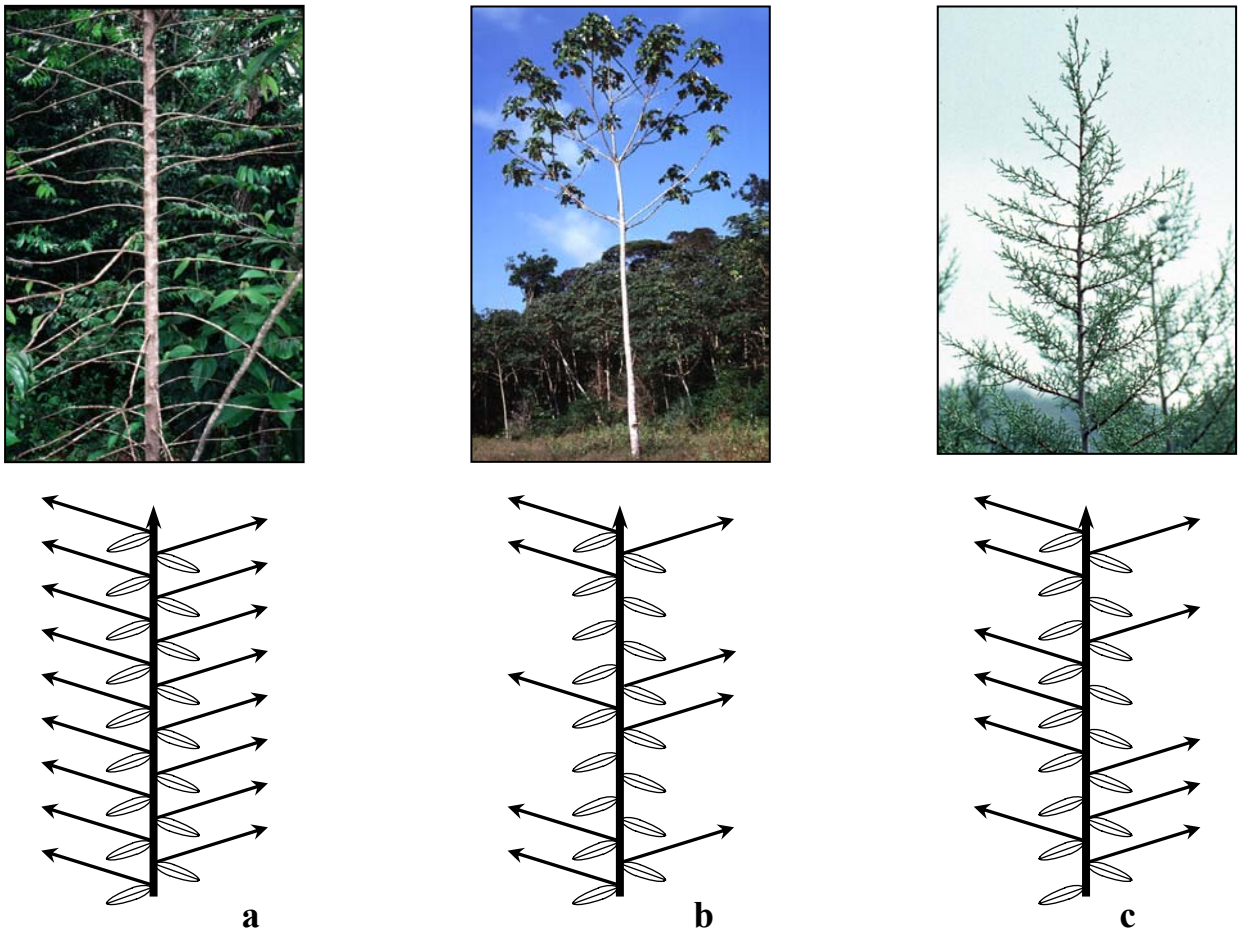
décussée ». Le caractère décussé se vérifie également en phyllotaxie verticillée (plus de 2 feuilles par nœuds), chaque feuille d'un nœud donné se disposant dans la direction médiane à celle prise par les feuilles du nœud précédent ou suivant (**pl. 1, fig. 2d, 2e**). Les orthostiques correspondent aux directions possibles dans l'espace vers lesquelles sont disposées les feuilles. En phyllotaxie alterne distique il existe deux orthostiques formant un angle de 180°. En phyllotaxie spiralée le nombre d'orthostiques dépend de l'indice phyllotaxique. Ils sont au nombre de 3 si l'indice est de 1/3 (après 3 feuilles et 1 spire autour de l'axe porteur, la quatrième feuille se situe dans la même direction que la première comme chez l'aulne par exemple) ou au nombre de 5 lorsque l'indice est 2/5ème (**pl. 1**, respectivement **b'** et **b''**). Le nombre d'orthostiques est de 4 en phyllotaxie opposée décussée, 6 en phyllotaxie verticillée par 3, 8 en phyllotaxie verticillée par 4 (**pl. 1, fig. 2**).

La croissance primaire ou croissance en longueur peut être qualifiée de diverses manières en fonction de la durée de son déroulement et de ses modalités d'expression dans le temps. Les définitions que nous avons retenues proviennent de la revue critique proposée par Caraglio et Barthélémy (1997).

Lorsque le méristème terminal d'un axe feuillé de transforme à un moment de sa vie en une structure incapable de poursuivre un fonctionnement végétatif ultérieur (fleur, inflorescence, épine, vrille, tissus parenchymateux …) ou lorsqu'il meurt (seul, avec l'ensemble des pièces du bourgeon ou avec la portion distale de l'axe qui le porte), on parle de croissance « *définie* ». Si le méristème garde la potentialité de fonctionner indéfiniment, on parle de croissance « *indéfinie* ».

Si aucune phase de repos prolongée n'est observée au cours de l'allongement de la tige alors la croissance est qualifiée de « *continue* », (**pl. 2, fig. 1a**). Au contraire, lorsque qu'une tige se met en place par une alternance de périodes d'allongement et de périodes de repos, la croissance est qualifiée de « *rythmique* », (**pl. 2, fig. 1b**). La portion de tige mise en place au cours d'une période d'allongement ininterrompue est appelée « *unité de croissance* » (UC) tandis que la portion de tige mise en place au cours d'une saison de végétation est appelée « *pousse annuelle* » (PA). Cette rythmicité temporelle se traduit souvent par une rythmicité structurelle et des marqueurs morphologiques ou macro-anatomiques permettent le plus souvent de repérer *a posteriori* les arrêts de croissance (cicatrices de cataphylles, diminution de la longueur des entre-nœuds, cernes de croissance, réduction du diamètre de la moelle, Hallé *et al*., 1978 ; Edelin, 1993 ; Raimbault, 1998, Heuret *et al*., 2000). Si la pousse annuelle est allongée en une seule vague de croissance, elle est alors constituée d'une seule unité de croissance et elle est qualifiée de « *monocyclique* ». Si elle est allongée en plusieurs vagues de croissance successives, elle est alors constituée de plusieurs unités de croissance et elle est dite « *polycyclique* » (**pl. 2, fig. 2**).

fig. 1



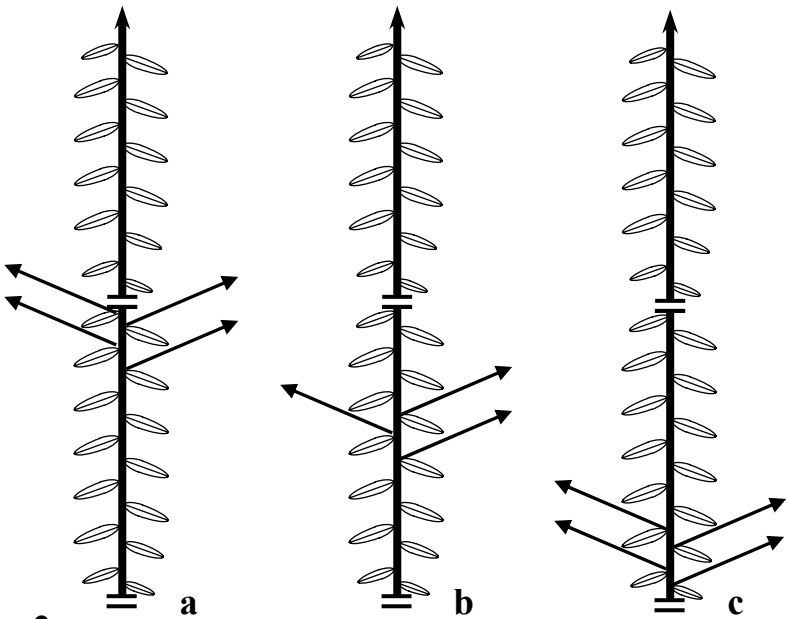


fig. 2

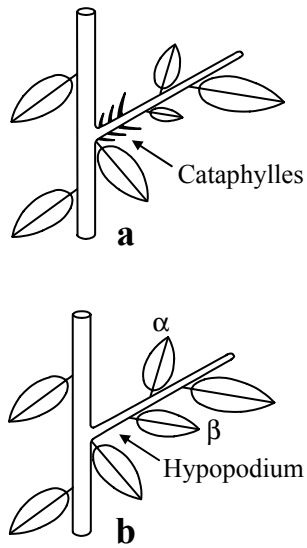


fig. 3

Planche 3. La ramification dans le temps et dans l'espace

Figure 1. (**a**) ramification continue illustrée par *Goupia glabra* Aubl. (Celastraceae), (**b**) ramification rythmique illustrée par *Cecropia obtusa* Trécul (Cecropiaceae) et (**c**) ramification diffuse illustrée par *Cupressus arizonica* Greene (Cupressaceae).

Figure 2. (**a**) position acrotone, (**b**) mésotone et (**c**) basitone des rameaux sur la pousse annuelle.

Figure 3. (**a**) Rameau à développement différé caractérisé par la présence d'entre-nœuds courts associés à des cataphylles à son insertion. (**b**) Rameau à développement immédiat caractérisé par la présence d'un premier entre-nœud long (hypopodium) et par des préfeuilles foliacées α et β.

1.2 La ramification

Pour Bugnon (1980), la ramification est « *...le fait qu'une unité morphologique du corps [du végétal] donne naissance à une ou plusieurs unités nouvelles de même nature fondamentale qu'elle-même. En principe, l'unité génératrice et les unités apparues restent associées en un ensemble dit système ramifié* ». La ramification correspond ainsi à la production d'un axe feuillé par un autre ce qui amène naturellement à distinguer un axe porté d'un axe porteur.

Dans certains cas, la ramification peut résulter de la division du méristème terminal en plusieurs parties, chacune édifiant un nouvel axe et ce processus est alors qualifié de « *ramification terminale* », (Gatin, 1924). La « *ramification latérale* » résulte du développement d'un méristème latéral qui édifie à son tour un axe feuillé. Dans le cadre de ce travail, seul ce mode de ramification sera étudié, celui-ci étant de loin le plus répandu chez les végétaux vasculaires.

La ramification « *monopodiale* » (Emberger, 1960) ou « *monopodique* » (Sachs, 1874) résulte de la croissance indéfinie du méristème apical. Dans ce cas, les rameaux latéraux se développent sans qu'il y ait arrêt définitif du fonctionnement de la tige principale qui reste ainsi dominante par rapport aux tiges latérales. L'ensemble ramifié qui en découle est qualifié de « *monopode* » (**pl. 2, fig. 3a**). La ramification « *sympodiale* » (Emberger, 1960) ou « *sympodique* » (Sachs, 1874), résulte de la croissance définie du méristème apical ou d'une perte de dominance de celui-ci au profit d'axes latéraux qualifiés d' « *axes relais* » (**pl. 2, fig. 3b**). La succession d'entités morphologiques (métamères, unité de croissance ou pousses annuelles) édifiée par un seul méristème apical est appelée « *module* » (Prévost, 1967 ; Hallé *et al.*, 1978) ; (**pl. 2, fig. 4**).
Quand tous les méristèmes axillaires d'une tige donnent naissance à un rameau, la ramification est dite « *continue* » (**pl. 3, fig. 1a**) ; quand les rameaux sont regroupés en étages distincts, la ramification est qualifiée de « *rythmique* » (**pl. 3, fig. 1b**) ; enfin lorsque la disposition des rameaux est différente des deux cas précédents et ne présente pas d'arrangement particulier, la ramification est qualifiée de « *diffuse* » (**pl. 3, fig. 1c**).

Les rameaux peuvent se développer préférentiellement en position apicale, médiane ou basale sur l'entité porteuse. Ces positions définissent respectivement les notions d'« *acrotonie* », de « *mésotonie* » et de « *basitonie* »[1] (**pl. 3, fig. 2**). En règle générale, lorsque la répartition des rameaux est acrotone, les rameaux sont d'autant plus développés qu'ils sont insérés en

[1] Bien que les notions d'acrotonie, de mésotonie et de basitonie s'appliquent dans la plupart des cas à la position des rameaux sur une unité de croissance, ces notions peuvent également s'appliquer à l'échelle de la pousse annuelle ou de l'axe. Le niveau d'organisation auquel ces termes sont employés doit ainsi être mentionné afin de lever toute ambiguïté d'utilisation (Caraglio et Barthélémy, 1997).

position distale sur l'entité porteuse). Lorsque la répartition des rameaux est basitone, les rameaux sont d'autant plus développés qu'ils se trouvent en position proximale sur l'entité porteuse. Dans la mésotonie, ce sont le plus souvent les rameaux situés en position médiane qui sont les plus développés tandis que les rameaux situés de part et d'autre montrent une vigueur décroissante respectivement vers le haut ou le bas de l'entité porteuse. Ces gradients de vigueur n'étant pas systématiques et souvent associés de manière implicite aux définitions d'acrotonie, de mésotonie et de basitonie par différents auteurs (Troll, 1937 ; Rauh, 1939 ; Bell, 1991), il convient de distinguer les aspects de localisation et de gradient de vigueur des rameaux sur l'entité porteuse (Caraglio et Barthélémy, 1997).

Le moment de développement d'un rameau latéral est qualifié de « *différé* » ou d'« *immédiat* », selon qu'il fait respectivement suite ou non à une phase de repos après l'initiation du méristème latéral par le méristème terminal. Les rameaux à développement immédiat se reconnaissent *a posteriori* par la présence d'un premier entre-nœud long (hypopodium), de préfeuilles à limbe assimilateur et par l'absence de cataphylles dans sa partie proximale (**pl. 3, fig. 3**).

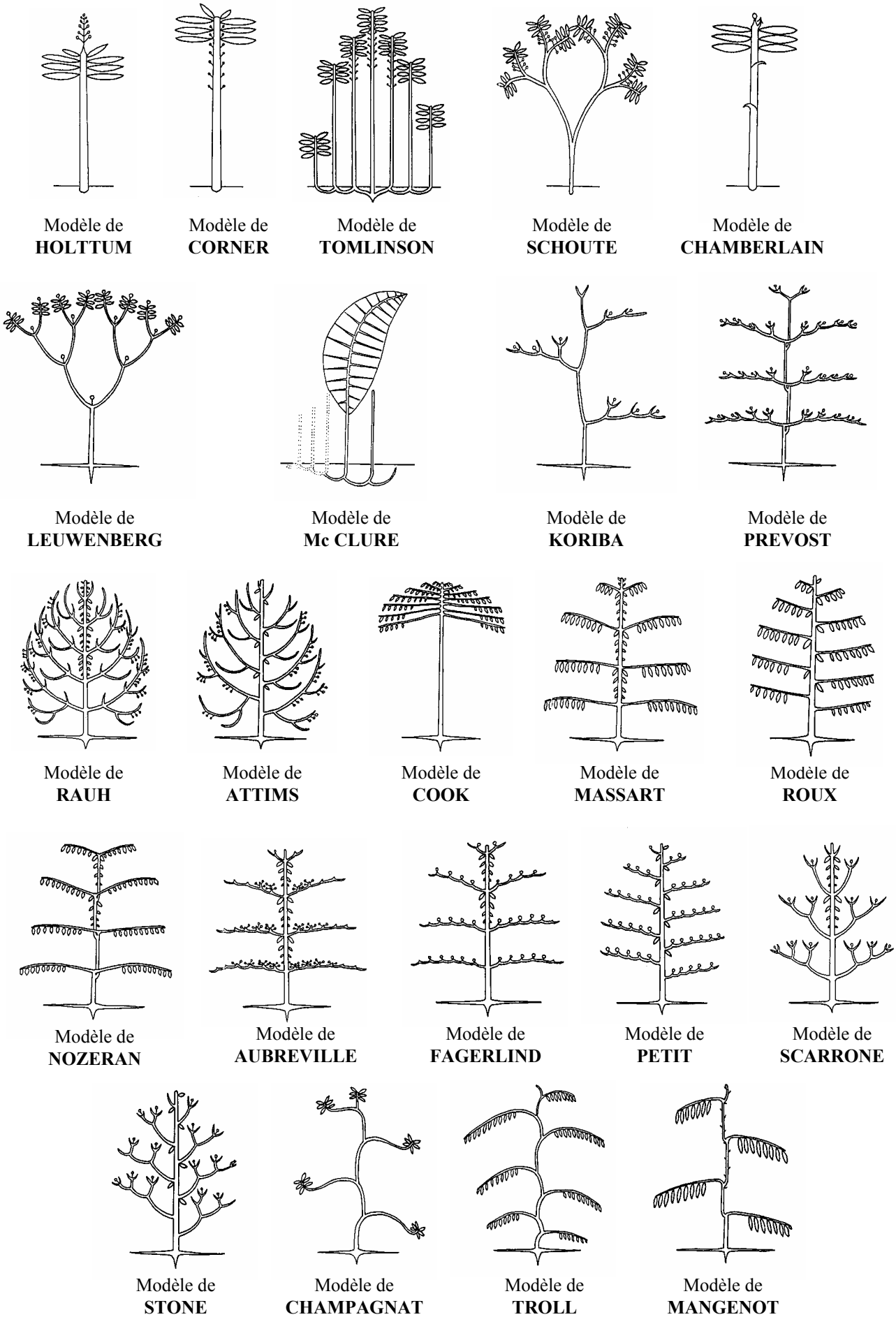


Planche 4. Les différents modèles architecturaux (d'après Hallé et Oldeman 1970 ; Hallé *et al*., 1978).

2 Concepts d'architecture végétale

L'architecture d'une plante repose sur la nature et l'agencement relatif de chacune de ses parties ; elle correspond à l'expression d'un équilibre entre des processus endogènes de croissance et des contraintes extérieures exercées par le milieu (Barthélémy, 1988). L' « *analyse architecturale* » repose sur l'étude de groupes d'individus d'âges différents situés dans des environnements variés. A partir de ces observations, l'analyse des caractères invariants permet de déduire la séquence de développement endogène de l'espèce et de comprendre de quelle manière cette séquence peut être modulée par l'influence du milieu. Depuis les premiers travaux initiés par Hallé et Oldeman (1970) de nombreux concepts ont été développés, traduisant des événements fondamentaux intervenant au cours du développement des plantes. Ces notions se retrouvant dans la littérature (Edelin, 1984, Barthélémy, 1988 ; Nicolini, 1997 ; Sabatier, 1999 ; Grosfeld, 2001), cette partie à pour but de fournir un résumé non exhaustif des concepts majeurs auxquels nous ferons référence au cours de ce travail.

2.1 Le modèle architectural

En s'appuyant sur l'analyse architecturale, le concept de « *modèle architectural* » (Hallé et Oldeman, 1970 ; Hallé *et al.*, 1978) a, dans un premier temps, été établi à partir de l'observation de plantes de la forêt tropicale, puis a ensuite été étendu aux espèces d'autres régions bioclimatiques. Il correspond à la stratégie de croissance, de ramification et de floraison inhérente à l'espèce et représente l'expression de son programme de développement endogène.

La typologie des modèles architecturaux repose sur l'observation de quatre groupes principaux de caractères morphologiques : la croissance (rythmique ou continue), la ramification (absente ou présente, monopodiale ou sympodiale, rythmique, continue ou diffuse), la direction de croissance des axes (axes orthotropes, plagiotropes ou mixtes) et la position de la sexualité (terminale ou latérale). Chaque modèle correspond à une combinaison particulière de ces caractères architecturaux : jusqu'à maintenant, 23 modèles ont été décrits pour l'ensemble du règne végétal (Hallé *et al.*, 1978 ; **pl. 4**)

fig. 1

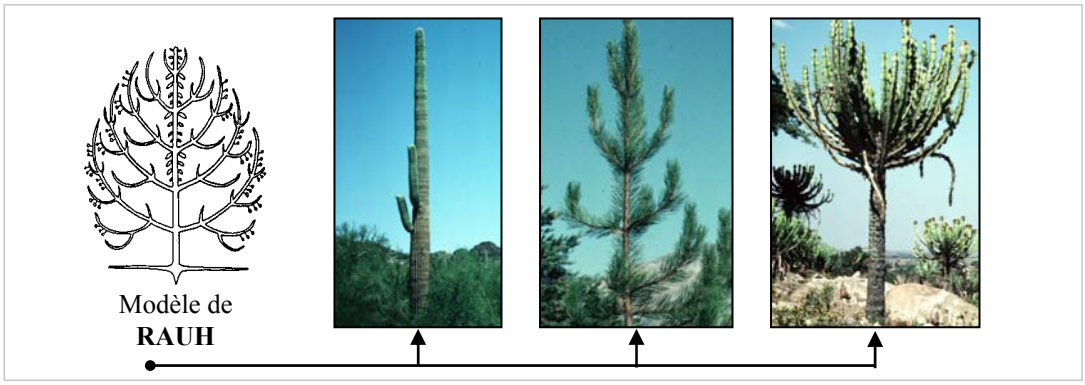


fig. 2

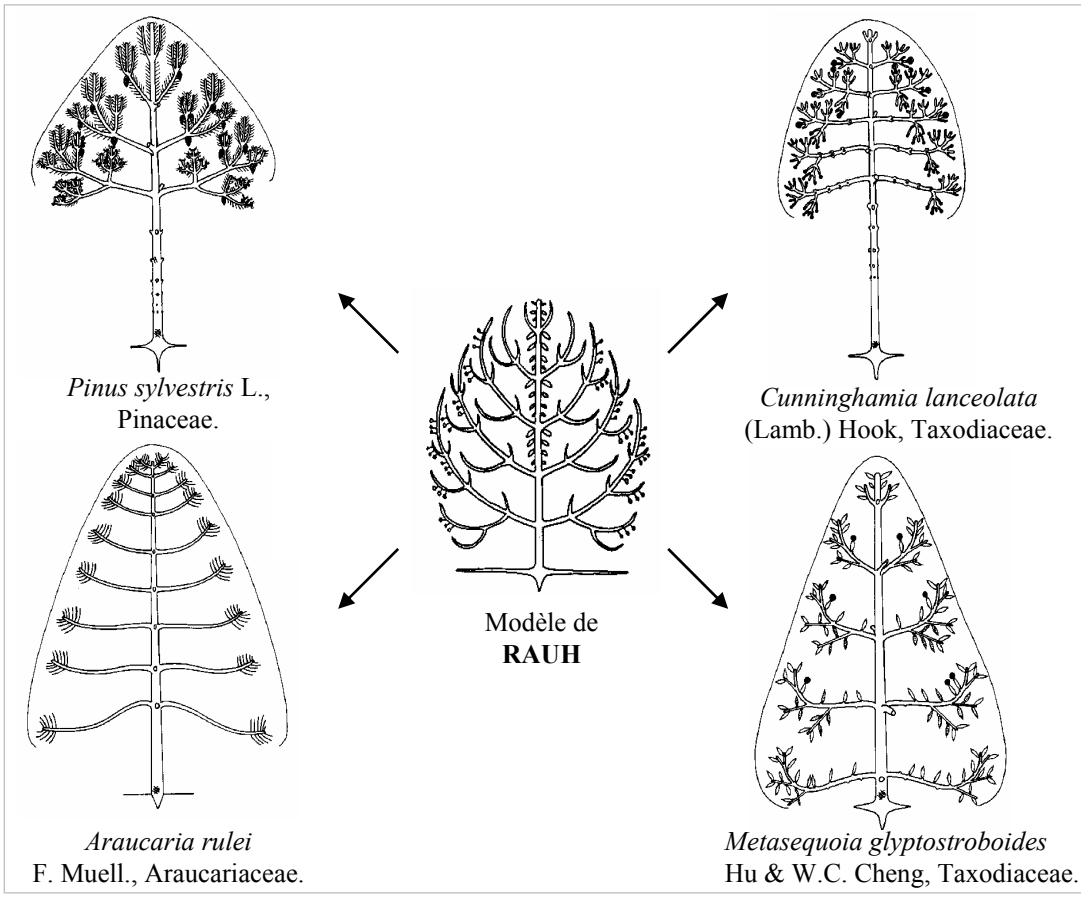
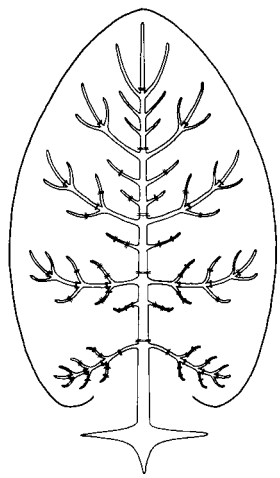


fig. 3

A1 (tronc)	A2 (branches)	A3 (rameaux)
Orthotrope vertical	Orthotropes redressées s'affaissant avec l'âge	Orthotropes dressés à pendants
U.C. longues Phyllotaxie opposée décussée	U.C. de taille moyenne Phyllotaxie opposée décussée	U.C. courtes Phyllotaxie opposée décussée
Abondamment ramifié	Moyennement ramifiées	Non ramifiés
Ne s'élague pas	Elagage à long terme	Elagage à moyen terme
Porte la sexualité	Porte la sexualité	Porte la sexualité

a



b

Planche 5.

2.2 L'unité architecturale

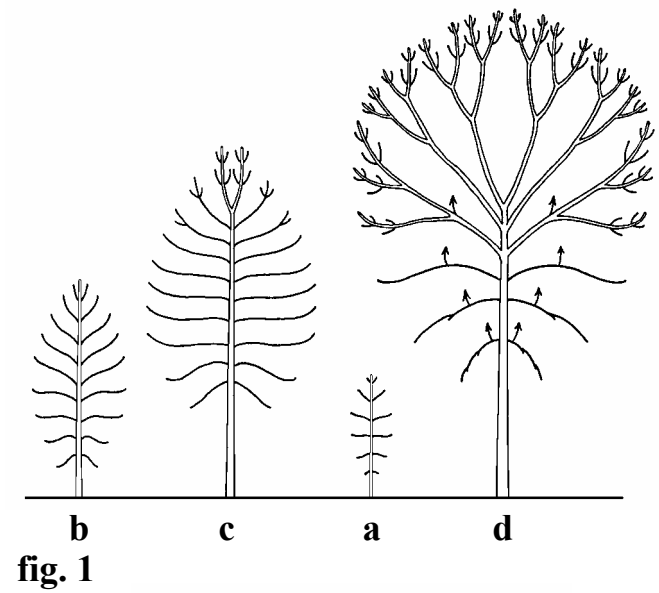
Le modèle architectural représente une stratégie globale de la plante mais s'appuie sur des caractères trop généraux pour qualifier l'architecture d'une espèce et la différencier de celle d'individus d'autres espèces. Par exemple, bien qu'un Saguaro (*Carnegiea sp.*), qu'un pin ou qu'une Euphorbe cactiforme se développent selon le modèle architectural de Rauh, chacun exprime le modèle d'une manière spécifique (**pl. 5, fig. 1**). Confronté au problème lors d'une étude sur l'architecture de divers conifères, Edelin (1977) établit une typologie des différentes catégories d'axes végétatifs aux propriétés morphologiques homogènes au sein du système aérien ramifié qu'il appelle « *diagramme architectural* » (**pl. 5, fig. 2**). Ce concept fut repris plus tard sous le nom d'« *unité architecturale* » (Barthélémy *et al.*, 1989) et repose sur les principes suivants : l'architecture d'une plante peut être considérée comme un système ramifié hiérarchique dans lequel les axes peuvent être groupés en catégories selon leurs caractéristiques morphologiques et fonctionnelles. Pour chaque espèce, le nombre de catégories d'axes est fini. L'unité architecturale correspond à un stade précis du développement des individus d'une même espèce où toutes les catégories d'axes sont exprimées. Le résultat peut être résumé dans un tableau accompagné d'un diagramme (**pl. 5, fig. 3**). Les différences entre espèces résultent du nombre, de la nature et de la position relative des différentes catégories d'axes identifiées.

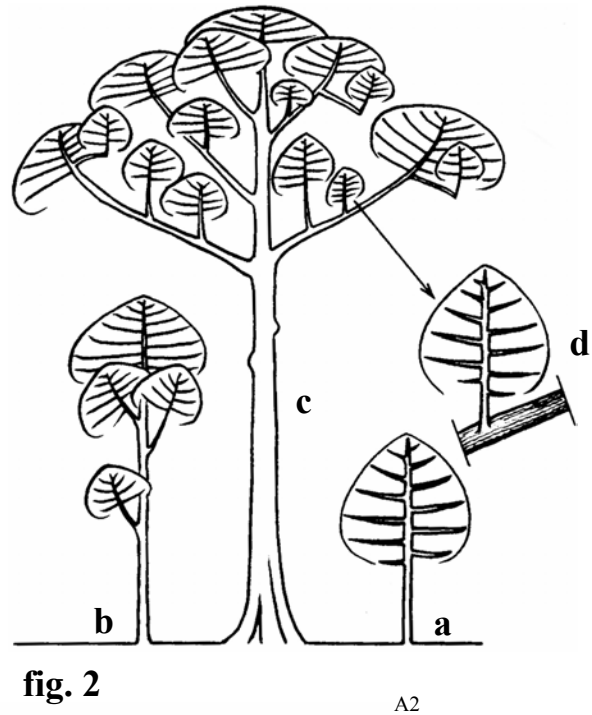
Planche 5. L'unité architecturale.

Figure 1. Exemples de plantes conforment au modèle architectural de Rauh. (**a**) Le Saguaro, *Carnegiea gigantea* Britton & Rose (Cactaceae), (**b**) *Pinus nigra* Aiton (Pinaceae)et (**c**) *Euphorbia sp*. (Euphorbiaceae) ; (Photos : D. Barthélémy) expriment le modèle de Rauh d'une manière spécifique. La notion de modèle est alors trop générale pour qualifier l'architecture d'individus d'une espèce et de la différencier de celle d'individus d'autres espèces.

Figure 2. Autour du modèle architectural de Rauh, 4 espèces de conifères conformes au modèle expriment leurs propres potentialités ; celles-ci définissent une organisation spécifique qui correspond à l'unité architecturale (d'après Edelin, 1977).

Figure 3. L'unité architecturale du Frêne commun (Fraxinus excelsior L., Oleaceae), (d'après Barthélémy *et al.*, 1997). (**a**) Tableau et (**b**) schéma récapitulatifs des caractéristiques des différentes catégories d'axes de l'espèce.





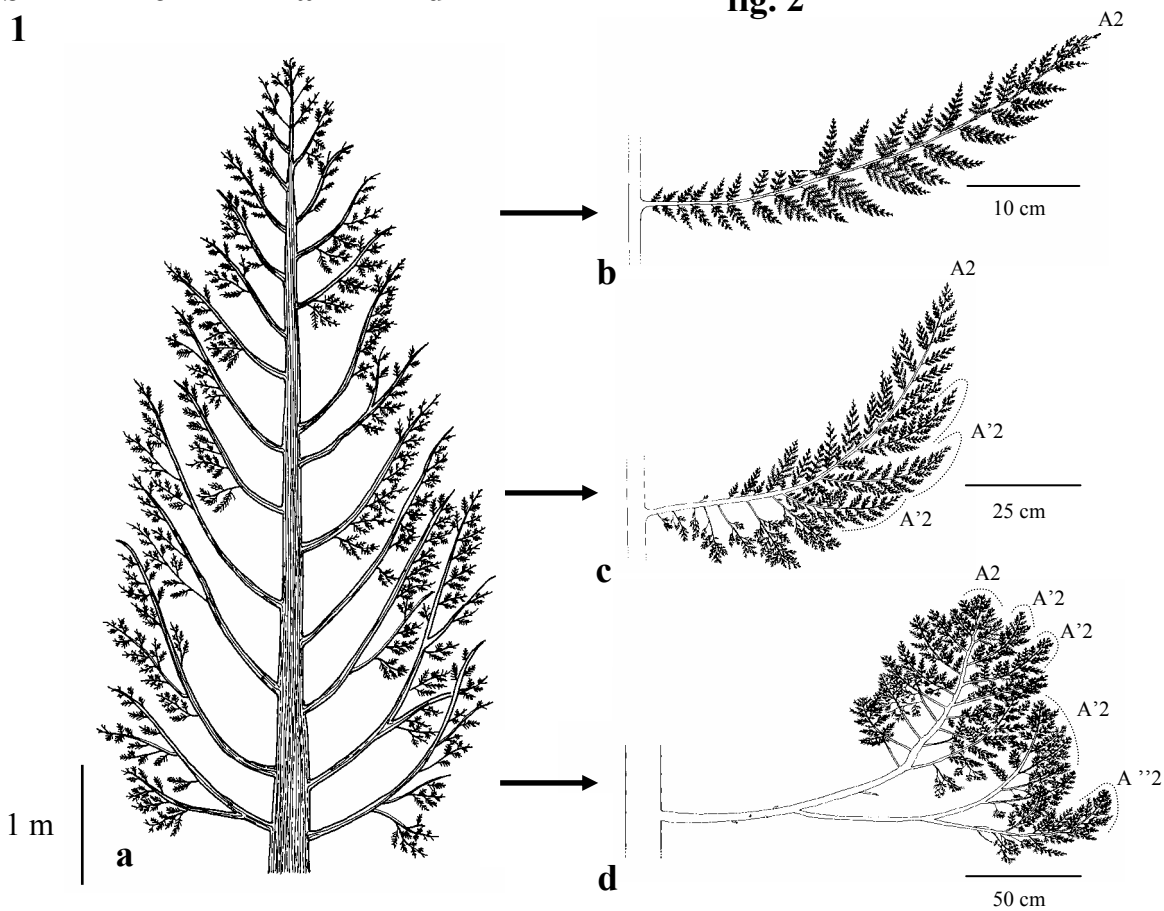


Planche 6. La réitération.

Figure 1. Séquence de développement du Frêne commun (*Fraxinux excelsior* L., Oleaceae ; d'après Barthélémy *et al*., 1997). (**a**) le jeune arbre ; (**b**) l'arbre conforme à son unité architecturale ; (**c**) l'arbre et la mise en place de la cime par réitération immédiate et séquentielle, (**d**) l'arbre adulte et la diminution de taille des complexes réitérés successifs dans la cime. Les axes ultimes ne sont pas représentés.

Figure 2. Séquence de développement de *Shorea stenoptera* Burck, Dipterocarpaceae (d'après Hallé, 1999). (**a**) stade de l 'unité architecturale, (**b**) édification de la cime par réitération (réitération différée séquentielle), (**c**) l'arbre adulte peut être considéré comme une colonie de complexes réitérés. Un complexe réitéré (**d**) est similaire à la jeune plante (**a**).

Figure 3. Réitération immédiate séquentielle et partielle chez le cyprès de la cordillère, *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Florin & Boutelje, Cupressaceae (d'après Grosfeld, 2001). (**a**) arbre réitéré de 40 ans ; (**b**) détail d'une branche située en position distale et constituée de 4 ordres de ramification ; (**c**) détail d'une branche située en position médiane avec des réitérations partielles d'ordre 2 (les A2 sont dupliqués en A'2) ; (**d**) détail d'un rameau situé en position basse avec des réitérations partielles successives de second ordre.

2.3 La réitération

Certaines plantes peuvent rester conformes à leur unité architecturale durant toute leur vie tandis que d'autres peuvent paraître plus complexes et beaucoup plus ramifiées. Dans ces cas là, une analyse minutieuse révèle que cette complexité ne provient pas de l'apparition de nouvelles catégories d'axes, mais d'une duplication des catégories d'axes déjà existantes. Cette duplication de tout ou partie de l'architecture de l'arbre à été appelée « *réitération* » par Oldeman (1974) et la partie dupliquée est appelée « *complexe réitéré* » (Hallé *et al.*, 1978), (**pl. 6**). La réitération est respectivement qualifiée de « *totale* » ou « *partielle* » si c'est respectivement la totalité ou seulement une partie de l'unité architecturale qui est dupliquée. La réitération qui résulte du développement d'un bourgeon latent est qualifiée de « *différée* » tandis que la réitération qui se met en place à partir d'un méristème déjà existant et fonctionnel est qualifiée d'« *immédiate* ». On distingue également différents types de réitération en fonction de leur déterminisme supposé. La réitération « *traumatique* » correspond au développement d'un complexe réitéré à la suite d'un traumatisme subi par la plante ce qui permet à l'arbre de "régénérer" la partie blessée (Hallé *et al.*, 1978 ; Edelin, 1984). La réitération « *adaptative* » désigne tout type de réitération occasionnelle résultant d'une réaction de la plante à des modifications des condition du milieu (de Reffye *et al.*, en préparation). A l'opposé de ces deux types de réitération plutôt opportunistes, la réitération « *séquentielle* » définit un phénomène inéluctable s'exprimant de façon automatique au cours du développement de tous les individus (Edelin, 1984 ; Drénou, 1994 ; Nicolini, 1997 ; de Reffye *et al.*, en préparation). Dans ce cas, elle est totalement intégrée à la séquence de développement de la plante (**pl. 6, fig. 1**).

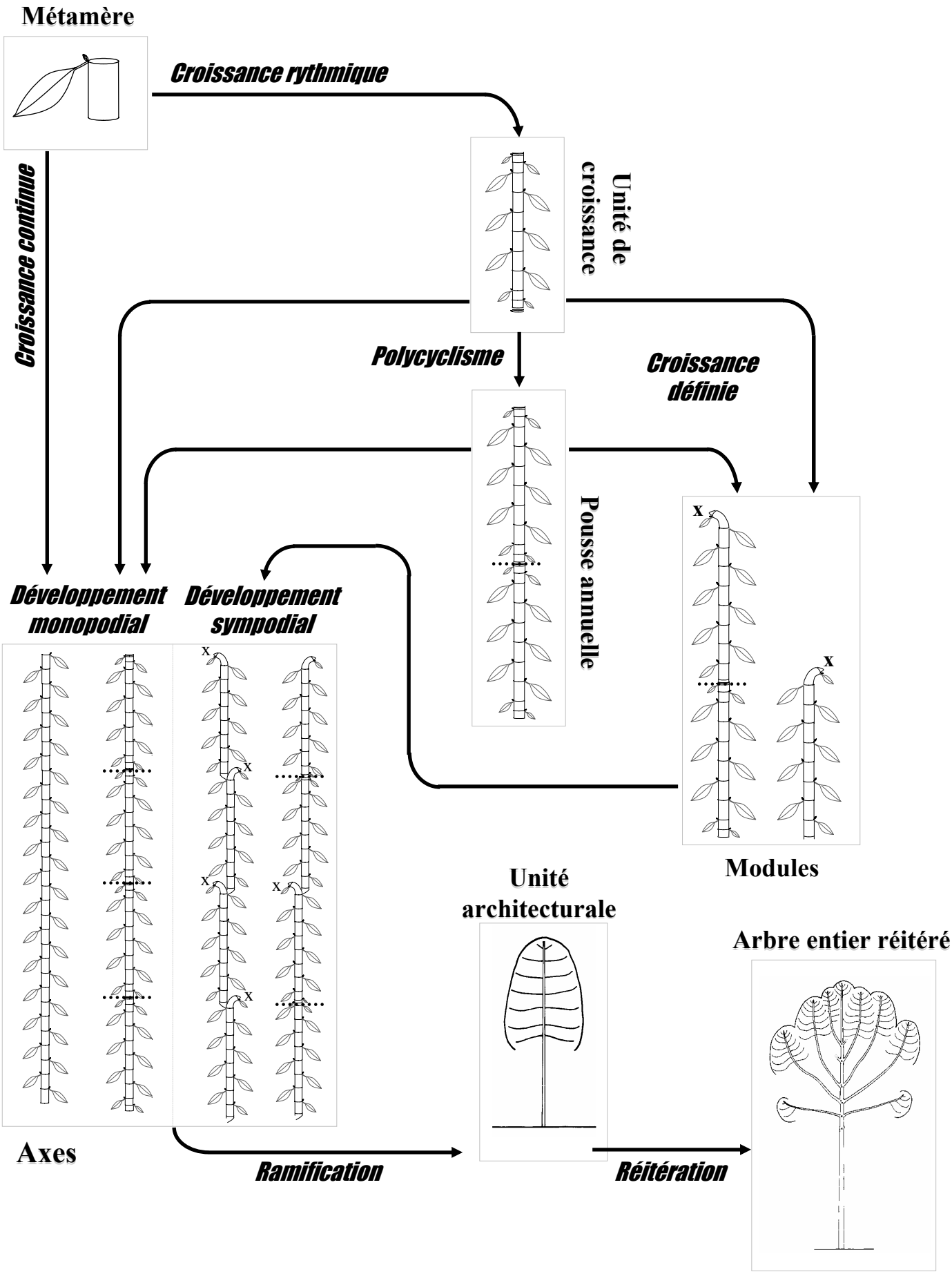


Planche 7. Niveaux d'organisation et phénomènes de répétition chez les phanérogames.
Les niveaux d'organisation sont le métamère, l'unité de croissance, la pousse annuelle, le module, l'axe, l'unité architecturale et l'arbre entier. Les phénomènes de répétition sont la croissance, la ramification, et la réitération.

2.4 Niveaux d'organisation

Le développement d'une plante est assuré par les processus de croissance, de ramification et de réitération qui conduisent à la duplication de structures botaniques élémentaires. Le nombre de ces entités botaniques est réduit et on distingue couramment, du plus simple au plus complexe : le métamère, l'unité de croissance, la pousse annuelle, le module, l'axe, l'unité architecturale, l'arbre entier qui traduisent autant de niveaux d'organisations emboîtés les uns dans les autres (Barthélémy, 1991) ; (**pl. 7**).

La présence de ces différents niveaux d'organisation dépend du mode du développement de la plante. L'arbre entier peut correspondre à l'unité architecturale en l'absence de réitération dans le cas d'un sapin ou bien être considéré comme une colonie de complexes réitérés chez le chêne adulte où la réitération est séquentielle. Un axe peut être constitué d'une succession de modules dans le cas d'une croissance définie, d'une succession de pousses annuelles ou d'unités de croissance si la croissance est indéfinie et rythmique (avec respectivement une référence ou non à un pas de temps annuel comme dans les régions tempérées par exemple), ou d'une succession de métamères si la croissance est continue et indéfinie.

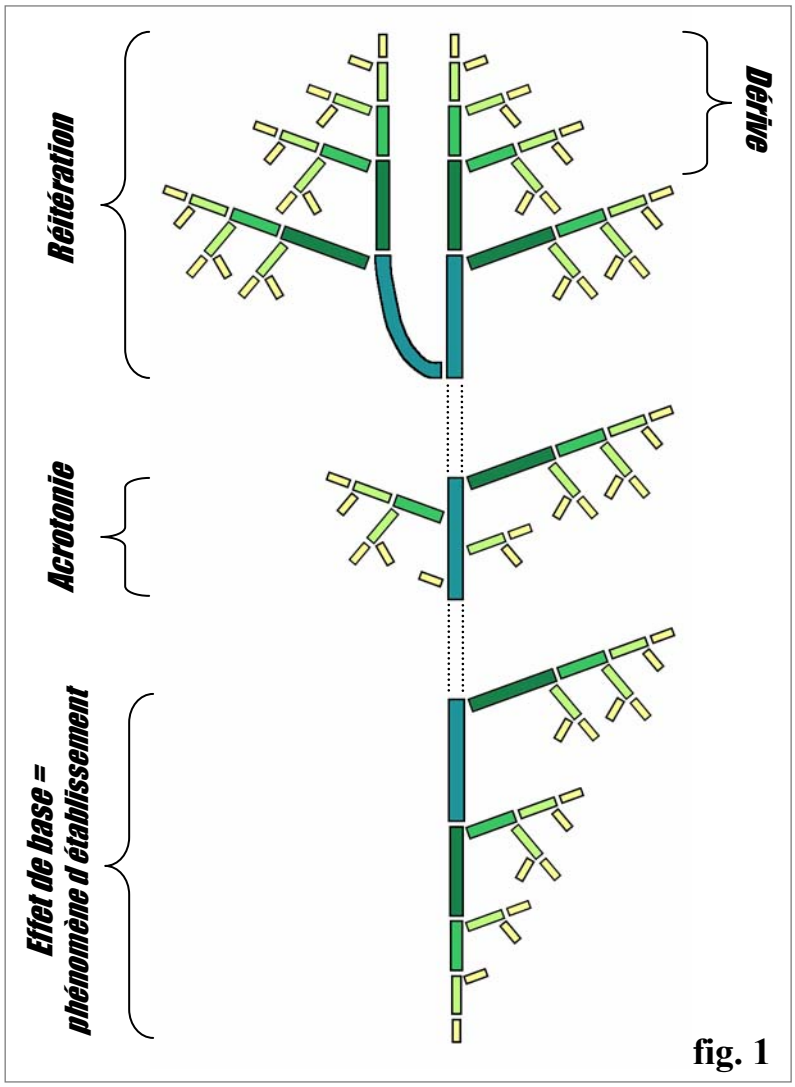
2.5 Gradients morphogénétiques

Les caractéristiques des entités botaniques élémentaires dupliquées par les processus de croissance, ramification, réitération évoluent au cours d'une séquence de différenciation. Ces changements peuvent être de nature qualitative et/ou quantitative et s'expriment de manière continue et graduelle des niveaux d'organisation les plus élémentaires aux plus englobants. Nous présenterons ici les gradients principaux présents chez la majorité des végétaux vasculaires (**pl. 8**) ; (Barthélémy *et al.*, 1997).

- « L'*effet* de base » : il correspond à une augmentation progressive de la vigueur des entités botaniques successivement émises après la germination au cours de la phase d'établissement de la plante (augmentation de la longueur des unités de croissance ou des pousses annuelles, augmentation du taux de polycyclisme, du nombre de nœuds par UC, du nombre de branche portées…) ; (Barthélémy *et al.*, 1997 ; Heuret *et al.*, 2000 ; Nicolini, 1998 ; Grosfeld, 2001…).

- La « *dérive* » : elle correspond au vieillissement du méristème édificateur et se traduit par une perte de vigueur des entités botaniques successivement émises par celui-ci sur un axe âgé (métamère, unité de croissance ou pousse annuelle, module…)

- « L'*ordre de ramification* » : le premier axe issu de la graine correspond à l'ordre 1, tandis que les axes portés par celui-ci sont qualifiés d'ordre 2 et ainsi de suite (Hallé *et al.*,



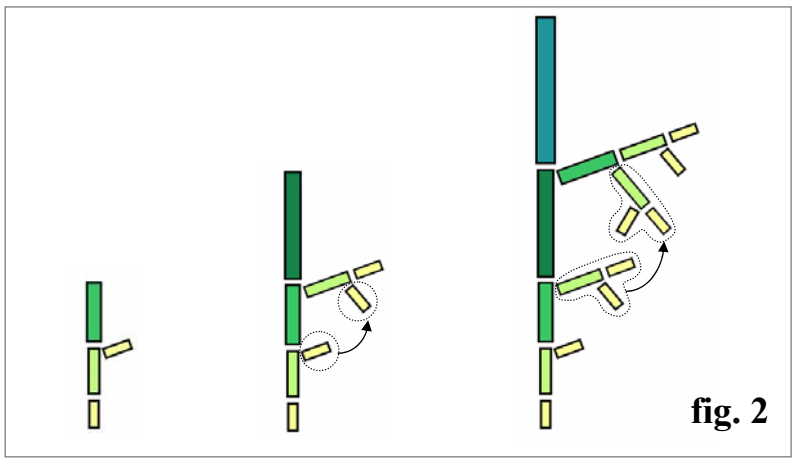


Planche 8. Les gradients morphogénétiques.

Figure 1 : Représentation théorique de la répartition d'entités botaniques ayant les mêmes caractéristiques morphologiques en fonction de quatre gradients morphogénétiques : l'effet de base, l'acrotonie, la réitération et la dérive (d'après Barthélémy *et al*., 1997). Chaque rectangle correspond à une entité. Les entités de la même couleur et de même taille possèdent des caractéristiques morphologiques équivalentes.

Figure 2 : Le développement par intercalation (Edelin, 1977). La morphogenèse du système ramifié se fait par intercalation de nouvelles structure au cœur même de son architecture. Les première structures apparues sur le tronc sont ainsi « repoussées » à la périphérie sur les branches suivantes.

1978). L'effet de l'ordre de ramification se traduit le plus souvent par une diminution de la vigueur des entités botaniques de l'ordre 1 vers les ordres élevés (Barthélémy *et al.*, 1997). La notion d'ordre de ramification ne doit pas être confondue avec la notion de catégorie d'axe utilisée pour l'unité architecturale (*cf. § 2.2*). Par exemple, dans le cas d'un jeune frêne, même si le tronc, les branches et les rameaux correspondent très généralement à des ordres de ramification croissants, les structures les plus différenciées (*cf.* les rameaux) peuvent naître directement sur le tronc, soit sur les premières UC émises par celui-ci (phénomène d'intercalation), soit dans la partie proximale des UC du tronc de l'arbre adulte (phénomène d'acrotonie) ; (Barthélémy *et al.*, 1997).

Certains phénomènes comme le développement par « intercalation », Edelin (1984) se superposent à l'expression de gradients. Au cours de l'ontogénie, et pour un grand nombre de plantes, on assiste à un transfert progressif des caractéristiques présentées par la base du tronc au début de sa formation, vers les premiers axes latéraux formés puis vers les rameaux portés par les branches une fois que celles-ci sont différenciées. D'autres gradients sont visibles à un niveau plus local. Par exemple l'acrotonie illustre un gradient au niveau de l'unité de croissance des métamères de la partie proximale ou distale ayant des aptitudes différentes à la ramification. Dans le cas du noyer, les chatons mâles sont portés préférentiellement vers la zone basale de l'UC (Sabatier, 1999). Dans le cas du pommier, les rameaux longs, rameaux courts et les rameaux florifères sont situés sur des zones bien précises le long de la pousse annuelle (Guédon *et al.*, 2001a). Lorsqu'on veut caractériser des gradients, cela amène naturellement à décrire un niveau d'organisation donné comme une succession d'entités botaniques d'un niveau d'organisation plus élémentaires. Par exemple on peut s'intéresser aux propriétés des unités de croissance successives le long d'un axe ou bien aux propriétés des métamères successifs le long d'une unité de croissance. Cette notion de topologie est un des principes de base pour la construction de séquences d'événements botaniques.

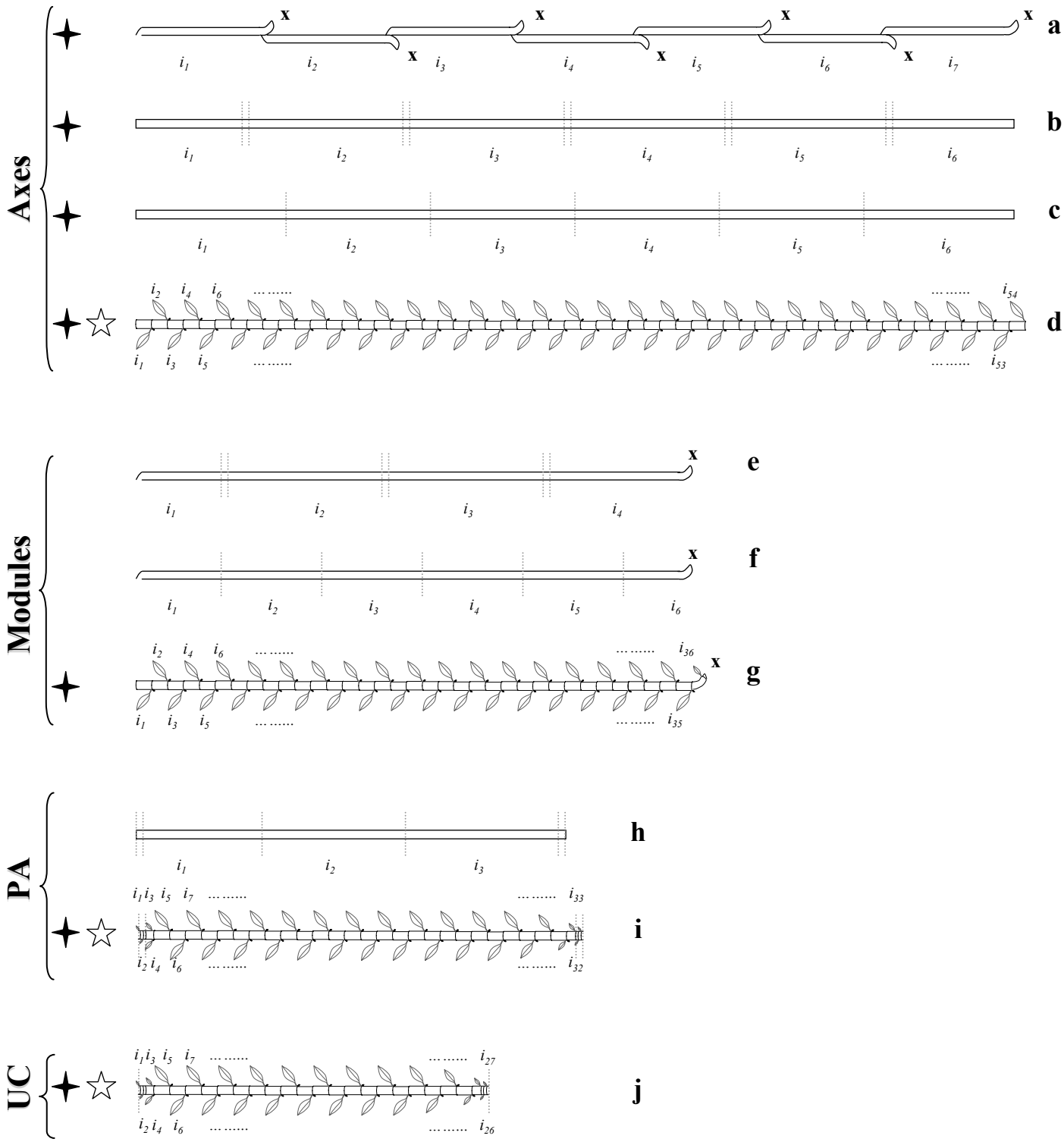


Planche 9. Les niveaux de description des séquences.
Un axe peut se décrire comme une succession de modules (**a**), de pousses annuelles (**b**), d'unités de croissance (**c**) ou de métamères (**d**). Un module peut se décrire comme une succession de pousses annuelles (**e**), d'unité de croissance (**f**) ou de métamères (**g**) ; une pousse annuelle peut se décrire comme une succession d'unités de croissance (**h**) ou de métamères (**i**) ; une unité de croissance peut se décrire comme une succession de métamères (**j**). Les étoiles noires à 4 branches correspondent aux échelles de description les plus propices à l'utilisation des modèles présentés par la suite (les séquences présentent généralement une longueur suffisante); les étoiles blanches à 5 branches correspondent aux niveaux de description présentés dans le cadre de cette thèse. Les index, ou rangs des entités successives, sont notés i_n.

3 Les séquences d'événements

3.1 Définition

Une entité botanique peut être considérée comme une succession ordonnée d'entités botaniques d'un niveau d'organisation inférieur. Par exemple une UC peut se décrire comme une succession de métamères que l'on peut ordonner selon leur position relative sur l'UC. Pour chaque entité botanique on peut mesurer un certain nombre de variables qui traduisent soit ses caractéristiques (par exemple la longueur de l'entre-nœud), soit les caractéristiques des entités qu'elle porte (par exemple le type de rameau porté : issu d'une ramification immédiate ou différée). La succession ordonnée et indexée des valeurs prises par une variable (qualitative ou quantitative) correspond à une « *séquence d'événements botaniques* ». L'index correspond au rang des entités successives. Les valeurs prises par la variable seront appelées observations.

3.2 Niveaux de description des séquences

En regard du nombre fini de niveaux d'organisation, il est possible d'établir une typologie des niveaux de description les plus courants utilisés dans la construction de séquences d'événements botaniques. En fonction du mode de développement de l'espèce étudiée, son architecture pourra se décrire au travers d'un nombre plus ou moins grand de niveaux d'organisation et de séquences d'événements. De manière théorique (**pl. 9**) :

- Un axe peut se décrire comme une succession de modules, de pousses annuelles, d'unités de croissance ou de métamères.
- Un module peut se décrire comme une succession de pousses annuelles, d'unités de croissance ou de métamères.
- Une pousse annuelle peut se décrire comme une succession d'unités de croissance ou de métamères.
- Une unité de croissance peut se décrire comme une succession de métamères

Dans la pratique, même si la topologie de la plante permet la construction de certaines séquences, certains niveaux de description ont peu d'intérêt :

- La description d'une pousse annuelle polycyclique (constituée de plusieurs unités de croissance) comme une succession de métamères a peu de sens. En effet, le niveau unité de croissance induit de fortes propriétés structurelles comme par exemple des modifications des propriétés des métamères à proximité des arrêts de croissance intra-annuels. Si on ne tient pas compte de cette information, il devient alors difficile d'interpréter les résultats sur un ensemble de pousses annuelles pouvant être constituées

d'un nombre variable d'unités de croissance. Pour ces raisons, la description d'une entité botanique se fait généralement au niveau d'organisation immédiatement inférieur qui la compose.

- Lorsqu'une séquence est trop courte, l'information générée par la prise en compte de la succession des entités botaniques est faible par rapport à l'information fournie lorsqu'on considère de simples vecteurs (par exemple, une pousse annuelle est souvent constituée d'un nombre réduit d'unités de croissance successives). Les outils statistiques couramment utilisés au cours de ce travail sont alors souvent inappropriés. Une analyse multivariée est alors préférable (ex : analyse des composantes principales).

En regard de ces contraintes les séquences qui nous paraissent naturellement les plus représentées et ayant le plus d'intérêt dans le monde végétal sont :

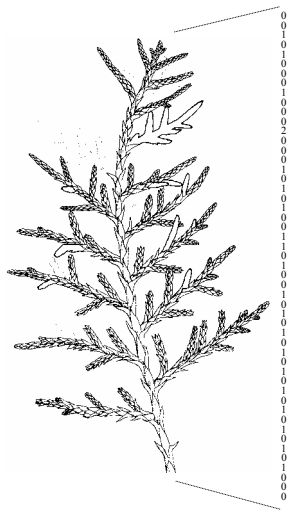
- Un axe décrit comme une succession de pousses annuelles (qui se confondent avec les unités de croissance dans le cas d'une croissance monocyclique).
- Un axe décrit comme une succession de modules dans le cas d'une croissance définie (ou de perte de dominance du méristème apical).
- Un axe décrit comme une succession de métamères dans le cas d'une croissance continue.
- Un module décrit comme une succession de métamères dans le cas d'une croissance continue définie.
- Une UC décrite comme une succession de métamères dans le cas d'une croissance rythmique.

Dans le cadre de ce travail, les résultats porteront uniquement sur des entités décrites à l'échelle du métamère tandis que les autres échelles de description seront discutées.

3.3 Variables mesurées

Si les niveaux de description les plus couramment utilisés sont en petit nombre, les variables qu'on peut considérer sont multiples et dépendent de la problématique posée. Elles peuvent être quantitatives (nombre de feuilles et nombre de branches par nœud, longueur de l'entité) ou qualitatives (types de productions axillaires). Dans le cas où les valeurs prises par une variable qualitative peuvent être ordonnées de manière logique, alors cette variable peut être considérée comme ordinale. Par exemple, si pour la variable « type de production axillaire » on note (0) bourgeon non-développé, (1) rameau avorté, (2) rameau développé, la variable peut être considérée comme ordinale, l'incrémentation du code exprimant une augmentation de vigueur. Cette notion d'ordre apporte une information plus riche que dans le cas d'une variable qualitative nominale.

fig. 1



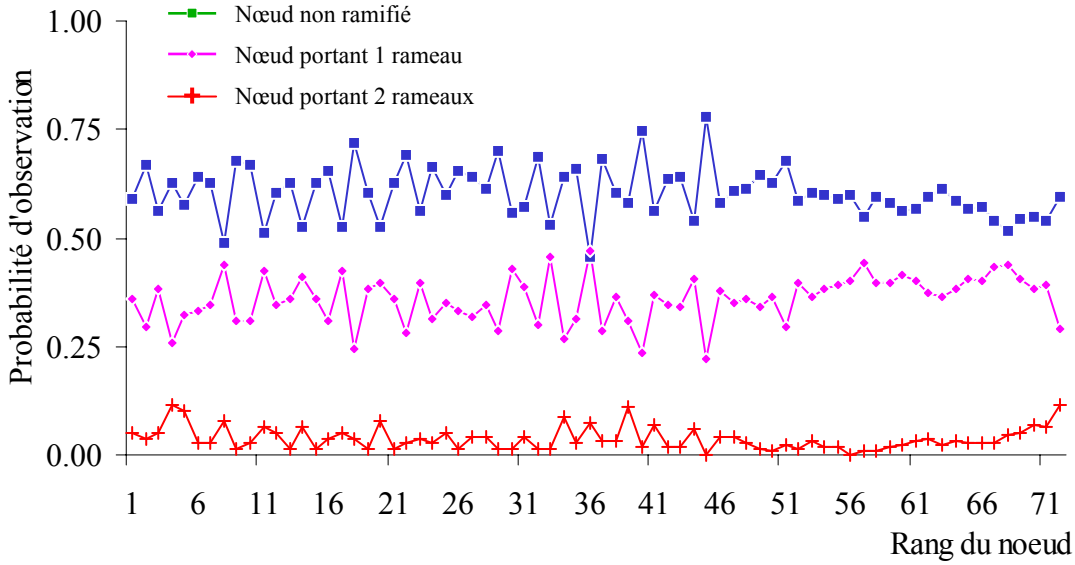
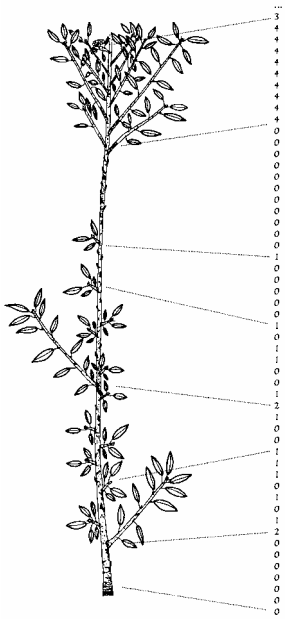


fig. 2



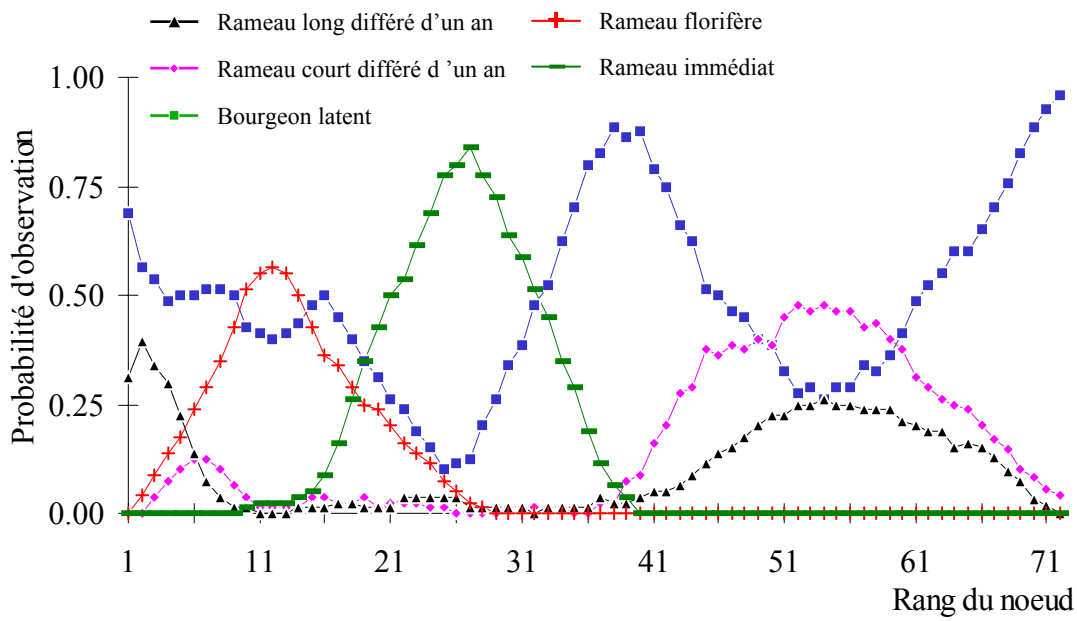


Planche 10. La dynamique des séquences.

Figure 1. Exemple de séquences stationnaires. Plusieurs axes de Cyprès de l'Arizona (*Cupressus arizonica*) en phyllotaxie opposée décussée sont décrits nœud par nœud et le nombre de branches portées à chaque nœud est relevé (0, 1 ou 2 branches). Les fréquences d'observation des valeurs prises par la variable mesurée varient peu en fonction de l'index.

Figure 2. Exemple de séquences non stationnaires à phases transitoires. Plusieurs axes de Pommier (cultivar 'Reinette B') sont décrits nœud par nœud et le type de production axillaire est relevé à chaque nœud (bourgeon, rameau court différé d'un an, rameau long différé d'un an, rameau florifère, rameau immédiat). Les fréquences d'observation varient brusquement en fonction de l'index traduisant une répartition des différents types de productions axillaires sur des zones préférentielles (d'après Guédon *et al*., 2001).

3.4 Séquences univariées ou multivariées

Dans le cas où deux variables sont dépendantes, ne mesurer qu'une seule variable a peu de sens. Par exemple, dans le cas du Cyprès de Provence (*Cupressus sempervirens* L.), la phyllotaxie est verticillée par 4 chez la plantule puis devient verticillée par 3 avant de devenir opposée décussée chez l'arbre adulte. Ainsi, chaque nœud pourra porter au maximum un nombre de rameaux égal au nombre de feuilles. Analyser les séquences du nombre de branches portées par les nœuds successifs d'un axe a peu de sens si on ne possède pas l'information sur l'évolution de la phyllotaxie. A l'inverse, considérer plusieurs variables pour un même index peut permettre par la suite d'étudier une éventuelle relation entre ces variables.

3.5 Dynamique des séquences

La dynamique d'une séquence s'apprécie principalement en représentant les probabilités d'observation des valeurs prises par la variable mesurée en fonction de l'index. Si les fréquences d'observation ne varient pas ou peu en fonction de l'index alors les séquences sont considérées comme stationnaires (**pl. 10, fig. 1**). Dans le cas contraire, lorsqu'il existe une évolution des fréquences d'observation en fonction de l'index, alors les séquences sont qualifiées de non-stationnaires. Cette évolution en fonction de l'index peut être progressive et on parlera alors de « tendance » ; elle peut aussi être brutale et on parlera alors de phases transitoires (**pl. 10, fig. 2**).

Ces différents types de dynamique correspondent à des organisations à des échelles différentes.

Lorsque les séquences sont stationnaires, notre problématique sera d'étudier les dépendances locales entre les observations successives. Lorsque certaines successions d'observations sont privilégiées, cela se manifeste sous la forme d'expression de séquences courtes sur-représentées ou « motifs ». Ces motifs impliquent une certaine régularité dans le fonctionnement méristématique et peuvent avoir ou non une interprétation structurelle ou morphologique.

Lorsque les séquences présentent des phases transitoires, cela souligne la présence de zones successives. Une zone correspond par exemple à une série de nœuds qui vont porter un type de production axillaire en particulier (fleurs, rameaux immédiats, …). De manière générale, une zone se caractérise par sa longueur et par sa composition en terme d'« observations ». Au sein d'une zone la composition est homogène tandis que d'une zone à l'autre, la composition change de manière significative. Chez le pommier (**pl. 10, fig. 2**), on voit ainsi que les différents types de productions axillaires observés (rameaux immédiats, rameaux florifères…) sont disposés sur des zones préférentielles le long de l'axe.

Partie III

MATERIEL ET METHODES

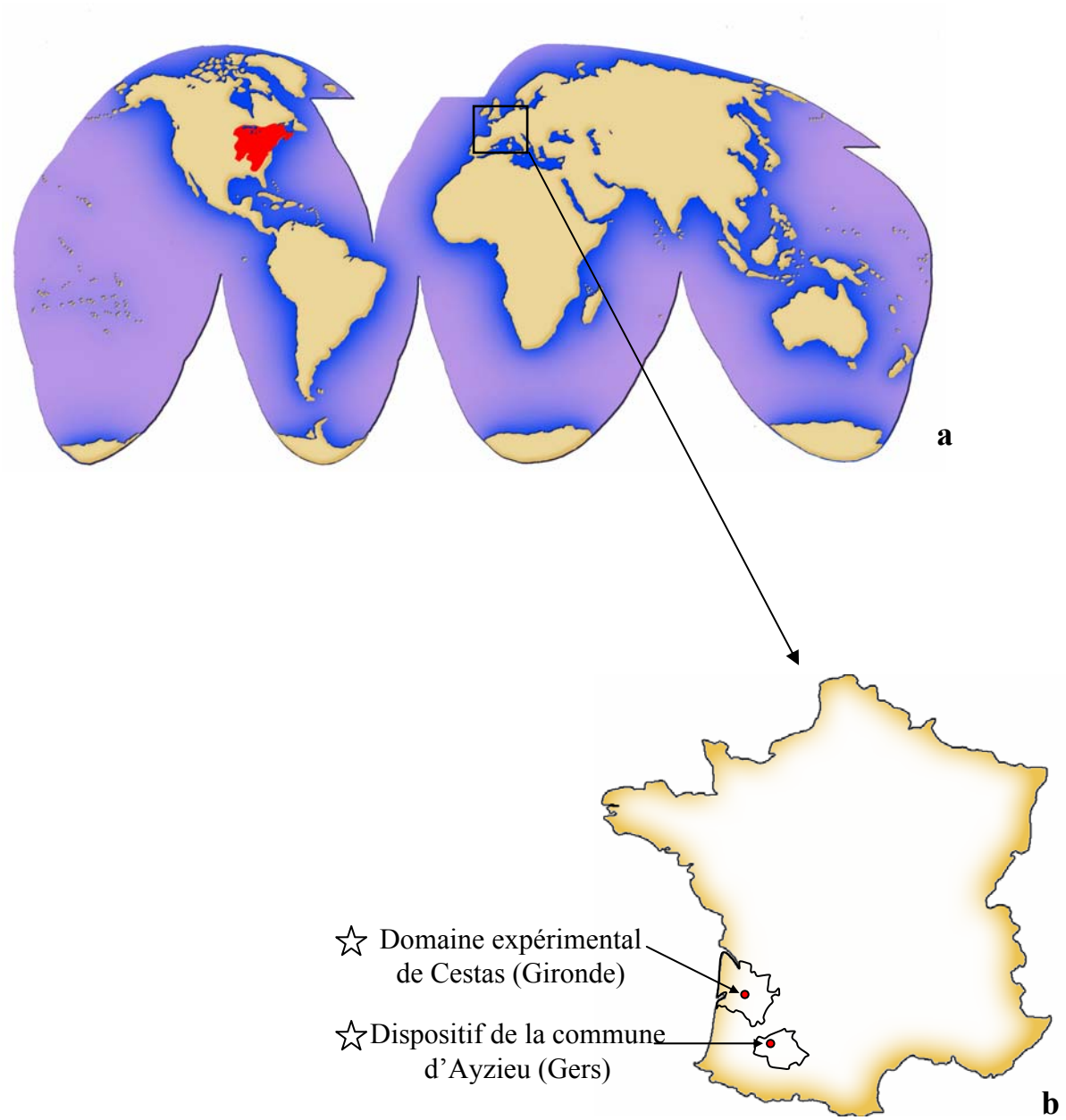


Planche 11. Aire de répartition naturelle du chêne rouge d'Amérique (*Quercus rubra* L., Fagaceae) et dispositifs d'étude en France.
(a) Aire de répartition naturelle (en rouge) du chêne rouge d'Amérique.
(b) En France, localisation des dispositifs expérimentaux où sont situés les arbres étudiés.

1 Espèces étudiées

1.1 Le chêne rouge d'Amérique *Quercus rubra* L. (Fagaceae, Dumort.)

1.1.1 Caractéristiques générales de l'espèce

Le chêne rouge d'Amérique possède une aire de répartition naturelle très vaste sur la plus grande partie de la moitié orientale de l'Amérique du Nord (Timbal *et al.*, 1994) ; (**pl. 11, a**). Introduit en France entre la fin du XVIIème et le début du XVIIIème siècle comme arbre d'ornement, ce n'est qu'au début du XXème siècle que les forestiers l'utilisèrent dans les Pyrénées occidentales pour remplacer les forêts de chênes pédonculés et de châtaigniers attaqués respectivement par l'oïdium et l'encre. En France, son aire potentielle recouvre la majeure partie du pays à l'exception de la région méditerranéenne (trop sèche en été) et des zones montagneuses situées au-dessus de 900 mètres environ. Les principaux départements de production sont les Pyrénées Atlantiques, le Loir-et-Cher et la Haute-Vienne (Meredieu, 1994). En raison de sa croissance rapide alliée à la qualité de son bois (Nepveu, 1994) et de sa faible sensibilité aux maladies des chênes européens, cette essence est utilisée, notamment dans le Gers, pour le reboisement de terres agricoles abandonnées par l'agriculture. Le besoin de mieux connaître sa biologie pour définir, dans ces conditions particulières (faible densité de plantation, milieux ouverts soumis à un fort enherbement, antécédent de fertilisation…), un mode de conduite de peuplement adapté a conduit à la création de divers dispositifs expérimentaux.

1.1.2 Matériel végétal et site d'étude

Deux populations d'arbres provenant de deux dispositifs expérimentaux distincts ont été étudiées.

1.1.2.1 Le dispositif expérimental de la commune d'Ayzieu

Les arbres étudiés sont issus de glands provenant d'un peuplement classé du sud-ouest de la France dans la forêt de Nabas (Pyrénées atlantiques, 64). Ils ont poussé un an en pépinière avant d'être transplantés, en février 1992, sur un dispositif expérimental situé dans le sud-ouest de la France (*Ayzieu*) ; (**pl. 11, b**) et largement décrit par divers auteurs (Cabanettes *et al.*,1995 ; Guérard *et al.*, 2001). Pour cette étude, nous avons retenu 120 arbres de 4 placettes plantés avec la même densité (écartement isométrique de 2 mètres entre les arbres), et désherbés régulièrement. La moitié des arbres a été fertilisée lors de la transplantation tandis que les autres n'ont subi aucun traitement. Après une analyse préalable des données, il s'est avéré que la fertilisation n'avait engendré aucune différence significative sur la répartition structurelle des rameaux sur les UC. Ceci est en accord avec divers travaux menés sur ce dispositif expérimental qui ont montré que la fertilisation n'avait eu aucune influence

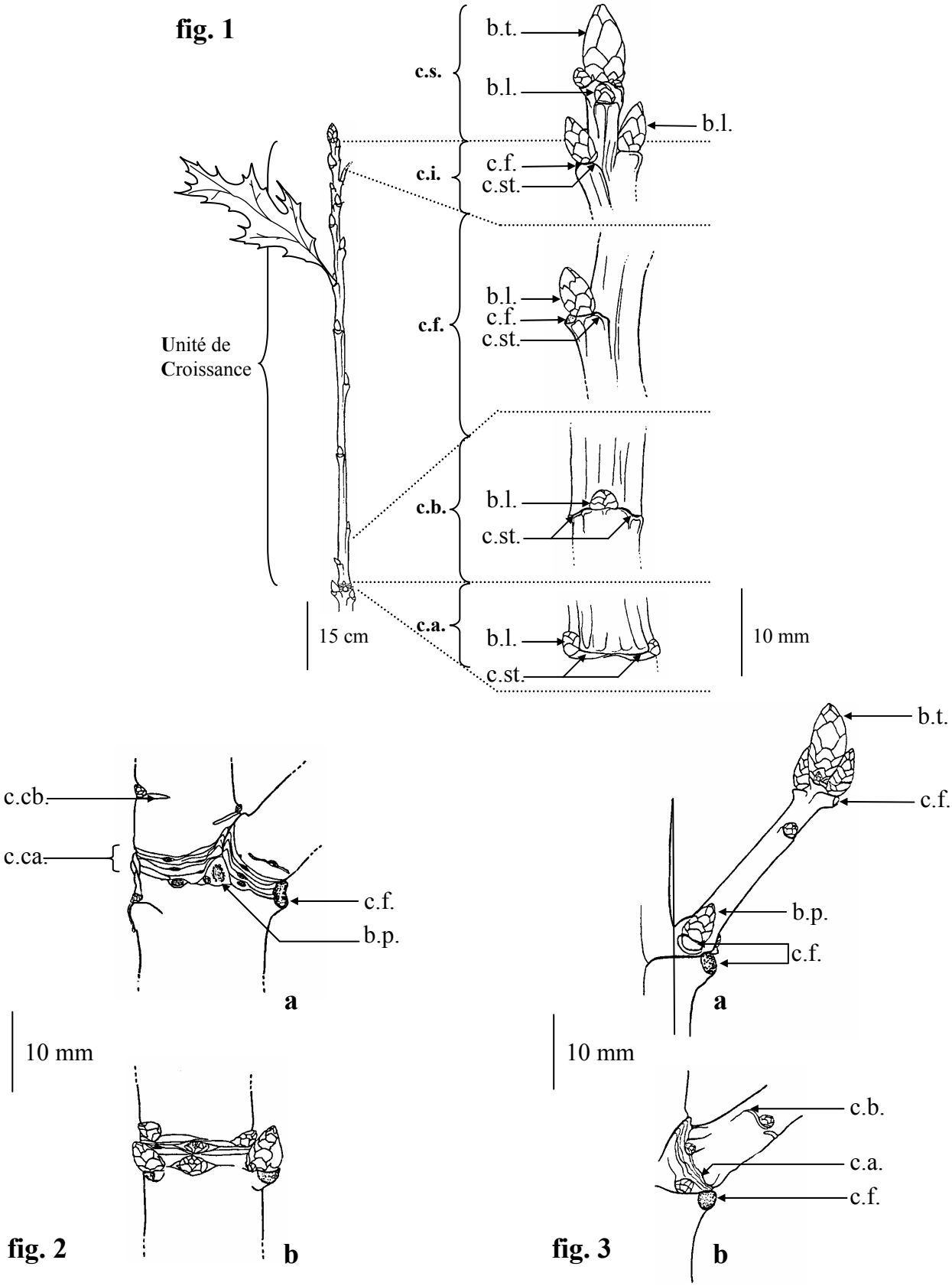


Planche 12. Description et interprétation des diverses cicatrices observables chez le chêne rouge d'Amérique (d'après Guérard, 1996).

Figure 1. Description de la morphologie des bourgeons et des organes foliaires associés (feuilles ou cataphylles) le long de l'unité de croissance.

Figure 2. Dessin de détail d'un arrêt de croissance inter-annuel (***a***) ou intra-annuel (***b***).

Figure 3. Dessin de détail d'un rameau à développement immédiat (***a***) ou différé (***b***).

c.a. = cataphylles en anneau (ou cicatrice) ; c.b = cataphylles basales (ou cicatrice); c.f. = feuilles (ou cicatrice); c.i. = cataphylles intermédiaires (ou cicatrice); c.s. = cataphylles sommitales ; c.st. = cicatrices de stipules ; b.t. = bourgeon terminal ; b.l. = bourgeon latéral ; b.p. bourgeons des préfeuilles (ou cicatrice) ; mm. = millimètre.

significative sur la croissance des arbres, le nombre moyen de branches portées, ainsi que sur leur statut nutritif (Guérard *et al.*, 2001). Pour ces raisons, nous avons choisi d'analyser ensemble les arbres issus de ces deux traitements.

1.1.2.2 Le dispositif du domaine expérimental de Cestas (INRA Pierroton)

Les arbres étudiés sont issus de glands provenant également de la forêt de Nabas. Ils ont été semés au printemps 1993 à la pépinière du domaine expérimental de *Cestas de l'INRA* Pierroton à Bordeaux (**pl. 11, b**). Les arbres étaient disposés sur trois lignes de plantation espacées de 80 cm. Sur une même ligne, ils étaient espacés d'une trentaine de centimètres. 50 individus ont étés retenus pour cette étude. Ils ont été fertilisés et désherbés régulièrement. Des irrigations ont été mises en place durant la période estivale.

1.1.3 Protocole et paramètres mesurés

Durant l'hiver 1995/96, lorsque les arbres d'Ayzieu avaient 5 ans et les arbres de Cestas 3 ans, les unités de croissance des pousses annuelles de l'axe principal des arbres formées en 1994 ont respectivement été mesurées par Natacha Guérard dans le cadre de son DEA (voir Guérard, 1996) et par Javier Puntieri dans le cadre d'un stage post-doctoral.

Ces observations *a posteriori* sont rendues possibles par la reconnaissance de marqueurs morphologiques qui résultent de la croissance de l'arbre (cicatrices de cataphylles en anneau au niveau des arrêts de croissance, cicatrices de feuille…). Les limites d'unités de croissance (arrêt de croissance intra-annuel) se distinguent des limites de pousses annuelles (arrêt de croissance inter-annuel) par un nombre de cicatrices de cataphylles moins élevé (**pl. 12, fig. 2**). Chaque unité de croissance est constituée d'une succession de nœuds, séparés par des entre-nœuds et successivement associés, de la partie proximale à la partie distale de l'UC, à une série de cataphylles (ou organes foliaires de nature écailleuse et non photosynthétique ; Caraglio et Barthélémy, 1997), une série de feuilles assimilatrices et une série de cataphylles ou de feuilles à limbe petit. Chacun de ces organes axile un bourgeon latéral dont la morphologie change selon sa position sur l'UC (**pl. 12, fig. 1**). Au cours d'une saison de végétation, lorsque la pousse annuelle (PA) est allongée au cours d'une seule vague de croissance, elle est dite monocyclique et elle est constituée d'une seule unité de croissance appelée UC.mono. Lorsque 2 vagues de croissance se produisent au cours d'une même année, la pousse annuelle est dite bicyclique ; elle est alors constituée d'une première UC printanière appelée « UC.bi1 » suivie d'une UC estivale appelée « UC.bi2 » (Heuret *et al.*, 2000 ; Guérard *et al.*, 2001). On distingue également différents types de rameaux identifiables par l'observation du nombre de cicatrices de cataphylles à leur insertion sur l'axe porteur. Dans la plupart des cas, après la mise en place d'une UC, il y a formation d'un bourgeon latéral et le méristème entre dans une phase de repos avant de donner un rameau qualifié de rameau à développement différé (Caraglio et Barthélémy, 1997). Ces rameaux différés peuvent se mettre en place en même temps qu'une autre unité de croissance sur l'axe porteur durant la

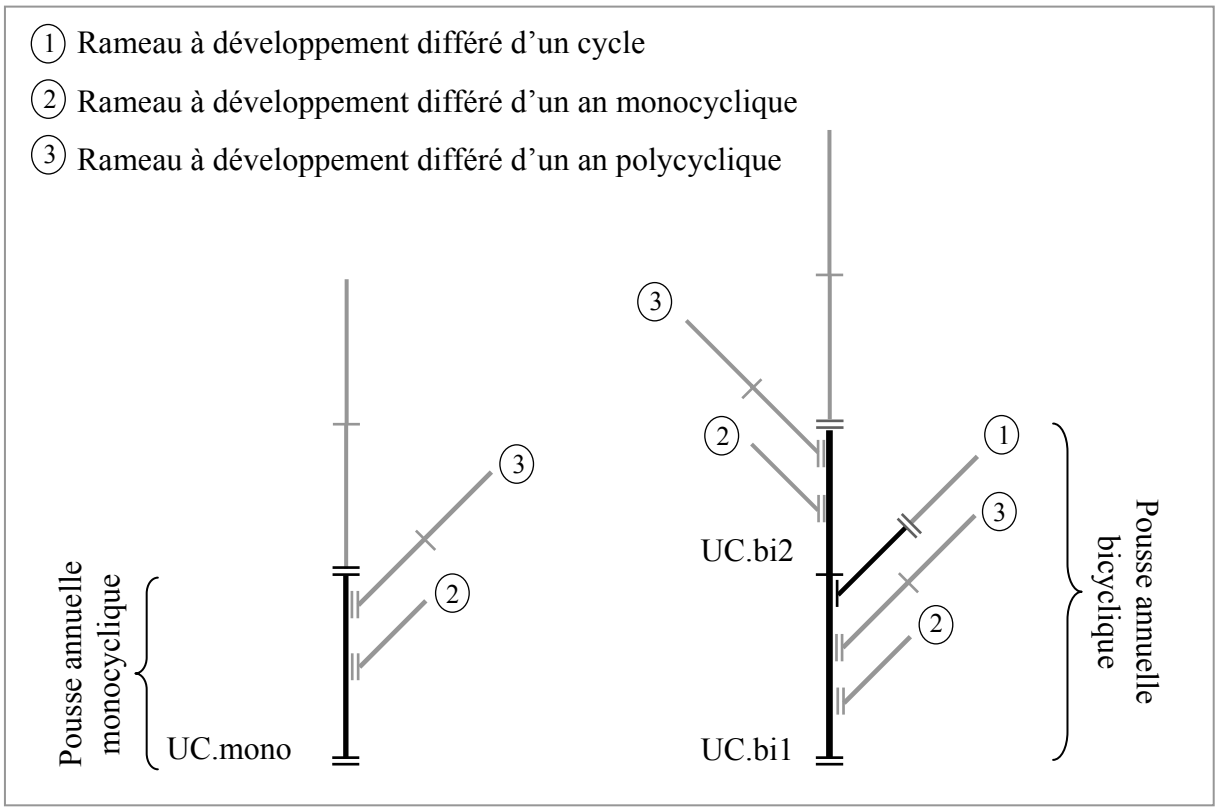


Planche 13. Les différents types de rameaux considérés dans la construction des séquences de ramification pour les UC.mono (PA monocycliques) et les UCbi.1 et UCbi.2 (PA bicycliques) mesurées chez le chêne rouge. Les rameaux différés d'un cycle (1) ne peuvent être présents que sur les UC.bi1 tandis que les rameaux différés d'un an mono- (2) ou polycycliques (3) peuvent être présents sur tous les types d'UC.

même année et sont alors qualifiés de rameaux différés d'un cycle. D'autres se mettent en place l'année suivante et sont alors qualifiés de rameaux différés d'un an. Dans d'autres cas, les rameaux latéraux peuvent se développer immédiatement à partir d'un méristème latéral sans que celui-ci ne présente de phase de repos. Il n'y a pas alors formation de bourgeon latéral et les rameaux issus de ce mode de ramification sont qualifiés de rameaux à développement immédiat (Caraglio et Barthélémy, 1997). Les rameaux immédiats se distinguent des rameaux différés par l'absence de cicatrice de cataphylle à leur insertion sur l'axe porteur (**pl. 12, fig. 3a**). Les rameaux différés d'un an se distinguent des rameaux différés d'un cycle par un nombre beaucoup plus élevé de cicatrices de cataphylles à leurs insertion (**pl. 12, fig. 3b**). Les UC.mono ne portent généralement que des rameaux différés d'un an, les UCbi.1 portent des rameaux différés d'un cycle et/ou d'un an tandis que les UC.bi.2 ne portent que des rameaux différés d'un an et/ou des rameaux immédiats (Guérard *et al.*, 2001 ; Nicolini *et al.*, 2000) ; (**pl. 13**).

Pour chaque UC ont été relevés :

- la longueur, au 1/2 centimètre près, mesurée de la première cataphylle à la base de l'unité de croissance jusqu'à la première cataphylle de l'unité de croissance suivante.

- le nombre total de nœuds. A la base et au sommet des UC, nous avons considéré les nœuds lorsque la longueur de l'entre-nœud sous-jacent devenait supérieure à 1 millimètre.

- le type d'organe foliaire associé à chaque nœud en distinguant les cicatrices de cataphylles de celles des feuilles assimilatrices.

- le type de production axillaire associé à chaque nœud : les bourgeons (ceux qui étaient tombés ou cassés et considérés comme bourgeons morts ont été distingués de ceux qui étaient toujours en place et visiblement vivants), les rameaux immédiats, les rameaux différés d'un cycle, les rameaux différés d'un an dont la PA édifiée l'année suivante en 1995 est monocyclique et les rameaux différés d'un an dont la PA est polycyclique. Le polycylisme représente pour le chêne rouge un gain de taille de la pousse annuelle et il constitue un des paramètres permettant d'apprécier la vigueur d'un axe (Dickson, 1994 ; Guérard *et al.*, 2001). Cette distinction entre rameaux différés d'un an mono- et polycyclique a été retenue pour localiser, sur la pousse annuelle porteuse, les rameaux les plus vigoureux en regard de ce critère.

- le statut mort ou vivant de l'apex.

Certains paramètres ont été déduits des précédents :

- le nombre total de rameaux par UC quelle que soit leur nature.

- la longueur moyenne des entre-nœuds des UC en divisant la longueur de l'UC par le nombre de nœuds la constituant.

- le rapport L.UCbi.1/L.PAbi qui correspond à proportion de l'UCbi.1 dans la longueur de la pousse annuelle bicyclique à laquelle elle appartient.

La nature morte ou vivante de l'apex pouvant avoir une influence sur les modalités de ramification (Ward, 1964 ; Harmer, 1993 ; Harmer et Baker, 1995 ; Chaar *et al.*, 1997 ; Nicolini *et al.*, 2000), les UC dont l'apex était nécrosé ont été écartées de l'analyse. D'autre part, seulement six des UC.bi2 des arbres d'*Ayzieu* et une des UC.bi2 des arbres de *Cestas* présentaient des rameaux immédiats ce qui constituait une modalité trop peu représentée pour être analysée et nous les avons également écartées de l'analyse.

En regard de ces différents tris et du taux de polycyclisme en 1994 (**tab. 1**), les effectifs finaux ayant servis à l'analyse sont de **24 UC.mono**, **68 UC.bi1** et **55 UC.bi2** pour le dispositif d'*Ayzieu* et de **8 UC.mono**, **33 UC.bi1** et **32 UC.bi2** pour le domaine de *Cestas*.

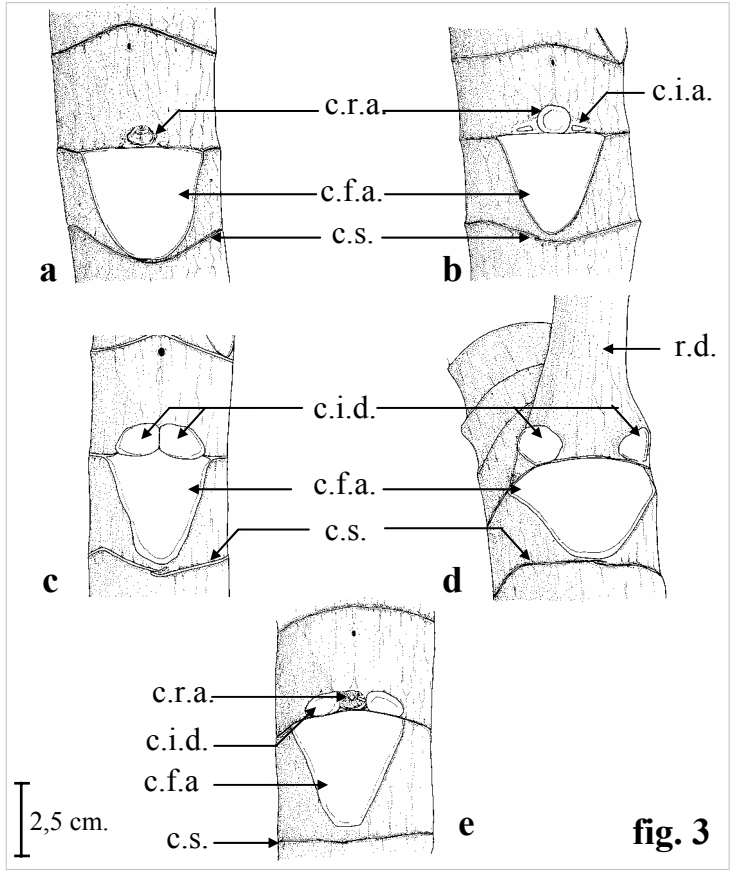
Tableau 1. Pourcentages de pousses annuelles, mono- bi- et tricyclique formées en 1994 sur l'axe principal des arbres du dispositif expérimental d'*Ayzieu* ou du domaine de Cestas.

	PA monocycliques	PA bicycliques	PA tricycliques
Dispositif d'*Ayzieu*	23.4	72.1	4.5
Domaine de *Cestas*	18.9	67.9	13.2

Les UC.mono des arbres de *Cestas* étant en trop petite quantité, l'utilisation de modèles statistiques pour caractériser la répartition des différents types de rameaux le long de l'UC n'a pas été possible. Seuls les modèles estimés à partir des séquences de ramification des UC.mono des arbres d'Ayzieu seront présentés. La structure des UC consécutives des pousses annuelles tricyclique n'a également pas été étudiée en regard du faible effectif.

1.1.4 Construction des séquences

Les UC ont été décrites nœud à nœud de leur sommet vers leur base. A chaque nœud, le type de production axillaire est codé de la manière suivante : (***0***) pour un bourgeon mort ou latent, (***1***) pour un rameau différé d'un cycle, (***2***) pour un rameau différé d'un an monocyclique et (***3***) pour un rameau différé d'un an polycylique (**pl. 13**).



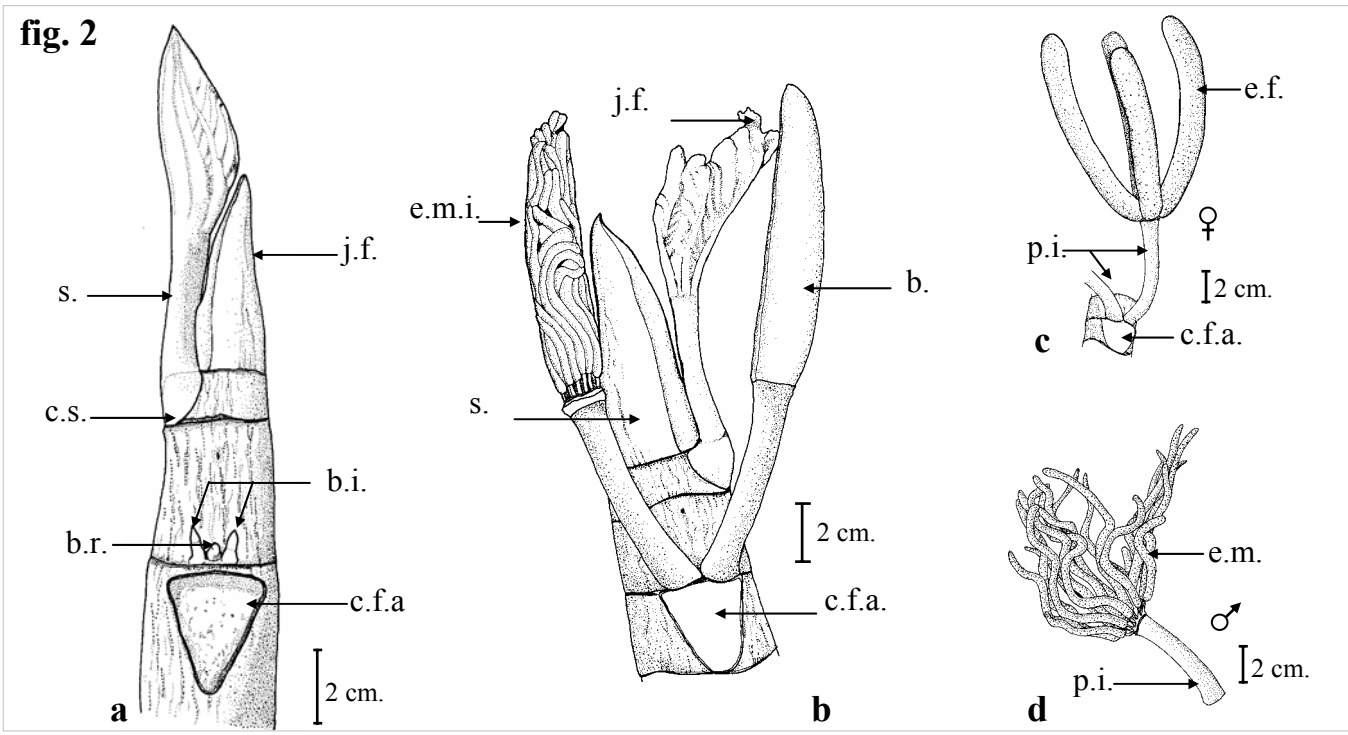


Planche 14. Architecture et morphologie de *Cecropia obtusa* Trécul (Cecropiaceae).

Figure 1. *C. obtusa* croît selon le modèle architectural de Rauh (axes orthotropes, ramification rythmique et floraison latérale).

Figure 2. Trois bourgeons sont visibles à l'aisselle des jeunes feuilles (**a**). Les bourgeons situés de part et d'autre du bourgeon central peuvent développer des inflorescences constituées d'un ensemble d'épis (**b**). Les inflorescences non matures sont protégées par une bractée engainante. L'espèce est dioïque : les inflorescences femelles comportent 4 épis (**c**) tandis que les inflorescences mâles sont constituées de 12 à 15 épis (**d**) de plus petite taille. j.f. = jeunes feuilles ; c.f.a. = cicatrice de feuille axillante ; s. = stipule (calyptre) ; c.s. = cicatrice de stipule ; b.r. = bourgeon à l'origine des rameaux ; b.i. = bourgeon à l'origine des inflorescences ; e.f. = épi femelle ; e.m. = épi mâle ; b. = bractée ; e.m.i. = épi mâle immature (la bractée protectrice a été retirée) ; p.i. = pédoncule inflorescentiel.

Figure 3. Exemples de cicatrices résultant du fonctionnement des bourgeons axillaires. (**a**) rameau avorté et bourgeons inflorescentiels non développés ; (**b**) rameau avorté et inflorescences avortées ; (**c**) rameau non développé et inflorescences développées ; (**d**) rameau développé et inflorescences développées ; (**e**) rameau avorté et inflorescences développées. c.r.a. = cicatrice de rameau avorté ; r.d. = rameau développé ; c.i.a. = cicatrice d'inflorescence avortée ; c.i.d. = cicatrice d'inflorescence développée ; c.s. = cicatrice de stipule ; c.f.a. = cicatrice de feuille axillante.

1.2 *Cecropia obtusa* Trécul (Cecropiaceae, C.C. Berg).

1.2.1 Caractéristiques générales du genre et de l'espèce étudiée

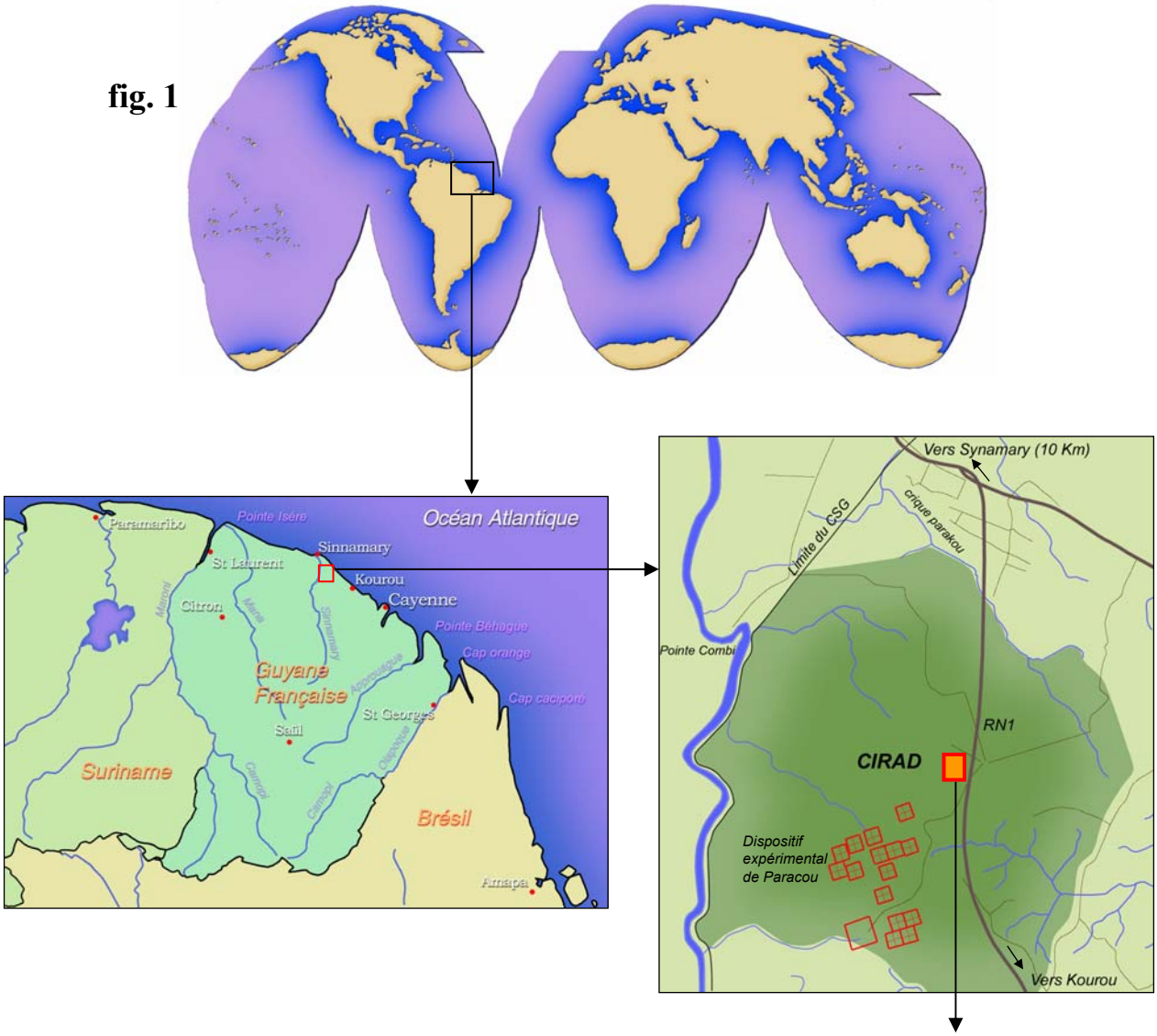
Les individus de *Cecropia obtusa* se développent selon le modèle architectural de Rauh (Hallé *et al.*, 1978). Les axes sont orthotropes, à sexualité latérale et à ramification rythmique (**pl. 14, fig. 1**). La phyllotaxie est alterne spiralée d'indice 3/7. Les feuilles sont stipulées, entières lorsque l'arbre est jeune, puis deviennent palmatilobés (6 à 8 lobes) aux stades ultérieurs. La face adaxiale est vert foncé tandis que la face abaxiale est recouverte par un court feutrage trichomal blanc. C'est une espèce dioïque à floraison latérale. Trois bourgeons sont présents à l'aisselle des feuilles (**pl. 14, fig. 2a**). Le bourgeon central est potentiellement à l'origine de la ramification. Les deux autres bourgeons, situés de part et d'autre, correspondent à deux axillaires proximaux du bourgeon central et peuvent être à l'origine des inflorescences. Ces dernières s'organisent par paires et sont constituées chacune d'un ensemble d'épis. Les épis non matures sont protégés par une bractée engainante dont ils se libèrent au moment de l'anthèse (**pl. 14, fig. 2b**). Les inflorescences femelles comportent 4 épis (**pl. 14, fig. 2c**) tandis que les inflorescences mâles sont constituées de 12 à 15 épis (**pl. 14, fig. 2d**) de plus petite taille (Trécul, 1847 ; Touzet, 1993).

La stipule engainante, ou calyptre, présente à chaque nœud, laisse en tombant du rameau une cicatrice caractéristique en anneau qui permet de localiser les entre-nœuds jusqu'à la base de l'arbre. Le développement fréquent de racines échasses rend toutefois difficile et incertaine la localisation des entre-nœuds les plus proches des cotylédons. Après abscission, les deux pédoncules inflorescentiels laissent deux cicatrices caractéristiques identifiables *a posteriori* sur l'ensemble des parties de l'arbre (**pl. 14, fig. 3c**). Certaines inflorescences peuvent être abortives et tombent avant l'anthèse. Elles laissent alors des cicatrices de petite taille, ce qui permet de les différencier des cicatrices d'inflorescences totalement développées. Les rameaux peuvent également avorter à un stade précoce alors que le bourgeon commence son expansion et laissent ainsi de petites cicatrices circulaires (**pl. 14, fig. 3a)**. Bien qu'on observe principalement une alternance entre rameaux et inflorescences le long d'un axe (Barthélémy, 1988), toutes les combinaisons de cicatrices de rameaux et d'inflorescences sont observables (rameau avorté et inflorescences avortées, rameau avorté et inflorescences développées... ; (**pl. 14, fig. 3**).

1.2.2 Site d'étude

Les arbres étudiés proviennent d'une régénération naturelle située à l'entrée du dispositif de Paracou (5°18 N, 52°55 O) mis en place par le Cirad-Forêt en Guyane française à une quarantaine de kilomètres de Kourou (**pl. 15, fig. 1**). Sur le site d'étude, *Cecropia obtusa* Trécul était accompagné de *C. palmata* Willd. et de *C. sciadophylla* Mart. La Guyane est

fig. 1



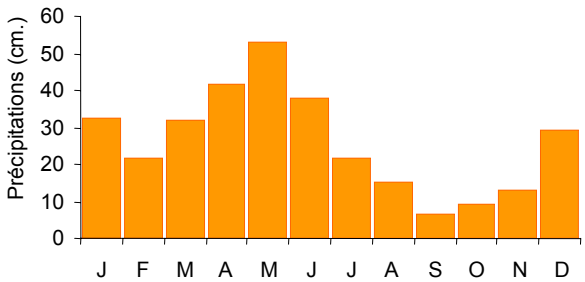


fig. 2

Planche 15. Localisation du site d'étude de *Cecropia obtusa* et pluviométrie.

Figure 1. Localisation géographique du site d'étude en Guyane française.

Figure2. Pluviométrie moyenne établie pour 10 années sur la station ECEREX (ECologie-ERosion-Expérimentations ; d'après Sarrailh, 1992)

soumise à des variations saisonnières rythmées par une saison sèche de trois mois de mi-août à mi-novembre et par une saison humide les 9 autres mois (Boyé *et al.*, 1979) ; (**pl. 15, fig. 2**). Une petite saison sèche irrégulière peut se manifester certaines années aux alentours du mois de mars.

1.2.3 Protocole de mesure et paramètres mesurés

En septembre 2000, trente arbres ont été étudiés, dont 18 mâles et 12 femelles. Tous les arbres étaient occupés par *Azteca alfari* Emery (de couleur gris anthracite à noir) ou *Azteca traili* Emery (de couleur jaune pâle à miel), seules espèces de fourmis associées à *C. obtusa* (Belin-Depoux *et al.*, 1997).
Les arbres présentaient de 3 à 5 étages de branches sur l'axe principal. Ce dernier a été qualifié d'axe d'ordre 1 (A1), tandis que les branches portées par l'axe principal étaient qualifiées d'axe d'ordre 2 (A2) et ainsi de suite jusqu'à l'ordre 4. La circonférence du tronc à 1m30 a été relevée sur l'arbre sur pied et le diamètre en a été déduit sous l'hypothèse d'une section transversale circulaire. La hauteur totale de l'arbre et de la première branche développée (en place ou élaguée) ont été relevées sur l'arbre abattu.

L'ensemble des axes formant le système aérien ramifié a été décrit pour 10 arbres tandis que seul l'axe principal (A1) a été mesuré chez les 20 autres. En raison du développement fréquent de racines échasses qui rendent l'observation difficile vers la base de l'arbre, le nombre de nœuds séparant les cotylédons du premier nœud mesuré est incertain (**pl. 16, fig. 1**).

Chaque axe a été décrit comme une séquence d'événements, où le rang du nœud constitue le paramètre d'index. Pour chacun des métamères des axes étudiés 3 variables ont été relevées (**pl. 16, fig. 2**) :

- La longueur de l'entre-nœud en millimètres

- Le type de production axillaire associé au bourgeon central en retenant les modalités suivantes : (0) pas de rameau, (1) rameau avorté et (2) rameau développé (les rameaux morts ou élagués étant inclus dans cette catégorie)

- Le type de production axillaire associé aux bourgeons latéraux : (0) pas d'inflorescence, (1) inflorescences avortées et (2) inflorescences développées.

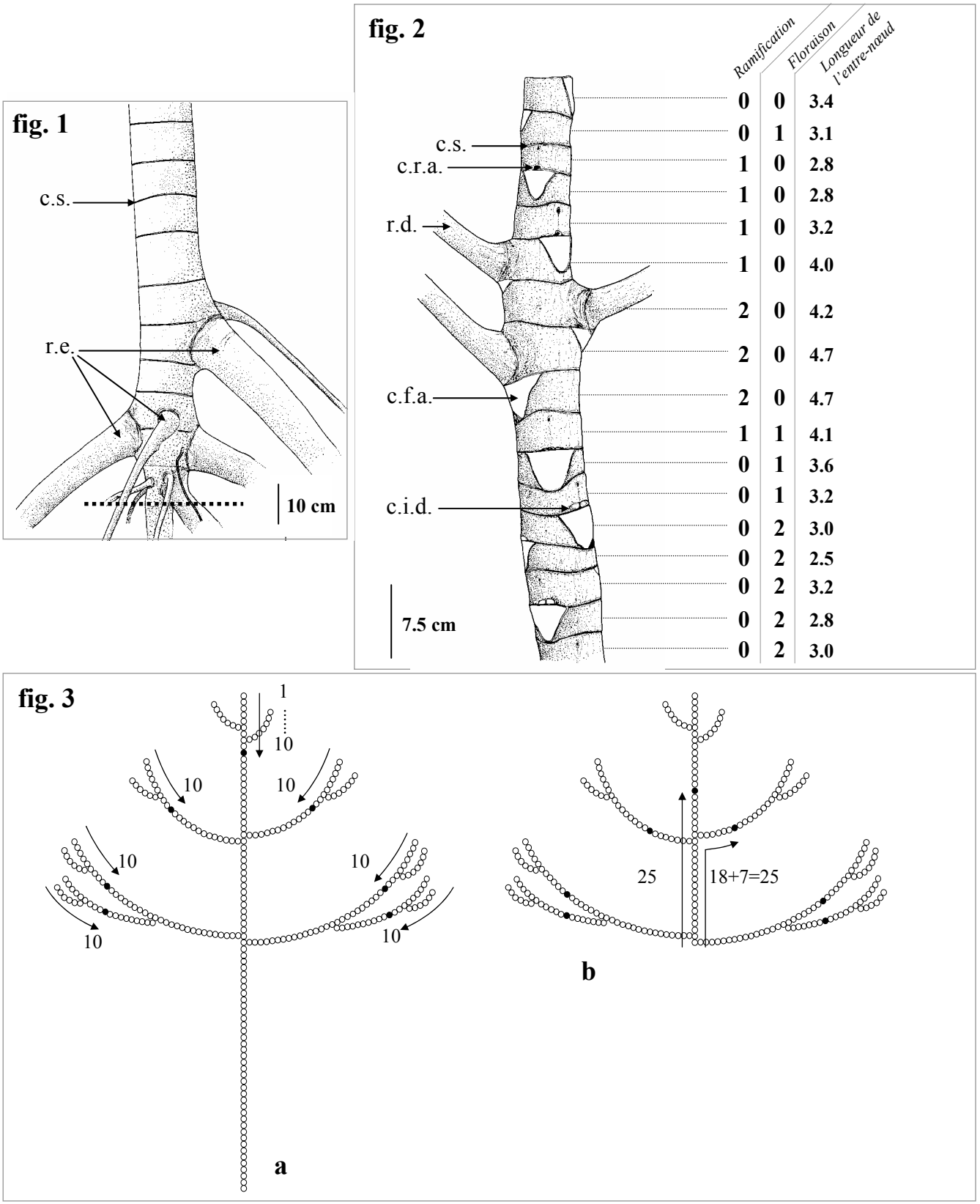


Planche 16. Construction des séquences de floraison, de ramification et d'allongement chez *Cecropia obtusa.*

Figure 1. Développement de racines échasses à la base de l'arbre. Les pointillés représentent la limite à partir de laquelle il devient difficile de localiser les nœuds. c.s = cicatrice de stipule ; r.e. = racine échasse.

Figure 2. Un axe est décrit comme une séquence d'entre-nœuds ou les variables mesurées sont : les types de production axillaire (correspondant aux bourgeons à l 'origine des rameaux ou des inflorescences) avec 0 = structure non développée, 1 = structure avortée et 2 = structure développée. c.s. = cicatrice de stipule ; c.r.a. = cicatrice de rameau avorté ; r.d. rameau développé ; c.f.a. = cicatrice de feuille axillante ; c.i.d. = cicatrice d'inflorescence développée.

Figure 3. Modes d'indexation des nœuds en fonction de leur position sur l'axe. (**a**) Pour comparer les valeurs prises par les variables " productions axillaires ", les nœuds sont indexés par leur position depuis le sommet de l'axe. (**b**) Pour comparer les valeurs prises par la variable "longueur de l'entre-nœud " les nœuds de l'A1 sont indexés depuis l'insertion de la première branche et l'index des A2 débute à l'index du nœud porteur de l'A1 +1. Les nœuds représentés en noir ont, suivant le mode d'indexation, le même index.

1.2.4 Sens de description des séquences

Pour un axe donné, les valeurs prises par les variables qualitatives « productions axillaires », sont indexées en fonction de la position du nœud auxquelles elles sont associées au sein de l'axe décrit. Afin de comparer la synchronisation des événements (floraison et ramification) sur un ensemble d'axes provenant du même arbre où d'arbres différents nous avons choisi d'indexer les valeurs en fonction du rang du nœud associé depuis le sommet de chaque axe (**pl. 16, fig. 3a**). L'index 1, qui correspond au dernier entre-nœud présent sur tous les axes, correspond à un même moment temporel : celui ou les arbres ont été mesurés, lors du mois de septembre 2000 (les mesures ayant duré 2 semaines). Sous l'hypothèse que les nœuds des axes comparés sont émis au même rythme, on peut considérer que les nœuds ayant un même index se sont mis en place en même temps. Si les nœuds des axes comparés sont émis à des rythmes différents, alors cette adéquation entre topologie et chronologie disparaît plus ou moins vite avec l'incrémentation de l'index.
Dans le cas de la variable quantitative « longueur de l'entre-nœud », les A2 d'un même arbre seront comparés à l'A1 selon le principe suivant : les nœuds de l'A1 sont indexés depuis l'insertion de la première branche élaguée ou vivante (qui définie la base du houppier) vers le sommet de l'arbre. L'index des A2 débute à (index du nœud porteur de l'A1) +1 (**pl. 16, fig. 3b**).

La régularité d'expression et le synchronisme des phénomènes de floraison et de ramification sur les différents axes d'un individu donné ont été étudiés à partir des 10 arbres décrits entièrement. Nous présenterons les résultats concernant un arbre caractéristique. Les résultats obtenus au niveau du peuplement proviennent de l'analyse de l'axe principal des 30 individus.

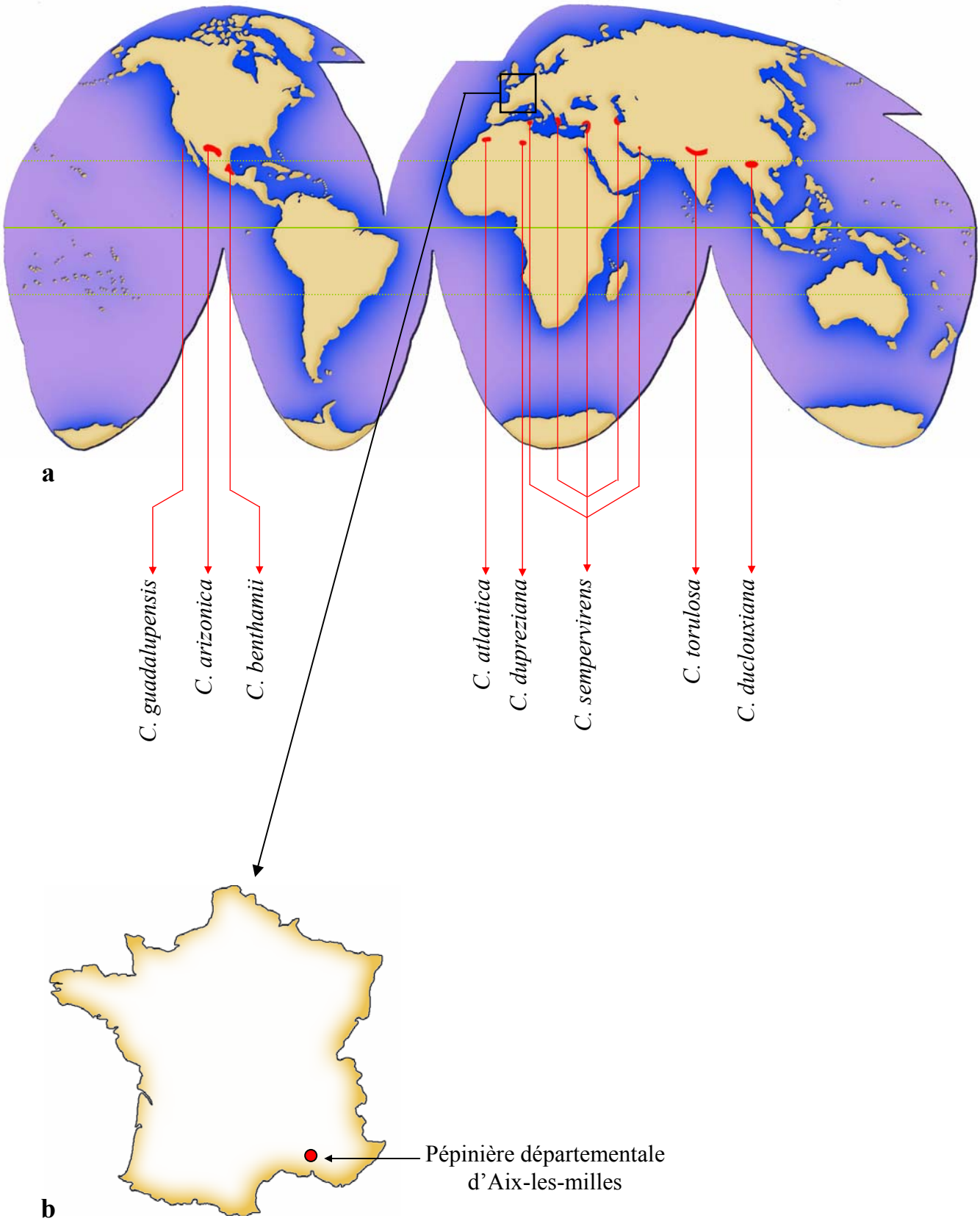


Planche 17. Aire de répartition naturelle des différentes espèces de cyprès étudiées et dispositif d'étude en France.

(a) Aire de répartition naturelle (en rouge) des huit espèces de cyprès étudiées.

(b) Localisation de la pépinière d'Aix-les milles ou les arbres ont été élevés.

1.3 Le genre *Cupressus* L. (Cupressaceae, Rich. Ex Bartl.)

1.3.1 Espèces étudiées et aires de répartition (pl. 17, a)

L'aire de répartition du genre *Cupressus* se trouve en zone tempérée chaude de l'hemisphère Nord (**pl. 17, a**). Il est présent dans la région circum-méditerrannéene, l'Amérique du Nord et l'Asie (Debazac, 1964 ; Allemand, 1979). Les cyprès n'ont pas d'exigences édaphiques particulières et on peut les trouver sur des types de sols très variés. On rencontre cependant de grandes différences de sensibilité à la sécheresse et au froid (Ducrey *et al.*, 1999).

On dénombre 25 taxons identifiés et décrits au moins une fois en tant qu'espèce. Ces taxons sont considérés comme espèces, espèces affines, sous-espèces ou simple variétés (Ducrey *et al.*, 1999). Deux grands groupes sont distingués : le groupe nord-américain et le groupe eurasien, ce dernier étant subdivisé en trois zones, la Chine, l'Himalaya et la Méditerranée.
Huit espèces ont été retenues dans le cadre de cette étude : ***C. arizonica*** Greene, ***C. benthamii*** Endl., ***C. guadalupensis*** S. Watson, ***C. sempervirens*** L., ***C. dupreziana*** A. Camus, ***C. atlantica*** Gaussen, ***C. torulosa*** D. Dan ex Lamb. et ***C. duclouxiana*** B. Hickel.

- L'aire de répartition naturelle de *C. arizonica* s'étend, aux Etats-Unis, des montagnes du nouveau Mexique et du Texas, à celles de l'Arizona (Arbez, 1987), où il occupe des forêts presque pures situées entre 1000 et 1500 mètres d'altitude. Il se trouve également au Mexique, jusqu'à 2200 mètres d'altitude, dans les régions de Chihuahua et Coahuila (Joubert et Burollet, 1934 ; Debazac, 1964 ; Hames, 1980). En France, il a été introduit comme essence d'ornement ou pour la formation de haies brise-vent (Arbez, 1987).

- *C. benthamii* est présent dans une région relativement réduite du Mexique, vers 2000 mètres d'altitude, dans les Etats de Hidalgo, Vera Cruz et Puebla (Debazac, 1964). Cette espèce est quelquefois considérée comme une variété de *C. lusitanica* Mill. : *C. lusitanica var. benthamii* (Endl.) Carrière.

- *C. guadalupensis* est endémique de l'île de Guadalupe au large de la basse Californie (Mexique) ; (Debazac, 1964 ; Ducrey *et al.*, 1999). Cette espèce est quelquefois considérée comme une variété de *C. macrocarpa* Hartw. : *C. macrocarpa var. guadalupensis* Mast.

- *C. sempervirens* forme des peuplements naturels dans le nord de la Perse (Iran) mais aussi en Syrie, en Turquie, à Chypre et dans de nombreuses îles grecques (Crête, Samos, Rhodes…) ; (Ducrey *et al.*, 1999). Il est probablement originaire des montagnes de la Perse septentrionale (Debazac, 1964). Deux formes principales ont été distinguées :

horinzontalis, à branches étalées et *fastigiata*, à branches dressées, donnant une cime étroite et dense. Plusieurs formes intermédiaires ont été caractérisées (Grosfeld, 2001).

- *C. dupreziana*, ou Cyprès de Duprez, est présent dans le tassili des Ajjers, l'oued Tamrit, sous forme d'arbres reliques très âgés et sans traces de régénération naturelle (Barry *et al.*, 1970).

- *C. atlantica* est présent dans le haut Atlas marocain, entre 1100 et 2200 m d'altitude dans les forêts de l'Arhbar et de Tizzi de la vallée de l'oued N'Fis (Ducrey *et al.*, 1999).

Ces deux dernières espèces de cyprès, situées en Afrique du Nord, sont parfois considérées comme deux variétés de *C. sempervirens* : *C. sempervirens* var. *atlantica* (Gaussen) Silba et *C. sempervirens* var. *dupreziana* (A. Camus) Silba.

- *C. torulosa* est originaire de l'Ouest de l'Himalaya occidental entre 1700 et 3000 mètres d'altitude et dans l'ouest de la Chine entre 1700 et 2700 mètres d'altitude. Peu introduit en Europe, il est présent dans les régions les plus tempérées du sud de l'Angleterre, dans le midi et dans l'Ouest de la France (Ducrey *et al.*, 1999).

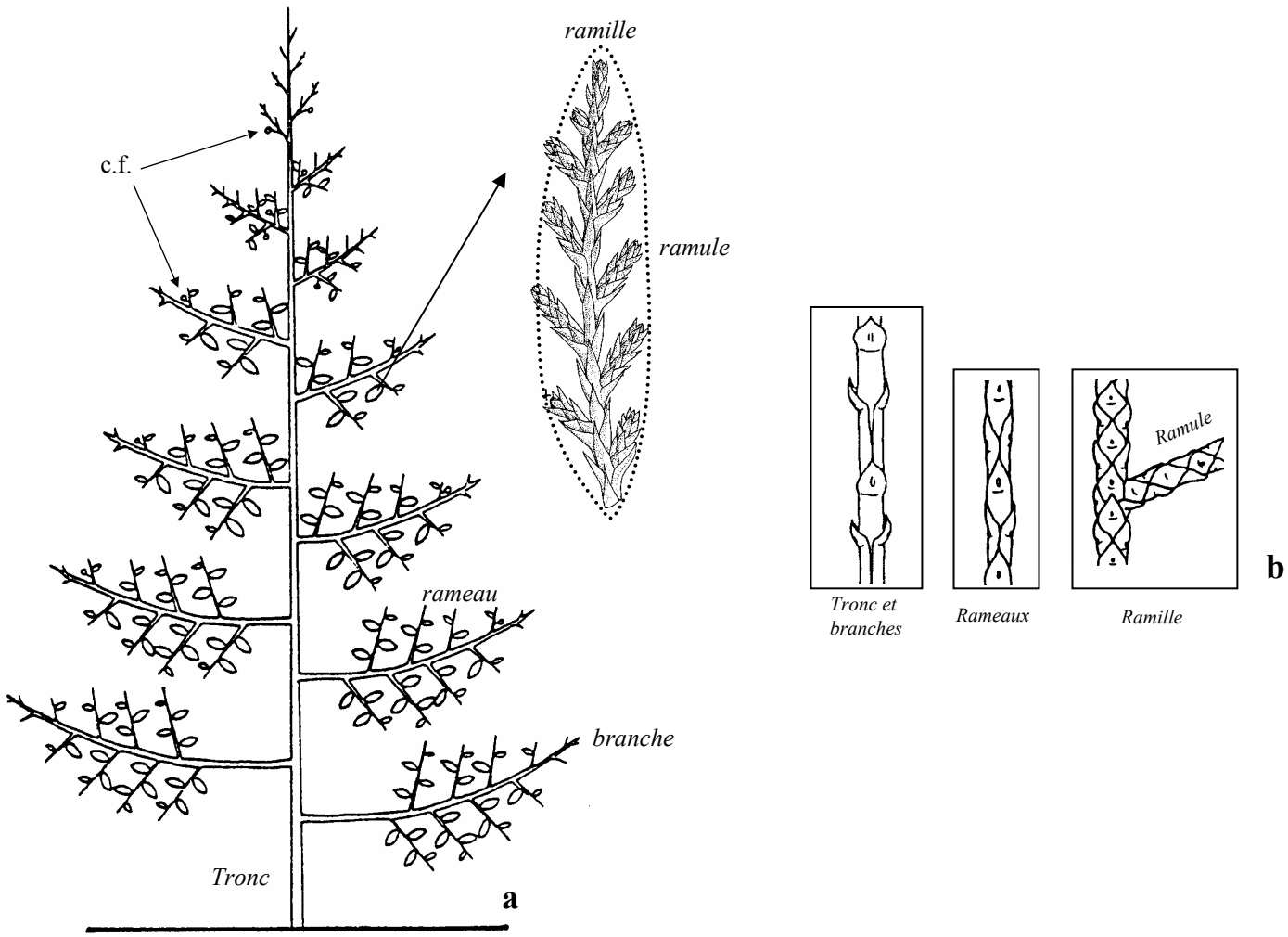
- *C. duclouxiana* B. Hickel est disséminé dans les forêts tempérées entre 1000 et 2000 m d'altitude dans l'ouest de la Chine et plus particulièrement dans les provinces du Yunnan, Sichuan, Si Kang et Gansu (Debazac, 1964 ; Ducrey *et al.*, 1999).

1.3.2 Morphologie générale et développement

1.3.2.1 Cotylédons, phyllotaxie et types de feuilles

Le nombre de cotylédons est variable selon les espèces. Généralement de deux pour les espèces européennes, nord-africaines et la plupart des cyprès asiatiques, il est de 3 à 6 pour les espèces américaines. Pour toutes les espèces, le premier nœud produit après les cotylédons porte le même nombre de feuilles. Les nœuds suivants, le nombre de feuilles peut être identique, le double ou moins du double. La croissance du tronc est ensuite associée à une décroissance du nombre de feuilles par nœud et la phyllotaxie opposée décussée caractérise tous les axes de la plante adulte chez toutes les espèces (Camefort, 1956 ; Barthélémy *et al.*, 1999).

Parallèlement à l'évolution de la phyllotaxie, on observe des modifications de la morphologie des feuilles du stade juvénile au stade adulte. De manière générale, la proportion de la partie libre des feuilles diminue au profit de la portion adhérente (Grosfeld, 2001).



Tronc	Branche	Rameau	Ramille	Ramule
Croissance continue, indéfinie, orthotrope	Croissance continue, indéfinie, orthotrope	Croissance continue, définie à moyen terme	Croissance continue, définie à court terme	Croissance continue, définie à court terme
Direction de croissance verticale	Direction de croissance variable	Sans direction de croissance précise	Sans direction de croissance précise	Sans direction de croissance précise
Phyllotaxie verticillée par 4, ou/puis par 3 puis opposée-décussée	Phyllotaxie verticillée par 3, ou/puis opposée-décussée	Phyllotaxie verticillée par 3, ou/puis opposée-décussée	Phyllotaxie verticillée par 3, ou/puis opposée-décussée	Phyllotaxie opposée-décussée
Feuilles aciculaires puis décurrentes, squamiformes, appliquées, à l'extrémité non complètement adhérentes, et pointues	Feuilles aciculaires puis décurrentes, squamiformes, appliquées, à l'extrémité non complètement adhérentes, et pointues	Feuilles aciculaires puis décurrentes, squamiformes, appliquées, charnues, plus longues que large	Feuilles aciculaires puis décurrentes, squamiformes, appliquées, charnues, plus longues que large	Feuilles squamiformes, appliquées, charnues, plus longues que large
Ramification monopodiale, immédiate et diffuse	Ramification monopodiale, immédiate et diffuse	Ramification monopodiale, immédiate et diffuse	Ramification monopodiale, immédiate et diffuse	Ramification sympodiale après la chute d 'un cône mâle
Pas de sexualité	Pas de sexualité	Pas de sexualité	Cônes mâles en position terminale	Cônes femelles ou mâles en position terminale

c

Planche 18. Unité architecturale de *Cupressus arizonica* Greene (Cupressaceae), d'après Flamant (1996).
(**a**) Schéma d'un arbre au stade de l'unité architecturale présentant 5 catégories d'axes différentes : le tronc, les branches, les rameaux, les ramilles et les ramules. (**b**) Dessin de détail des formes des feuilles des 5 catégories d'axes. (**c**) tableau descriptif des 5 caractéristiques morphologiques des 5 catégories d'axes. c.f. = cônes femelles.

1.3.2.2 Mode de croissance

La croissance des tiges chez le cyprès est potentiellement continue (Pillai, 1963 ; Camefort, 1956). Elle est cependant fortement influencée par les conditions du milieu et des ralentissements de croissance ou de véritables arrêts s'observent lorsque les conditions sont limitantes (températures hivernales basses ou température élevées) ; (Bouroulet, 1994). Des variations intra- et inter- spécifiques peuvent s'observer pour la phénologie de la reprise de croissance ainsi que dans la durée de repos ou la diminution du taux de croissance en hiver ou en été. A l'échelle de l'individu, le taux de croissance peut être différent selon le type d'axe considéré (Bouroulet, 1994).

Pour l'ensemble du genre *Cupressus*, les bourgeons sont nus et ne sont pas protégés par des feuilles dont la morphologie est modifiée (Courtot et Baillaud, 1961a ; Zobel, 1983 ; Harry, 1987). Il est très difficile de localiser *a posteriori* les arrêts de croissance et de délimiter les pousses annuelles ou d'éventuelles unités de croissance. Dans certains cas on peut visualiser un rétrécissement de la longueur des entre-nœuds qui traduit soit un arrêt complet soit un ralentissement de croissance (Rouane, 1979 ; Bouroulet, 1994 ; Grosfeld, 2001). Pour ces raisons il est indispensable de réaliser un suivi de croissance annuel si l'on veut prendre en compte les pousses annuelles dans la description architecturale.

1.3.2.3 Mode de ramification

Les cyprès ne présentent pas de véritables étages de branches, celles-ci étant disposées tout au long de l'axe. Tous les nœuds ne sont cependant pas ramifiés et la ramification est qualifiée de diffuse. Le développement des branches est immédiat et les méristèmes latéraux se développent sans subir de phase de repos prolongée.

1.3.3 Architecture et développement

Une partie de ce travail reposant sur l'échantillonnage de plusieurs catégories d'axes au sein d'arbres au stade de l'unité architecturale, une attention toute particulière a été apportée à la description de l'architecture. Cette description repose sur le travail d'Edelin (1977), Ducatillion *et al.* (1995), Flamant (1996) et Grosfeld (2001) qui ont travaillé respectivement sur le développement architectural de *C. sempervirens* et de *C. arizonica*. D'autres observations issues du travail de Mazurek (1996) et de la synthèse de Barthélémy *et al.* (1999) sont apportées en complément. *C. sempervirens* est pris comme exemple et les caractères particuliers d'autres espèces de cyprès sont signalés.

1.3.3.1 Architecture élémentaire

L'unité architecturale du cyprès est constituée de cinq catégories d'axes (**pl. 18**). Elle est assez homogène pour l'ensemble du genre. Le tronc (A1) est orthotrope, à croissance continue, indéfinie et à développement monopodial. Il est lignifié, ne porte jamais de cônes et porte des feuilles avec une extrémité libre. La phyllotaxie est verticillée avec plus de deux

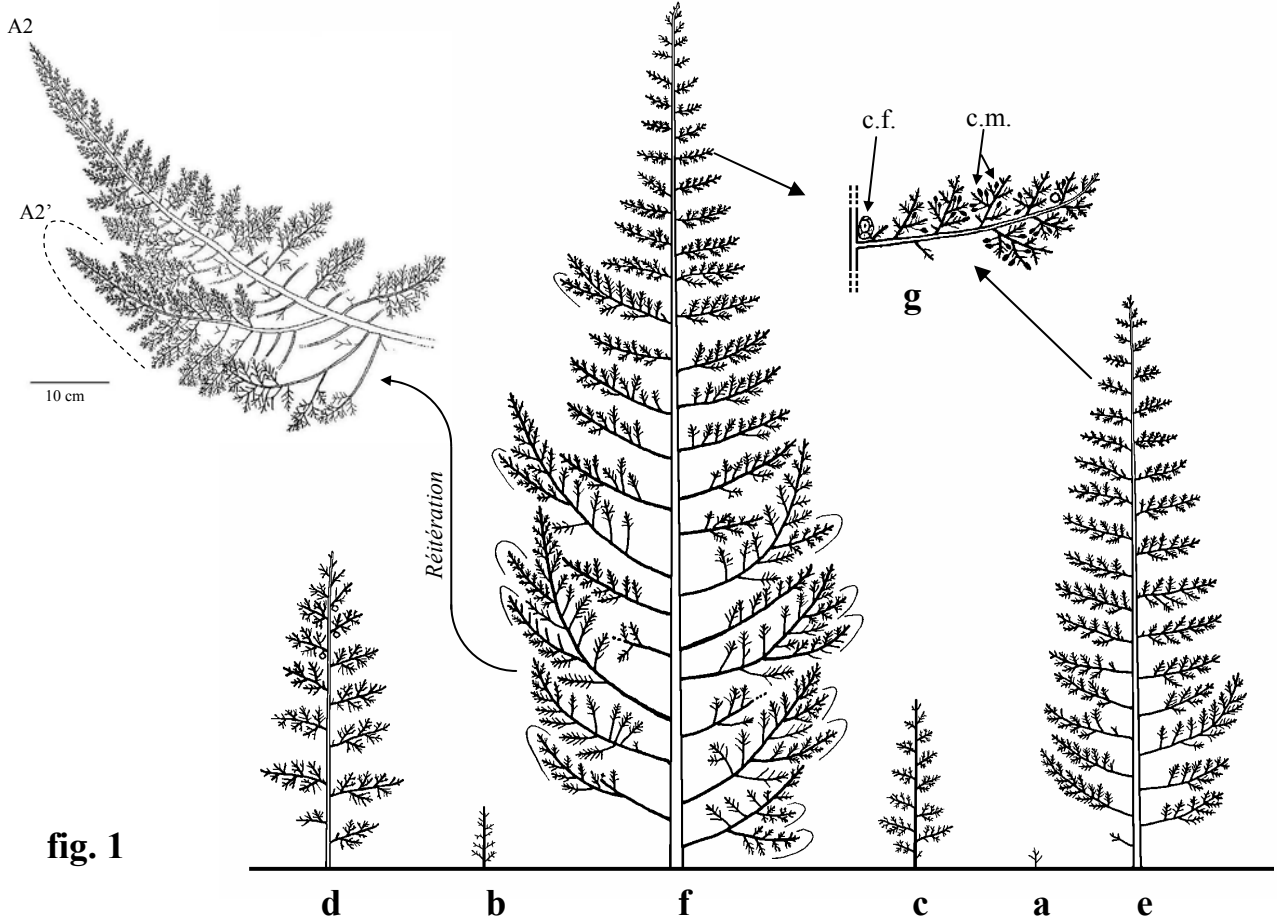


fig. 1

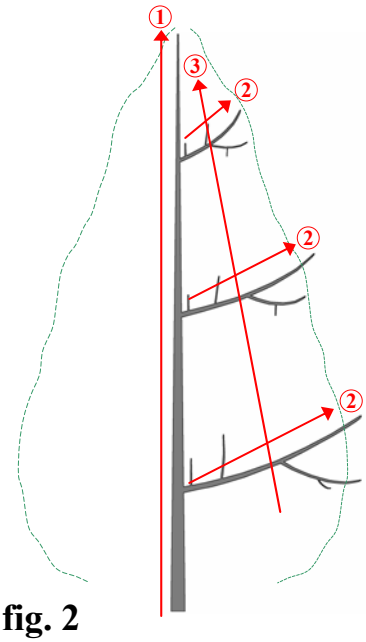


fig. 2

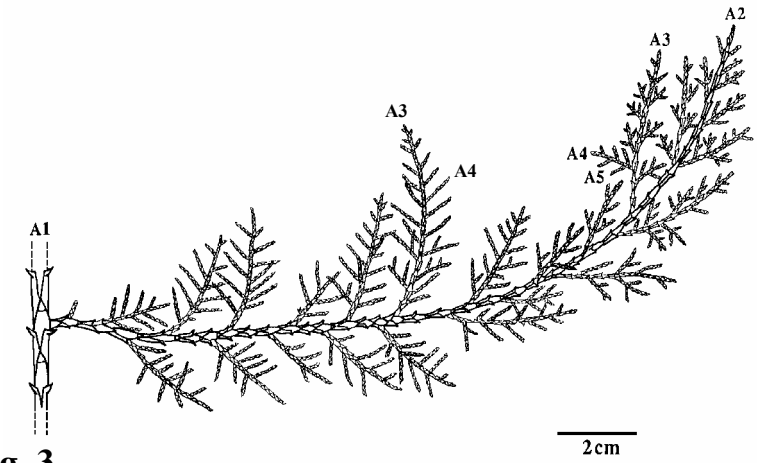


fig. 3

Planche 19. Séquence de développement de *Cupressus sempervirens* et gradients morphogénétiques.

Figure 1. Séquence de développement de *C. sempervirens* (d'après Grosfeld, 2001). (**a**) La plantule issue de la germination est constituée de deux ordres de ramification. (**b**) Développement du tronc et de la ramification séquentielle. (**c**) L'arbre jeune est constitué de 4 ordres de ramification. (**d**) Lorsque la plante est constituée de 5 ordres de ramification les premières structures reproductrices apparaissent. (**e**) et (**f**) les stades ultérieurs sont caractérisés par l'apparition de la réitération localisée dans un premier temps vers les parties basses de l'arbre. (**g**) Détail d'un rameau portant un cône femelle (c.f.) et des cônes mâles (c.m.).

Figure 2. Exemples de gradients que l'on peut étudier au sein de l'architecture de l'arbre. (**1**) Évolution des caractéristiques des A2 portés le long de l'axe principal. (**2**) Évolution des caractéristiques des A3 en fonction de leur position su l'A2 poteur. (**3**) Évolution des caractéristiques des A3 en fonction de leur position sur l'A2 et de la position de l'A2 sur l'A1.

Figure 3. Évolution de la morphologie des A3 en fonction de leurs insertion sur l'A2 (d'après Grosfeld, 2001). Bien qu'ils soient les plus âgés, les premiers A3 apparus sur l'A2 sont petits et peu ramifiés. Ils sont similaires aux axes portés en ordre 4 plus loin sur l'A2.

feuilles par nœud aux stades jeunes et devient opposée décussée au stade adulte. Les branches (A2) montrent les mêmes caractéristiques que le tronc en dehors du fait qu'elles s'élaguent à long terme. Les premières branches qui apparaissent sur le tronc montrent, après une première paire de préfeuilles, une phyllotaxie verticillée qui devient relativement rapidement opposée décussée. Les branches situées plus haut sur le tronc sont directement à phyllotaxie opposée décussée. Les branches peuvent être pratiquement horizontales et rectilignes (*C. macrocarpa*), essentiellement courbes et redressées (*C. dupreziana*) ou peuvent présenter, pour une même espèce, une large gamme d'orientations et de géométries d'un individu à l'autre (*C. sempervirens*, *C. arizonica*). Les A3 sont faiblement lignifiés, ont une croissance définie et s'élaguent à moyen terme. Ils portent des feuilles décurrentes et imbriquées, la plupart du temps opposées décussées même sur l'arbre jeune. Les A4 et les A5 ne sont pas lignifiés, portent des feuilles imbriquées et largement adhérentes et assurent l'essentiel des fonctions photosynthétiques et reproductrices de l'arbre. Ils forment des systèmes ramifiés qui meurent et s'élaguent d'un bloc. Les A4 peuvent porter les A5 dans toutes les directions de l'espace (*C. arizonica* ou *C. macrocarpa*) ou dans un plan (*C. dupreziana* et la plupart des espèces asiatiques). Les cônes sont essentiellement portés par les A5 en position terminale. Les cyprès sont monoïques. Les cônes femelles sont ligneux à coriaces et leurs écailles en forme de clou présentent généralement un mucron central. Les A5 porteurs de cônes femelles sont, le plus souvent, portés directement par un A3. Les A5 porteurs de cônes mâles sont portés par un A4 (certains A4 peuvent eux même porter parfois un cône mâle). Après avoir produit un cône mâle, l'axe porteur (A5) peut produire latéralement un axe relais très court qui pourra produire à son tour, la saison suivante, un nouveau cône mâle terminal.

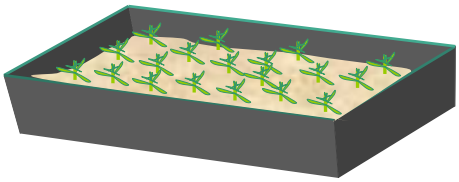
1.3.3.2 Séquence de développement

Dans de bonnes conditions de croissance (ex : pépinière) une plantule de cyprès peut édifier jusqu'à trois ordres de ramification dès la première saison de végétation. Sur de tels individus, la phyllotaxie est verticillée et les feuilles sont juvéniles (non complètement adhérentes avec une longue extrémité libre). Puis, lorsque l'arbre grandit, une quatrième catégorie d'axe apparaît. Ce stade est généralement associé à l'apparition des premiers cônes femelles, tandis que les cônes mâles apparaissent plus tard dans l'organogenèse quand cinq catégories d'axes sont régulièrement produites. A ce stade, l'arbre exprime son architecture élémentaire ou « unité architecturale » et peut rester dans cet état plusieurs années. Plus ou moins rapidement, l'arbre duplique partiellement son architecture au cours du processus de réitération. Les A3 situés sur les branches basses deviennent plus vigoureux et acquièrent progressivement les mêmes caractéristiques que les A2 qui les portent. Les axes portés en ordre 4 ont les caractéristiques d'A3 et les axes portés en ordre 5 et 6 correspondent à des A4/A5. Par la suite, la réitération va progressivement affecter toutes les parties de l'arbre (**pl. 19, fig. 1**).

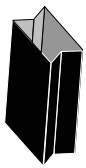
1.3.3.3 Gradients et répartition des catégories d'axes au sein de l'architecture

Le Cyprès, en raison de sa croissance potentiellement continue et de sa ramification diffuse, exhibe de nombreux gradients de vigueur ou de forme. Ces gradients morphogénétiques peuvent s'exprimer à divers niveaux. On peut considérer par exemple l'évolution des caractéristiques des A2 le long de l'axe principal, des A3 le long des A2, ou bien des A3 en fonction de leur position sur l'A2 et de la position de l'A2 sur l'A1 (**pl. 19, fig. 2**). Afin de mieux comprendre la pertinence des échelles de description considérées dans l'étude qui va suivre, nous rappellerons ici les mécanismes simples à l'origine de certains gradients fondamentaux.

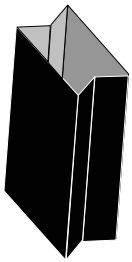
Les premiers stades du développement des arbres traduisent un effet de base qui s'exprime par une modification progressive des caractéristiques biologiques des structures successivement émises après la germination. L'évolution de la phyllotaxie, le changement de la forme des feuilles mais aussi une augmentation progressive de la vigueur des arbres en sont des exemples. Le principe de « développement par intercalation » joue également un rôle essentiel dans la compréhension du développement juvénile des cyprès. Les premières branches mises en place ne portent qu'un ordre de ramification et s'élaguent avant de développer un ordre supplémentaire. Les branches qui apparaissent un peu plus tard (plus haut sur le tronc) montrent le même comportement mais peuvent développer jusqu'à deux ordres de ramification. L'arbre est alors ramifié à l'ordre 4 et des cônes femelles peuvent apparaître. Enfin chez l'arbre au stade de l'unité architecturale et ramifié à l'ordre 5, les branches comptent trois ordres de ramification. Finalement les premières branches apparues ressemblent davantage aux rameaux portés plus haut en ordre 3 que les branches portées au même niveau en ordre 2. Bien qu'ils ne portent pas de structures reproductrices, les premiers axes d'ordre 2 et 3 ont davantage les caractéristiques d'A4 et d'A5 (en terme de catégorie d'axe ; *cf. partie 1, 2.2*) que les caractéristiques d'A2.
Le long d'un A2, les premiers axes portés sont peu développés, portent un ordre de ramification, s'élaguent d'un bloc et sont susceptibles de porter des cônes (**pl. 19, fig. 3**). Portés en ordre 3 ils ont les caractéristiques d'A4 (portant des A5). Les rameaux situés plus loin portent 2 ordres de ramification et ont les caractéristique d'A3 et l'ordre de ramification correspond à la catégorie d'axe. Le principe d'intercalation s'exprime également au niveau des branches.



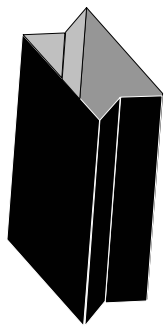
Germination
en barquette



Godet de
0.6 litres



Godet de
1.5 litres



Godet de
2.5 litres

Banquette

Dates de germination et de transplantation dans les différents supports

	Germination	Godets de 0.6 litres	Godets de 1.5 litres	Godets de 2.5 litres	banquettes
C. dupreziana	printemps 93				
C. arizonica	printemps 96	printemps 96			printemps 97
C. sempervirens	printemps 96	printemps 96			printemps 97
C. torulosa	printemps 98	printemps 98			
C. atlantica	printemps 99	printemps 99			
C. duclouxiana	printemps 99	printemps 99	printemps 00		
C. benthamii	printemps 99	printemps 99	printemps 00		
C. guadalupensis	printemps 99	printemps 99	printemps 00		

Planche 20. Les différents types de support où ont poussé les huit espèces de cyprès étudiées ; dates de germination et de transplantations.

1.3.4 Matériel végétal étudié

Mise à part *C. dupreziana*, les différentes espèces étudiées ont été élevés à la pépinière départementale d'Aix-les-Milles dans les bouches du Rhône (13), (**pl. 17, b**). Les espèces sont présentées ici selon l'année de germination des individus (**pl. 20**). Pour l'ensemble des arbres et quelles que soient les transplantations subies, le substrat était un mélange de tourbe blonde à longue fibre mélangée en proportions équivalentes à de l'écorce de pin maritime. Les arbres ont été arrosés régulièrement par goutte à goutte et fertilisés par l'eau d'irrigation (12-6-8 + oligo-éléments dilués à 5 ‰) à raison de 10 litres/mètre^3 de solution tous les 15 jours sauf les hivers, de novembre à mi-mars. Le niveau hydrique était maintenu aux environs de *pf* 1,5.

1.3.4.1 C. dupreziana

Les données utilisées pour l'analyse de *C. dupreziana* proviennent du travail effectué par Mazurek (1996). Des premiers résultats sur la régularité d'expression des processus de ramification ont été publiés par Guédon *et al.* (2001a).
Les arbres étudiés étaient âgés de trois ans. A partir de graines récoltées au domaine expérimental de la Baronne (situé aux alentours de Nice) ils ont été semés à l'unité expérimentale INRA du Ruscas en avril 1993, puis ont été repiqués en godets de tourbe en juillet 1993. 59 individus ont été suivis. Les arrosages et la fertilisation ont été irréguliers (Mazurek, 1996).

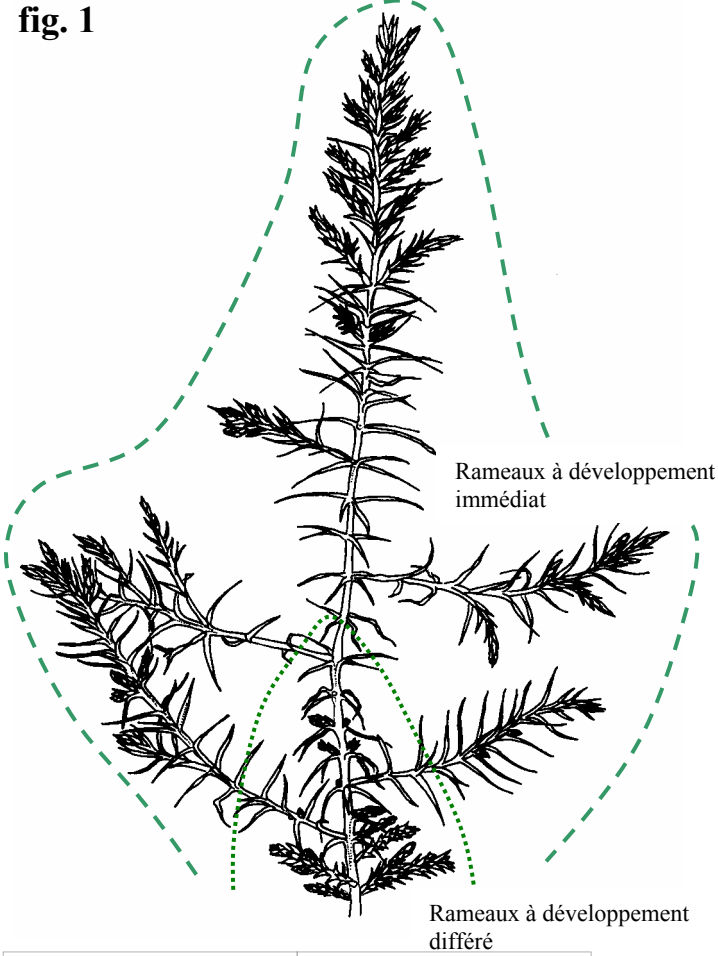
1.3.4.2 C. sempervirens et C. arizonica

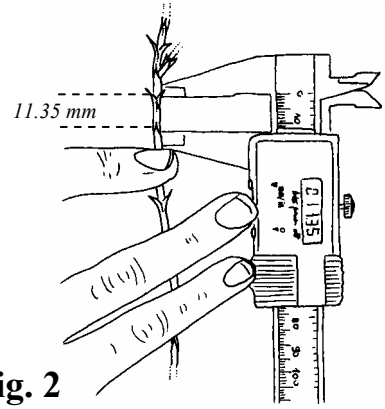
Les graines proviennent de croisements contrôlés effectués à l'unité expérimentale INRA du Ruscas. Les semis ont été mis à germer en barquette puis les plantules ont été repiquées dans des godets de 0,5 litres 3 mois après la levée au printemps 1996. L'année suivante, en 1997, les jeunes plants ont été transplantés dans des banquettes de 18.5 mètres de long sur 1,5 mètres de large, les plants étant espacés de 50 cm (100 individus de *C. sempervirens* et 200 individus de *C. arizonica*). Les banquettes étaient constituées de 2 couches de parpaings posés sur une chape de béton formant ainsi un récipient rempli de substrat.

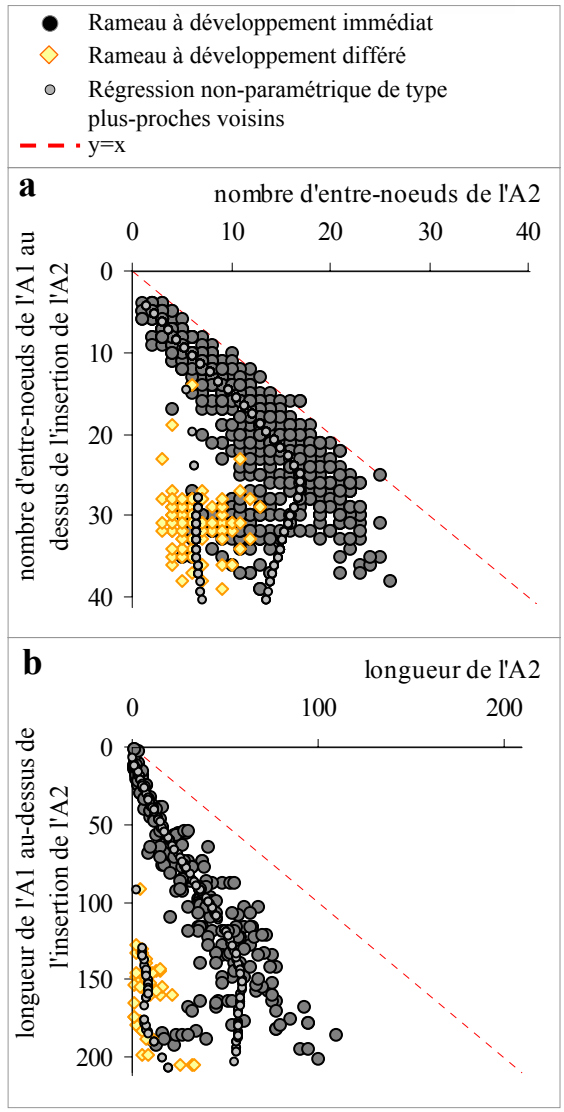
Les individus de *C. sempervirens* ont subi un gel en avril 1998 qui a provoqué la mort de l'apex de tous les arbres. Lors de la reprise de croissance, ils ont développé un ou plusieurs axes relais formant des fourches plus ou moins développées sur certains individus.

1.3.4.3 C. torulosa

Les graines proviennent de peuplements naturels situés au Yunnan (Aanning). Elles ont été mises à germer en barquette puis les plantules ont été repiquées dans des godets de 0,6 litres 3 mois après la levée au printemps 1998.







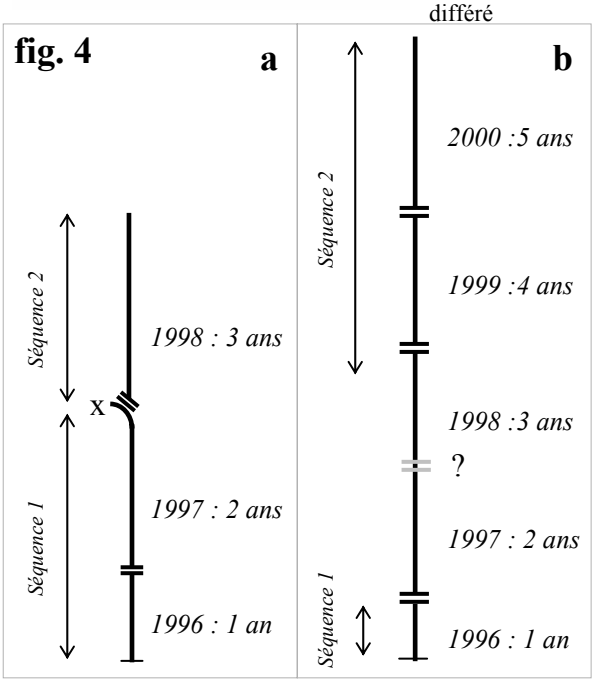


Planche 21. Distinction des rameaux à développement immédiat et différés et partie de l'axe principal mesurée chez *C. sempervirens* et *C. arizonica*.

Figure 1. Individu de *C. duclouxiana* de 1 an dont le nombre de rameaux à développement immédiat présent à chaque nœud et la phyllotaxie ont été décrits sur l'axe principal. Les pointillés représentent la zone ou se répartissent les rameaux à développement immédiat et différé.

Figure 2. Mesure de la longueur des entre-nœuds à l'aide d'un pied à coulisse électronique.

Figure 3. Chez *C. arizonica*, relation entre le nombre de nœuds (**a**) ou la longueur (**b**) d'une branche et la longueur ou le nombre de nœuds de l'axe porteur au-dessus de son insertion pour les rameaux à développement immédiat (rond gris foncé) et les rameaux à développement différé (rond gris clair).

Figure 4. Les séquences mesurées sur l'axe principal de *C. sempervirens* (**a**) et *C. arizonica* (**b**). Le premier échantillon de séquences mesuré chez *C. sempervirens* concerne les deux premières années de croissance jusqu'au niveau de la mort d'apex provoquée par le gel du printemps 1998 tandis que le second échantillon de séquences concerne le relais mis en place en 1998. Le premier échantillon de séquences mesuré sur l'axe principal de *C. arizonica* concerne la première pousse annuelle formée en 1996 tandis que le second échantillon de séquences concerne la fin de l'année 1998, l'année 1999 et l'année 2000.

1.3.4.4 C. atlantica, C. duclouxiana, C. benthamii et C. guadalupensis

Les graines de *C. duclouxiana* proviennent de peuplements naturels situés au Yunnan (Lijiang) tandis que les graines de *C. atlantica*, *C.benthamii* et *C. guadalupensis* proviennent de divers arboretums. Les semis ont été mis à germer en barquette puis les plantules ont été repiquées dans des godets de 0,5 litres 3 mois après la levée en été 1999. *C. atlantica* n'a jamais été transplanté jusqu'au dernier relevé de croissance. En 2000 les individus de *C. duclouxiana*, *C. benthamii* et *C. guadalupensis* ont été transplantés dans des godets de 1,5 litres.

1.3.5 Protocole et mesures effectuées

1.3.5.1 Comparaison de la structure de l'axe principal des différentes espèces

L'axe principal des arbres à été décrit comme une séquence d'événements où le rang du nœud constitue le paramètre d'index et où la phyllotaxie et le nombre de branches par nœud correspondent aux variables mesurées (**pl. 21, fig. 1**). Sur quelques individus, la longueur des entre-nœuds successifs a été mesurée à l'aide d'un pied à coulisse électronique (**pl. 21, fig. 2**). Certaines branches situées à la base de l'arbre ont un développement différé. Seuls les rameaux à développement immédiat ont été pris en compte dans le comptage du nombre de branches par nœuds. La différenciation de ces deux types de rameaux ne pose problème que la première année dans la description de la base des arbres. Les rameaux différés se distinguent par un nombre de nœuds et une longueur inférieure à ceux des rameaux immédiats et par des pré-feuilles souvent moins développées (**pl. 21, fig. 3**).

Une mort d'apex entraîne toujours le passage vers une phyllotaxie opposée décussée sur l'axe relais. Les premiers rameaux portés par l'axe relais sont peu développés (structure en A4/A5) et on observe un gradient de vigueur croissant des rameaux situés proches de la mort d'apex vers les rameaux plus éloignés. Pour ces raisons, les séquences mesurées ont été tronquées au niveau de la première mort d'apex lorsque celle-ci était présente.

1.3.5.2 Séquences mesurées sur les différentes espèces

- Pour les individus de *C. sempervirens,* dont l'apex de tous les arbres est mort au printemps 1997 à cause d'une gelée tardive, nous avons considéré 2 échantillons de séquences : la séquence des nœuds correspondant aux deux premières années (1996 et 1997) jusqu'à la mort d'apex due au gel (et éventuellement tronquées en dessous pour les morts d'apex d'origines diverses ayant eu lieu avant le gel) ; et les séquences des nœuds de l'année 1998 situées après la mort d'apex due au gel (**pl. 21, fig. 4a**).

- Pour les individus de *C. arizonica*, le suivi de croissance n'a pu être réalisé lorsque les arbres avaient 2 et 3 ans (lors des hivers 1997/98 et 1998/99). Seule une étiquette a été disposée sur l'axe afin de localiser la limite entre les pousses annuelles formées 1998 et

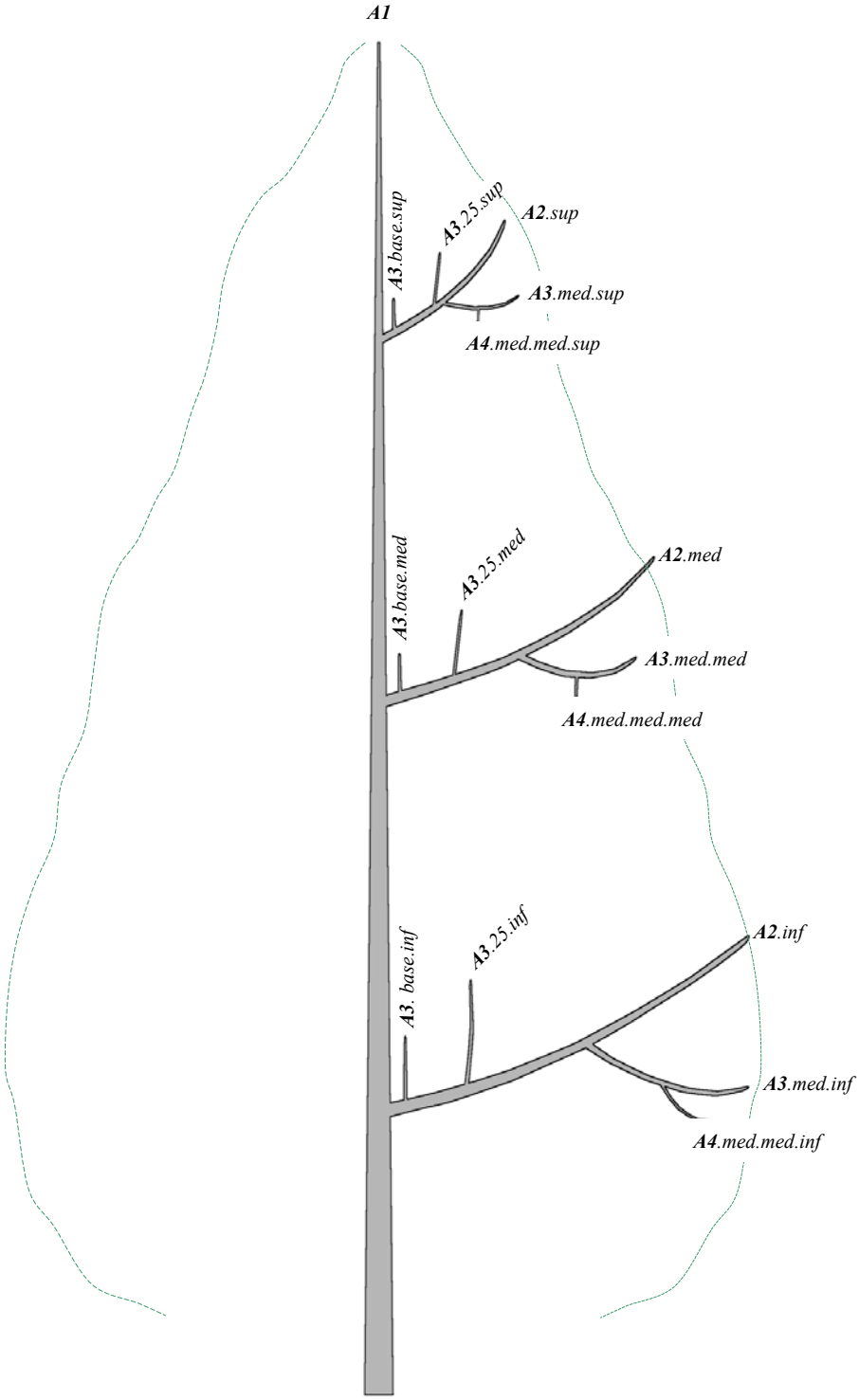


Planche 22. Les différentes catégories d'axes échantillonnées sur des individus de *C. arizonica* au stade de l'unité architecturale.

1999. Durant l'hiver 1999/00 puis 2000/01 le suivi de croissance a été repris et l'axe principal a été décrit sous forme de séquence d'événements. Deux échantillons de séquences sont ainsi considérés : les séquences des entre-nœuds correspondant à la première année (1996) et les séquences d'entre-nœuds de la fin de l'année 1998, de l'année 1999 et de l'année 2000 (**pl. 21, fig. 4b**).

- Les individus de *C. atlantica* et *C. benthamii* ont été décrits en hiver 2000/01 lorsque les arbres avaient 2 ans. La totalité des entre-nœuds était visible jusqu'aux cotylédons mais la limite entre les deux pousses annuelles successives était incertaine. Un rétrécissement des entre-nœuds bien marqué et systématique chez *C. benthamii* a été relevé sur les arbres et considéré comme la limite inter-annuelle. Aucune régularité bien marquée n'était visible chez *C. atlantica*.
- Les individus de *C. guadalupensis* et *C. duclouxiana* ont été décrits durant les hivers 1999/00 et 2000/01 lorsque les arbres avaient 1 puis 2 ans.
- Les individus des *C. torulosa* ont été décrits lorsqu'ils avaient 1 an en 1998.

1.3.5.3 Comparaison de différentes catégories d'axe de C. arizonica au stade de l'unité architecturale

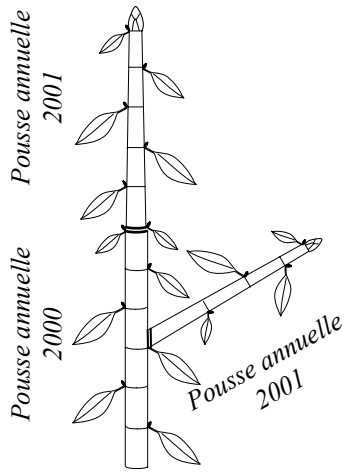
Lorsque les individus de *C. arizonica* avaient 5 ans en hiver 2000/2001 plusieurs axes ont été décrit sous forme de séquences (phyllotaxie et ramification) au sein de l'architecture de l'arbre (50 individus ont été échantillonnés ; **pl. 22**) :

- L'extrémité de l'axe principal des arbres est appelée A1
- Trois branches portées au tiers supérieur, médian et inférieur de l'A1 sont respectivement appelées A2.sup, A2.med et A2.inf.

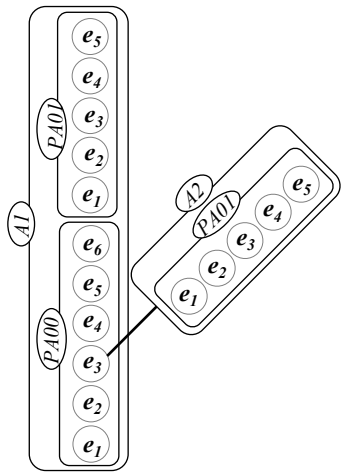
Sur chacun de ces A2 trois types d'A3 ont été décrits :

- Le premier A3 rencontré à la base de l'axe est appelé A3.base (A3.base.sup, A3.base.med, A3.base.inf en fonction de la position de l'A2 porteur).
- L'A3 porté sur le 25ème nœud de l'A2 est appelé A3.25 (A3.25.sup, A3.25.med, A3.25.inf).
- L'A3 porté en position médiane sur l'A2 est appelé A3.med (A3.med.sup, A3.med.med, A3.med.inf).

- Sur chacun des A3 situés en position moyenne, les A4 qu'ils portaient en position moyenne ont été décrit et appelé A4.med (A4.med.med.sup, A4.med.med.sup A4.med.med.inf).



a

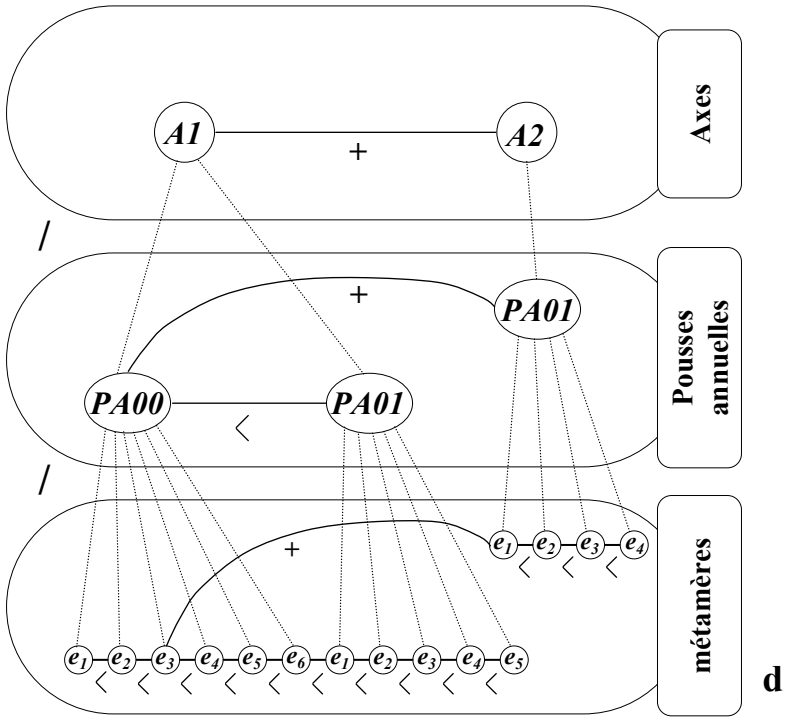


b

Topologie — *Variables mesurées* *(longueur, diamètre, production axillaire ...)*

		v_1	v_2	v_3
/A1				
^/PA00				
^/e1				
^<e2				
^<e3				
	+A2			
	^/PA01			
	^/e1			
	^<e2			
	^<e3			
	^<e4			
^<e4				
^<e5				
^<e6				
^<PA01				
^/e1				
^<e2				
^<e3				
^<e4				
^<e5				

c



d

Planche 23. Description de la topologie des plantes et codage à l'aide du logiciel AMAPmod.
(**a**) Portion de la plante décrite ; 3 niveaux d'organisation sont représentés : les axes, les pousses annuelles et les métamères. (**b**) représentation des niveaux d'organisations emboîtés de la plante par des rectangle arrondis. (**c**) codage de la topologie à l'aide d'un tableur : **<** correspond à la relation *de « succession »* (qui traduit le processus de croissance) , **+** correspond à la relation « *porté* » (qui traduit le processus de ramification) et **/** traduit la relation de « *décomposition* » (passage d 'un niveau d'organisation à un autre plus élémentaire). Le symbole ^ permet de structurer ces relations dans le tableur. Sa présence signifie que l'on fait référence à l'entité située immédiatement au-dessus dans la même colonne. (**d**) représentation schématique de l'objet MTG créé lorsque le code est compilé par le logiciel *AMAPmod*.

2 Méthodes d'analyse

Au cours de ce chapitre nous verrons dans un premier temps le principe de fonctionnement du logiciel AMAPmod ainsi que les méthodes d'analyse exploratoire utilisées pour faire ressortir les propriétés des séquences d'événements. Par la suite, nous présenterons les différentes méthodes de construction de modèles markoviens utilisées au cours de ce travail.

2.1 Le logiciel AMAPmod

Ce logiciel a été développé à l'unité de modélisation des plantes de Montpellier afin de pouvoir acquérir et analyser des bases de données architecturales en tenant compte de l'agencement relatif des différentes entités botaniques constituant les plantes. Une entité botanique est toujours physiquement reliée à, au plus, une entité parente quel que soit le niveau d'organisation considéré. La distinction entre les phénomènes de croissance et de ramification conduit à distinguer deux types de liaisons structurelles entre les entités d'une plante : une relation de type *succession* (« *suivi de .../précédé de ...* ») lorsque deux entités ont été créées par le même méristème apical et une relation de *filiation* (« *porté par .../ porteur de ...* ») lorsqu'une entité donne naissance à une autre par le processus de ramification. L'analyse d'une plante nécessite, la plupart du temps, une description simultanée de son organisation structurelle à plusieurs niveaux d'organisation (Barthélémy, 1991). Le passage d'une entité donnée à une autre d'un niveau d'organisation inférieur se fait alors par une relation de *décomposition (« se décompose en .../ est un composant de ... »)*.
Afin de pouvoir constituer des bases de données qui préservent l'information topologique d'une plante (selon les règles relationnelles simples évoquées ci-dessus), un formalisme de codage de la topologie des plantes a été mis au point (**pl. 23**). Ce code est saisi sous tableur. Chaque entité botanique est désignée par une lettre accompagnée d'un nombre. Cet ensemble, appelé vertex, est précédé d'un symbole afin de rendre compte du type de relation topologique qui le lie à l'entité précédente. Les symboles <, + et / font ainsi respectivement référence aux relations de succession, de filiation et de décomposition. Le sens de lecture du code se fait de la gauche vers la droite. Le symbole ^ permet de préciser lorsqu'une relation fait référence au vertex situé au-dessus dans la même colonne du tableur (pour plus de détails, voir Godin, 1998). A chaque vertex, il est possible d'associer une ou plusieurs variables mesurées sur l'entité botanique (longueur, type de production axillaire…).
A partir du code saisi, le logiciel AMAPmod construit un modèle de représentation appelé « *graphe arborescent multi-échelle* » (MTG : *multiscale tree graphs* ; Godin et Caraglio, 1998). Les graphes multi-échelles permettent non seulement de décrire, entièrement ou partiellement, la topologie des plantes mais aussi d'associer, à chaque entité botanique mesurée, des attributs qualitatifs ou quantitatifs. Il est ainsi possible de constituer de véritables « bases de données architecturales », (Godin *et al.*, 1997b). Un langage particulier (AML ; *AMAP Modeling Language*) a été développé afin d'explorer les graphes multi-

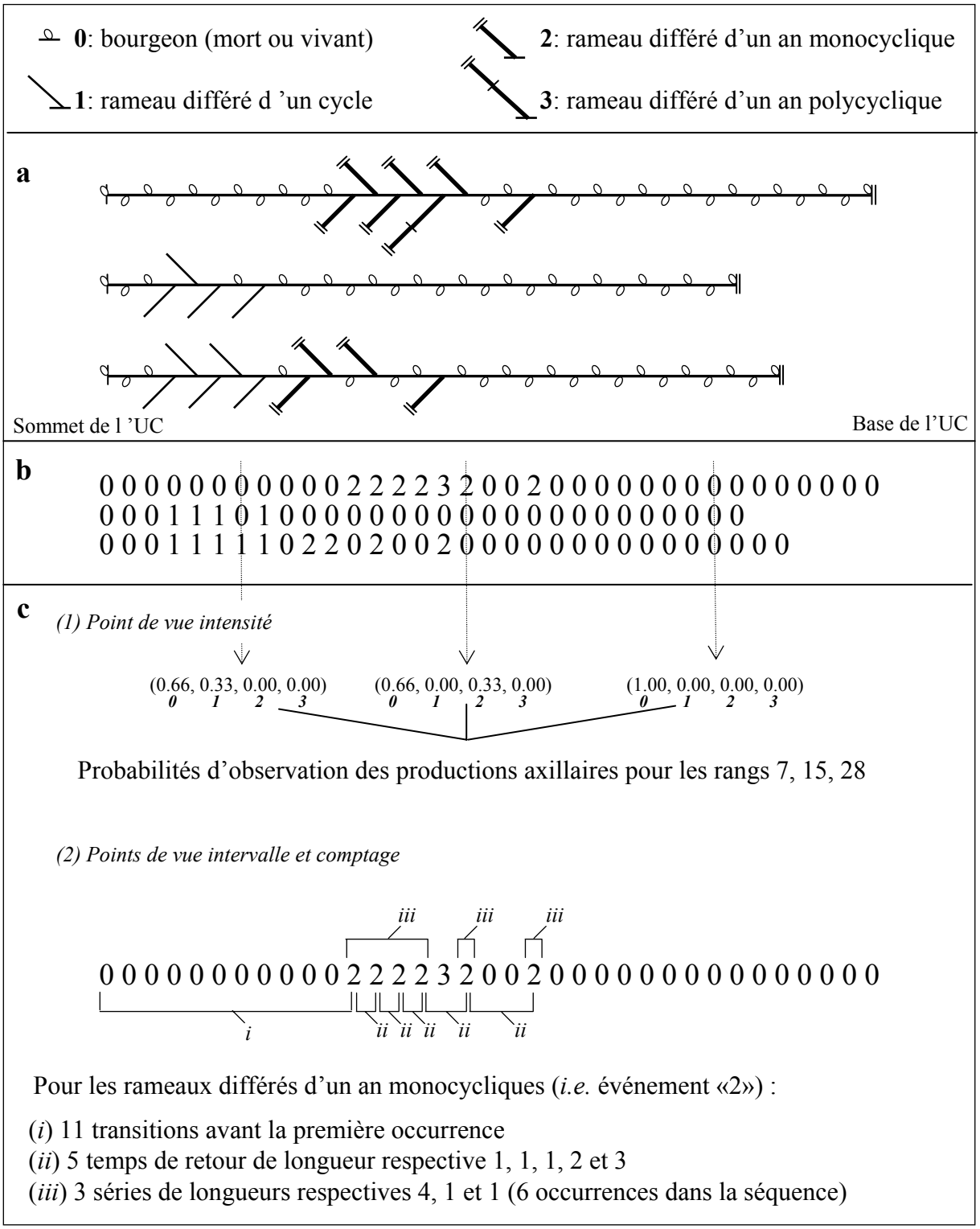


Planche 24. Les points de vue intensité, intervalle et comptage.

Sur des UC de chêne rouge décrites sous forme de séquences de métamères, le type de production axillaire présent à chaque nœud est mesuré en distinguant les modalités suivantes (*0*) bourgeon mort ou vivant, (*1*) rameau différé d'un cycle ; (*2*) rameau différé d'un an monocyclique et (*3*) rameau différé d'un an polycyclique. (**a**) représentation schématique de 3 UC de chêne sur l'ensemble étudié, (**b**) représentation des UC sous forme de séquences, (**c**) les différents points de vue : (*1*) intensité, (*2*) intervalle et comptage.

échelles et d'en extraire des échantillons de données qui peuvent prendre la forme de simples vecteurs, de séquences ou d'arborescences.
De nombreux outils statistiques dédiés à l'analyse de séquences sont intégrés au logiciel AMAPmod et font appel à des techniques purement descriptives (visualisation et comparaison de séquences, construction de caractéristiques sous forme de corrélogrammes ou de familles de lois) ou à des procédures de construction et de comparaison de modèles. Au cours de ce travail, la description des plantes, ainsi que l'ensemble de l'analyse et la comparaison des séquences ont été réalisées à l'aide de ce logiciel.

2.2 L'analyse exploratoire

2.2.1 Les points de vue intensité, intervalle et comptage

La structure des séquences peut dans un premier temps s'apprécier au travers de différents points de vue. Tout comme une moyenne ou un écart type permettent de caractériser une distribution, ces points de vue permettent de faire ressortir quelques propriétés des séquences telles que leur dynamique ou le caractère agrégé d'une observation. Dans le cas d'un échantillon aléatoire, les caractéristiques sont des nombres certains alors que, dans le cas d'un ensemble de séquences discrètes, les caractéristiques prennent la forme de familles de lois de probabilité discrètes (Guédon *et al.*, 2001a). Ces points de vue sont illustrés ici sur l'exemple des séquences construites à partir des UC de chêne rouge (*cf. § 1.1.4*) ; (**pl. 24**).

- Le point de vue « *intensité* » : pour l'ensemble des séquences la fréquence d'observation de chaque événement est calculée pour chaque index. Ce point de vue permet d'apprécier la dynamique des séquences (*cf. partie II, § 3.5*).
- Le point de vue « *intervalle* ». 3 intervalles sont distingués : (*i*) le nombre de transitions avant la première occurrence d'un événement donné ; (*ii*) le nombre de transitions pour retourner à un événement donné après avoir quitté celui-ci, que nous appellerons « *temps de retour* » ; et (*iii*) le nombre d'occurrences successives d'un événement donné, que nous appellerons « séries » ou « *temps de séjour* ».
- Le point de vue « *comptage* ». 2 mesures de comptage sont distinguées : (*i*) le nombre de séries d'un événement donné par séquence, (*ii*) le nombre d'occurrences d'un événement donné par séquence.

2.2.2 Les coefficients d'inter- et d'auto-corrélation

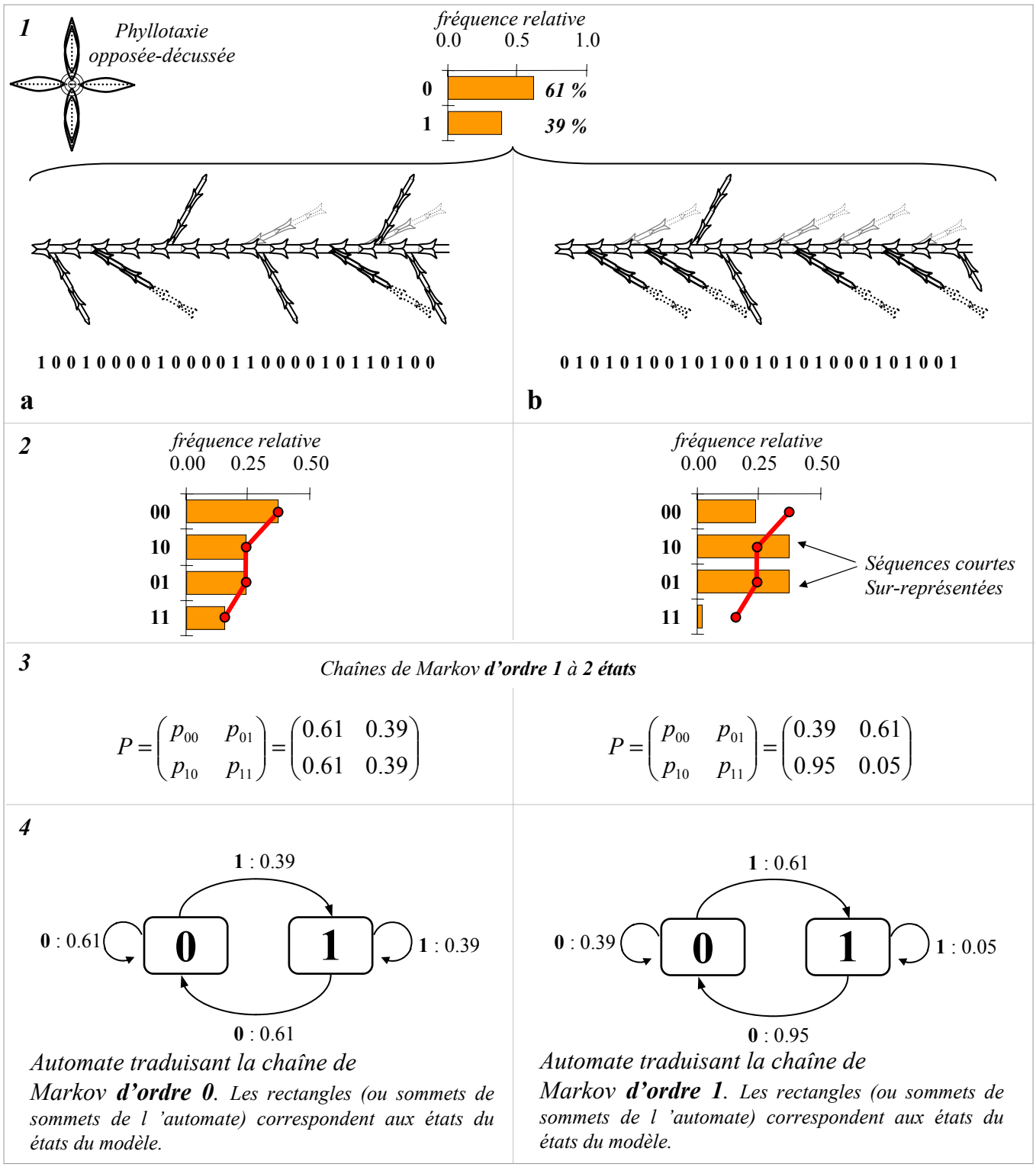
Afin d'explorer les régularités d'expression de certains processus nous utiliserons des coefficients d'auto- et d'inter-corrélation. L'utilisation du coefficient linéaire d'auto-corrélation de Pearson (Saporta, 1990) ne peut s'appliquer de manière rigoureuse que sur des variables dont la distribution suit une loi normale. Dans le cadre de ce travail cette condition est souvent peu respectée. Pour cette raison, nous utiliserons le coefficient d'auto-corrélation

de rang de Spearman (Saporta, 1990) qui permet d'une part, de s'affranchir de conditions de normalité et d'autre part, offre l'avantage de pouvoir travailler sur des variables ordinales. Dans l'exemple du *Cecropia*, la variable discrète "type de production axillaire" peut être considérée comme une variable ordinale, les trois valeurs possibles (0 : structure non développée, 1 : structure avortée et 3 : structure développée) pouvant être ordonnées de manière logique (traduisant une notion de vigueur croissante). Pour un nombre τ d'observations dans une séquence, $x_0,...,x_{\tau-1}$, il est possible de former $\tau-k$ couples d'observations (x_0,x_k), (x_0,x_{k+1}), …, $(x_{\tau-k-1},x_{\tau-1})$ où la première et la seconde observation d'un couple peuvent êtres considérées comme deux variables respectives $X_{(0)}$ et $X_{(k)}$. Pour un « *décalage de rang* » *k,* il est alors possible de calculer un coefficient d'auto-corrélation et la courbe reliant les coefficients calculés pour *n* décalages d'index est appelée fonction d'auto-corrélation. Le coefficient d'inter-corrélation est la généralisation directe à plusieurs variables du coefficient d'auto-corrélation.

Dans le cas de l'étude des différentes espèces de cyprès, afin de révéler la périodicité d'expression des observations 1, 2 ou 3 rameaux à l'aide du coefficient d'auto-corrélation, les séquences mesurées ont été transformées en séquences binaires. Par exemple, pour analyser la périodicité de l'état **2** (*2 rameaux*), l'état **1** (*1 rameau*) et l'état **0** (*nœud non-ramifié*) ont été regroupés. En regard des intervalles de type « temps de retour » (*cf. § 2.2.1*), la fonction d'auto-corrélation permet d'apprécier par son amortissement le caractère répétitif de l'expression de certains motifs. Par exemple si certaines séquences sont caractérisées par une succession très longue de **2-0-1-0-2-0-1-0-2…** le coefficient d'auto-corrélation, calculé pour les états 1 ou 2, indiquera des valeurs positives significatives aux rangs 4, 8, 12 tandis que la loi empirique des « temps de retour » indiquera juste un pic au niveau de la valeur 4 sans préciser si ces motifs se répètent sur une même séquence on s'ils sont dispersés sur l'ensemble des séquences mesurées.

2.3 Les modèles markoviens

Les modèles utilisés dans le cadre de cette thèse sont principalement des processus markoviens. Ils constituent une famille de processus stochastiques à temps discrets et à espace d'états discret, construits sur une relation de dépendance simple entre variables aléatoires successives. Ils s'avèrent particulièrement pertinents dans la modélisation de séquences d'événements botaniques et une ample gamme de modèles est utilisée en fonction du type de dynamique rencontré. Dans le cas de séquences stationnaires (i.e. dans le cas des cyprès) nous utiliserons principalement les chaînes de Markov d'ordre fixe (Guttorp, 1995) qui peuvent être dérivées en diverses variantes comme les chaînes de Markov d'ordre variable (Weinberger *et al.* ; 1995, Ron *et al.*, 1996 ; Bülhmann et Wyner, 1999), ou les chaînes de Markov cachées (Poritz, 1988 ; Rabiner, 1989 ; MacDonald et Zuchini, 1997). Pour l'analyse



*Automate traduisant la chaîne de Markov **d'ordre 0**. Les rectangles (ou sommets de sommets de l 'automate) correspondent aux états du états du modèle.*

*Automate traduisant la chaîne de Markov **d'ordre 1**. Les rectangles (ou sommets de sommets de l 'automate) correspondent aux états du états du modèle.*

Planche 25. Les chaînes de Markov d'ordre fixe : ordre 0 et ordre 1.

Des axes de cyprès sont décrits comme une succession de métamères. La phyllotaxie est opposée-décussée et la variable mesurée est le nombre de branches par nœud (deux observations sont possibles : **0** ou **1** branche par nœud). (***1***) Soit deux échantillons de séquences **a** et **b** dont la proportion globale de **0** et de **1** est respectivement de 61 % et 39 %. Dans chaque cas, seul un axe représentatif est figuré. (***2***) Comptage des successions d'états possibles de longueur 2 pour les séquences **a** et **b** et comparaison avec une disposition aléatoire (—●—●—). (***3***) Modélisation de la répartition des rameaux par une chaîne de Markov d'**ordre 0** à deux états qui traduit une disposition aléatoire dans le cas du jeu de séquences **a**, et par une chaîne de Markov d'**ordre 1** à deux états dans le cas du jeu de séquences **b** : l'état du nœud de rang *n* dépend de l'état du nœud de rang *n*-1. (***4***) Les chaînes de Markov sont représentées sous forme d'un automate. Les états du modèle sont représentés par un rectangle (il sont équivalents, dans ce cas, aux observations) et les transitions possibles d'un état à un autre par un arc associé à sa probabilité de réalisation.

de séquences non-stationnaires (*i.e.* dans le cas du chêne rouge, du *Cecropia* et certaines séquences chez les Cyprès) nous utiliserons les semi-chaînes de Markov cachées (Guédon, 1998, 1999 ; Guédon *et al.*, 2001a).

2.3.1 Analyse de séquences discrètes stationnaires

2.3.1.1 Les chaînes de Markov d'ordre fixe

2.3.1.1.1 Chaînes de Markov d'ordre 0 et d'ordre 1

Prenons comme exemple un rameau de cyprès décrit comme une succession de métamères. La phyllotaxie est opposée décussée et la variable discrète quantitative mesurée est le « *nombre de rameaux par nœud*». Elle peut prendre 2 valeurs : **0** rameau ou **1** rameau (la possibilité de porter 2 rameaux sur un même nœud n'est pas représentée).

Soit 2 échantillons de séquences stationnaires simulées ***a*** et ***b***, avec 61 % de nœuds non ramifiés (**0**) et 39 % de nœuds ramifiés (**1**) ; (**pl. 25, 1**).

Notre problématique est de savoir si l'état d'un nœud donné (ramifié ou non ramifié) est indépendant ou dépendant de l'état des nœuds précédents. Pour cela, la méthode employée est la recherche de sous-séquences courtes sur-représentées dans les séquences par rapport à une disposition aléatoire.

Les successions d'états possibles de longueur 2 sont : **0-0**, **1-0**, **0-1**, **1-1**.

Si la succession des états ramifiés et non ramifiés est aléatoire, alors les proportions de succession **0-0**, **1-0**, **0-1** et **1-1** observables dépendent juste des proportions globales observées (61% de **0** et 39% de **1**) :

- Fréquence d'observation de **0-0** : 0.61*0.61 = 0.37
- Fréquence d'observation de **0-1** ou **1-0** : 0.61*0.39 = 0.23
- Fréquence d'observation de **1-1** : 0.39*0.39 = 0.15

Pour l'échantillon ***a***, le comptage des successions d'états sur l'ensemble des séquences correspond aux proportions théoriques calculées sous l'hypothèse d'une disposition aléatoire (**pl. 25, 2**). Aucune organisation n'est mise en évidence et l'état d'un nœud de rang *n* est indépendant de l'état du nœud de rang *n*-1. Cette disposition correspond à un processus stochastique purement aléatoire.
Au contraire, pour l'échantillon ***b***, les successions d'états **1-0** et **0-1** sont sur-représentées par rapport à une disposition aléatoire tandis que les successions d'états **0-0** et **1-1** sont sous-représentées. Les nœuds ramifiés et non ramifiés alternent de façon plus marquée que dans

une répartition aléatoire ce qui crée des motifs **0-1** et **1-0** en abondance. Cette structure est obtenue par une relation de dépendance simple entre l'état du nœud de rang *n* et l'état du nœud de rang *n*-1 :

- Si S_{n-1} = **0** alors les probabilités que S_n = **0** ou S_n = **1** sont respectivement 0.39 et 0.61*.
- Si S_{n-1} = **1** alors les probabilités que S_n = **0** ou S_n = **1** sont respectivement 0.95 et 0.05.

Ce formalisme revient à construire une chaîne de Markov d'ordre 1, processus stochastique à temps discret et à espace d'états discret caractérisé par la relation de dépendance suivante :

$$P(S_t = s_t | S_0^{t-1} = s_0^{t-1}) = P(S_t = s_t | S_{t-1} = s_{t-1})^*$$

Cela revient à dire que tout le passé du processus stochastique est résumé dans l'état précédent. Une chaîne de Markov d'ordre 1 à *J* états est définie par les paramètres suivants :

- Les probabilités initiales de débuter dans un état :

$$\pi_j = P(S_0 = j)\,,\ 0 \le j < J\,,\ \text{avec} \sum_{j=0}^{J-1} \pi_j = 1$$

- Les probabilités de transition d'un état donné vers un autre :

$$p_{ij} = P(S_t = j | S_{t-1} = i)\,,\ 0 \le i < J\,,\ 0 \le j < J\,,\ \text{avec} \sum_{j=0}^{J-1} p_{ij} = 1$$

L'ensemble des probabilités de transition se représente sous forme d'une matrice :

$$\mathrm{P} = \begin{pmatrix} p_{00} & \cdots & p_{0j} & \cdots & p_{0J-1} \\ \cdots & & \cdots & & \cdots \\ p_{i0} & \cdots & p_{ij} & \cdots & p_{iJ-1} \\ \cdots & & \cdots & & \cdots \\ p_{J-10} & \cdots & p_{J-1j} & \cdots & p_{J-1J-1} \end{pmatrix}$$

Tous les termes de la matrice des probabilités de transition P sont positifs ou nuls et la somme des termes sur une ligne est égale à 1. En effet, lorsqu'on est dans un état donné la probabilité

* Nous considérons qu'une séquence discrète $s_0, s_1, \ldots, s_t, \ldots$ est générée par un processus stochastique à temps et à espace d'états discret, c'est-à-dire une séquence de variables aléatoires $S_0, S_1, .., S_t, \ldots$ où le paramètre d'index *t* est discret. La suite des réalisations $S_0 = s_0, S_1 = s_1, \ldots, S_t = s_t$ est notée $S_0^t = s_0^t$.

d'effectuer une transition à l'étape suivante s'effectue avec une probabilité de 1 (la transition pouvant être d'un état vers lui-même).

Dans le cas du jeu de séquences ***b***, la chaîne de Markov d'ordre 1 à 2 états (**0** rameau et **1** rameau) a pour matrice des probabilités de transition :

$$\mathrm{P} = \begin{pmatrix} p_{00} & p_{01} \\ p_{10} & p_{11} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.39 & 0.61 \\ 0.95 & 0.05 \end{pmatrix}$$

Dans le cas du jeu de séquences ***a***, où la répartition des rameaux est purement aléatoire, l'ordre de la chaîne de Markov est égal à 0. Les lignes de la matrice des probabilités de transition sont alors identiques.

$$\mathrm{P} = \begin{pmatrix} p_{00} & p_{01} \\ p_{10} & p_{11} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.61 & 0.39 \\ 0.61 & 0.39 \end{pmatrix}$$

On peut voir une chaîne de Markov comme un ensemble d'états entre lesquels s'effectuent des transitions. Certaines transitions sont possibles (probabilité de transition strictement positive) tandis que d'autres sont impossibles (probabilité de transition nulle). Il est possible de visualiser une chaîne de Markov d'ordre 1 par un « *graphe des transitions* » où les états sont représentés par des rectangles (ou « *sommets* » du graphe de transition) et les transitions possibles d'un état vers un autre par des arcs. Si l'on associe à chaque arc la probabilité de transition correspondante, cette représentation (sommets + arcs + probabilités de transition) est appelée « *automate* » (**pl. 25, 4**).

A partir du graphe des transitions il est possible de s'intéresser aux propriétés structurelles des états. Un état ***A*** est « *accessible* » à partir d'un état ***B*** si la probabilité d'atteindre l'état ***B*** à partir de l'état ***A*** en un nombre fini de transitions est strictement positive. Si l'état ***A*** est accessible à partir de l'état ***B*** et que réciproquement l'état ***B*** est accessible à partir de l'état ***A*** alors on dit que les deux états ***A*** et ***B*** « *communiquent* ». Le relation de communication est une relation d'équivalence. On appelle « *classe d'équivalence* » un ensemble d'états tel que les états d'une même classe communiquent entre eux tandis que les états de deux classes différentes ne communiquent pas. Une classe est dite « *transitoire* » s'il est possible d'en sortir mais dans ce cas, le processus ne pourra plus jamais y revenir. Une classe est dite « *récurrente* » s'il est impossible de la quitter. Si une classe récurrente est composée d'un seul état, cet état est dit « *absorbant* ». Un état absorbant est donc tel qu'une fois dans cet état, on ne peut le quitter. Au cours de ce travail, nous représenterons par convention les états absorbants par un rectangle délimité par un double trait.

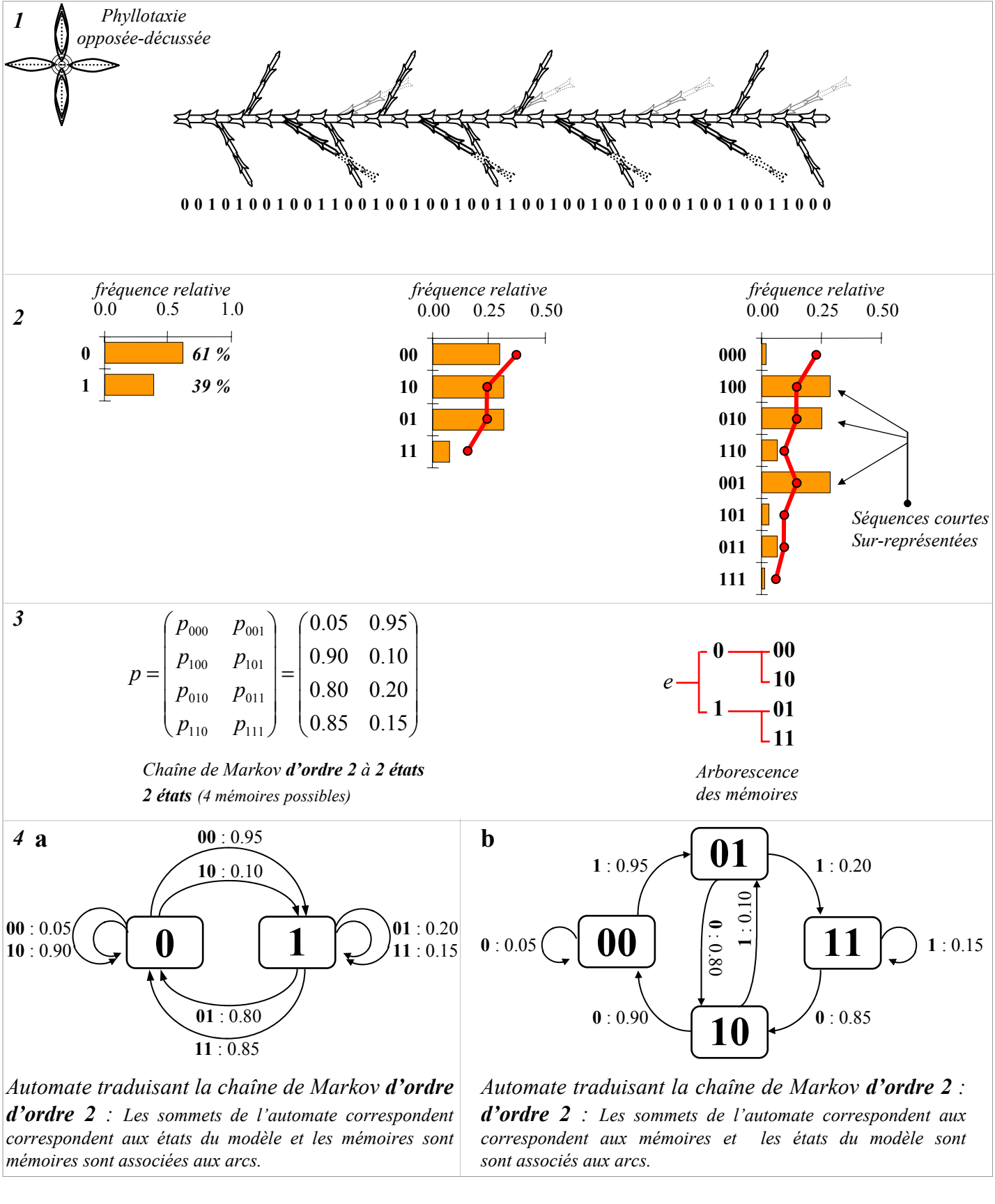


Planche 26. Les chaînes de Markov d'ordre *r* et leur mode de représentation.
Des axes de cyprès sont décrits comme une succession de métamères. La phyllotaxie est opposée-décussée et la variable mesurée est le nombre de branches par nœuds (deux observations sont possibles : **0** ou **1** branche par nœud). (***1***) Soit un jeu de séquences où la proportion globale de **0** et de **1** est respectivement de 61 % et 39 % (un seul axe représentatif est figuré). (***2***) Comptage des successions possibles d'états de longueur 2 et 3 pour les séquences et comparaison avec une disposition aléatoire (—o—o—). (***3***) Modélisation de la répartition des rameaux par une chaîne de Markov d'ordre 2 à 2 états. L'arborescence des mémoires possibles est figurée. (***4***) La chaîne de Markov est représentée sous forme d'automates. Deux modes de représentation sont possibles : (**a**) les sommets de l'automate correspondent aux états et les mémoires sont associées aux arcs ; (**b**) les sommets de l'automate correspondent aux mémoires et les états sont associés aux arcs.

Il est possible de montrer que les probabilités d'observation des états à un rang donné tendent vers des valeurs limites indépendantes des probabilités initiales, si la chaîne de Markov est ergodique[1], cas qui est toujours vérifié dans les modèles présentés dans ce travail. Pour ces raisons, les probabilités initiales seront supposées égales aux probabilités d'observation limites et ne seront pas représentées dans la plupart des exemples de ce travail.

2.3.1.1.2 Chaînes de Markov d'ordre r

Il est possible d'étendre la propriété de dépendance sur laquelle repose la définition d'une chaîne de Markov d'ordre 1. Ainsi, une chaîne de Markov d'ordre *r* est construite à partir de la relation de dépendance suivante :

$$P(S_t = s_t \left| S_0^{t-1} = s_0^{t-1} \right.) = P(S_t = s_t \left| S_{t-r}^{t-1} = s_{t-r}^{t-1} \right.)$$

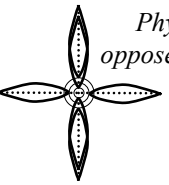
L'état du processus dépend des *r* états précédents. Les combinaisons possibles d'états de longueur *r* sont appelées « *mémoires* ».

Dans le cas d'une chaîne de Markov à *J* états d'ordre 2, la matrice des probabilités de transition à J^2 lignes et *J* colonnes s'écrit:

$$\mathrm{P} = \begin{pmatrix} p_{000} & \cdots & p_{00j} & \cdots & p_{00J-1} \\ \cdots & & \cdots & & \cdots \\ p_{h00} & \cdots & p_{h0j} & \cdots & p_{h0J-1} \\ \cdots & & \cdots & & \cdots \\ p_{hi0} & \cdots & p_{hij} & \cdots & p_{hiJ-1} \\ \cdots & & \cdots & & \cdots \\ p_{J-1J-10} & \cdots & p_{J-1J-1j} & \cdots & p_{J-1J-1J-1} \end{pmatrix}$$

Le jeu de séquences ***c***, dont la proportion de **0** et de **1** est respectivement de 0.61 et 0.39, illustre une organisation où l'état d'un nœud donné dépend de l'état des 2 nœuds précédents (**pl. 26**).

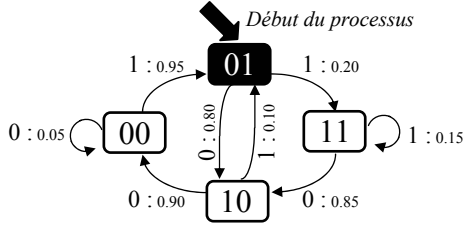
[1] Une chaîne de Markov ergodique est une chaîne de Markov irréductible (constituée d'une seule classe récurrente) et apériodique. On définit la période d'un état *j* comme étant le plus grand commun diviseur (P.G.C.D) de tous les entiers $n \geq 1$ pour lesquels $p_{jj}^{(n)} > 0$ (probabilité de transition en *n* étapes). Si au moins un état d'une classe est tel que $p_{jj}^{(1)} = p_{jj} > 0$, alors tout les états de cette classe sont de période 1 et la classe est dite apériodique.



Phyllotaxie opposée-décussée

Début du processus

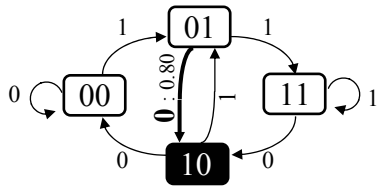
1



0 1

Lorsqu'un 0 et un 1 se sont produits (on débute le processus dans la mémoire 01), l'étape suivante est un 0 dans 80 % des cas ou un 1 dans 20 % des cas)

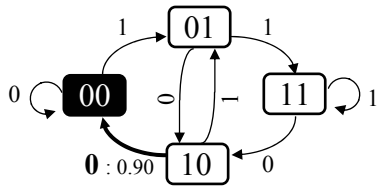
2



0 1 0

Après 01 , un 0 est produit. La séquence est maintenant 010. Comme la mémoire nécessaire au fonctionnement du processus est de longueur 2, seules les 2 dernières valeurs sont retenues et la mémoire du modèle ou on se trouve est maintenant 10 .

3

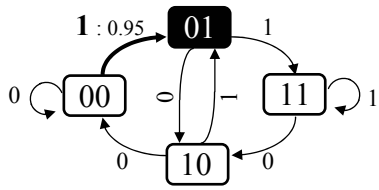


0 1 0 0

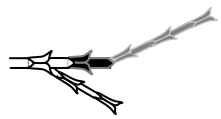
À partir de la mémoire 10 du modèle, l'émission d'un 0 (qui se produit dans 90 % des cas) conduit à la mémoire 00

Et ainsi de suite ...

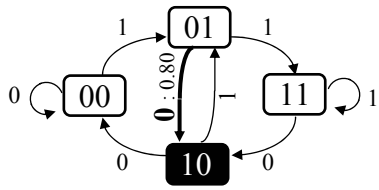
4



0 1 0 0 1

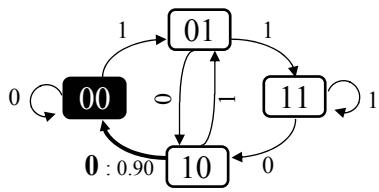


5

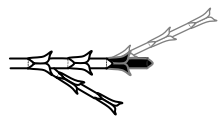


0 1 0 0 1 0

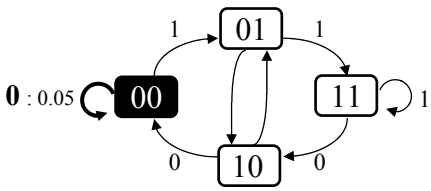
6



0 1 0 0 1 0 0



7



0 1 0 0 1 0 0 0

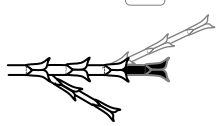


Planche 27. Exemple de simulation d'une chaîne de Markov à 2 états d'ordre 2 (*4 mémoires possibles*).
Fonctionnement de l'automate pour 7 étapes. Le processus débute dans la mémoire 01. Pour chaque étape, la mémoire où l'on se trouve est représentée en noir et l'arc de la transition que l'on vient d'effectuer en gras. La correspondance avec la ramification d'un axe de cyprès en phyllotaxie opposée-décussée est figurée sur la droite.

Pour cet exemple, cette dépendance peut se décrire sous la forme d'une chaîne de Markov d'ordre 2 à 2 états (**0** non ramifié et **1** ramifié) dont la matrice de transition est :

$$\mathrm{P} = \begin{pmatrix} p_{000} & p_{001} \\ p_{100} & p_{101} \\ p_{010} & p_{011} \\ p_{110} & p_{111} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.27 & 0.73 \\ 0.95 & 0.05 \\ 0.95 & 0.05 \\ 0.99 & 0.01 \end{pmatrix}$$

Les mémoires possibles sont **00**, **10**, **01**, **11** et peuvent se représenter sous forme d'une arborescence appelée « *arborescence des mémoires* » (**pl. 26, 3**). Chaque feuille de l'arborescence correspond à une mémoire. Une telle arborescence est construite à partir d'une racine notée e^1, premier sommet de l'arborescence qui caractérise une disposition aléatoire (ordre 0). Lorsque l'on augmente l'ordre, on dérive de chaque sommet un nombre de sommets constant égal au nombre d'états. Les sommets fils sont construits en rajoutant à gauche les valeurs correspondant aux états possibles. Dans cet exemple à 2 états, les sommets **0** et **1** sont dérivés du sommet à l'ordre 1. A l'ordre 2, les sommets **00** et **10** sont dérivés du sommet **0**. À l'ordre 3 les sommets **000** et **100** seraient dérivés du sommet **00** et ainsi de suite… Pour une chaîne de Markov d'ordre fixe, la longueur des chemins depuis la racine jusqu'aux feuilles est constante et égale à l'ordre de la chaîne.

La représentation d'une chaîne de Markov d'ordre *r* sous la forme d'un automate n'est pas aussi simple que pour une chaîne de Markov d'ordre 1. Une première solution est de représenter autant d'arcs qu'il existe de mémoires lorsque l'on passe d'un état ***A*** à un état ***B*** (**pl. 26, 4a**). Dans notre exemple, la transition de l'état **0** à l'état **1** peut se faire par deux arcs possibles selon le contexte : celui qui correspond à la mémoire **00** et celui qui correspond à la mémoire **10**.
Une seconde solution est de représenter les mémoires par les sommets de l'automate et non plus les états. Ainsi un seul arc relie un état de l'automate à un autre (**pl. 26, 4b**). L'automate doit se lire de la manière suivante, si l'on est dans la mémoire **01** et qu'un **0** est émis alors on passe dans la mémoire **10**, le premier **0** pouvant être oublié puisque la mémoire est de longueur 2 (**pl. 27**). Nous choisirons ce deuxième mode de représentation au cours de ce travail.

2.3.1.1.3 Estimation de l'ordre des chaînes de Markov

Une chaîne de Markov d'ordre *r* est un cas particulier d'une chaîne de Markov d'ordre *r*+1. De cette manière, considérer l'ordre d'une chaîne de Markov comme un paramètre standard et l'estimer par le méthode du maximum de vraisemblance est inadéquat puisque l'on peut

[1] Au cours de cette thèse la racine ne sera jamais représentée

rendre la vraisemblance arbitrairement grande en faisant croître l'ordre (Guédon *et al.*, 2001a). L'approche adoptée pour la sélection de modèles repose sur un principe d'estimation qui consiste à compenser la vraisemblance des données pour les paramètres estimés (qui traduit la qualité de l'ajustement) par une fonction judicieusement choisie du nombre de paramètres indépendants du modèle et de la taille de l'échantillon traduisant le caractère parcimonieux du modèle. La méthode de sélection de modèle retenue est basée sur le critère d'information Bayesien (*BIC*) (Guttorp, 1995), défini pour un ordre r de la manière suivante :

$$BIC(r) = 2\log L_r - J^r(J-1)\log n$$

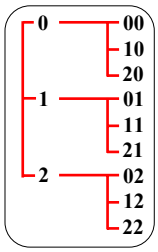
où L_r est la vraisemblance des séquences observées pour la chaîne de Markov d'ordre r estimée, n la longueur cumulée des séquences observées et J le nombre d'états du modèle. Le terme $J^r(J-1)\log n$, pénalisant la vraisemblance, traduit le caractère parcimonieux du modèle. $J^r(J-1)$ est le nombre de probabilités de transition indépendantes si toutes les transitions sont possibles (pour plus de détail voir Guédon *et al.*, 2001a). La quantité *BIC* est toujours négative. Lorsque la valeur du *BIC* augmente (diminue en valeur absolue), la qualité du modèle est améliorée. On admet qu'à partir d'un seuil de $|10|$, les différences de *BIC* deviennent significatives (Guédon *et al.*, 2001a).

2.3.1.2 Les chaînes de Markov d'ordre variable

Le nombre de mémoires possibles d'une chaîne de Markov croit exponentiellement en fonction du nombre d'états et de l'ordre considéré (**tab. 2**).

Tableau 2. Nombre de mémoires possibles en fonction de l'ordre de la chaîne de Markov et du nombre d'états du modèle.

	2 états	3 états	4 états	5 états
Ordre 1	2	3	4	5
Ordre 2	4	9	16	25
Ordre 3	8	27	64	125
Ordre 4	16	81	256	625
Ordre 5	32	243	1024	3125
Ordre 6	64	729	4096	15625



Pour ces raisons, les chaînes de Markov d'ordre fixe forment une classe de modèles structurellement peu riche dans la mesure où, pour un nombre d'états donné, les différents modèles pour les ordres successifs correspondent à des paramétrisations de tailles très différentes.

L'ordre fixe est souvent un compromis majoré à la plus longue mémoire nécessaire pour rendre compte du motif le plus long représenté dans les séquences. Ceci peut être illustré dans

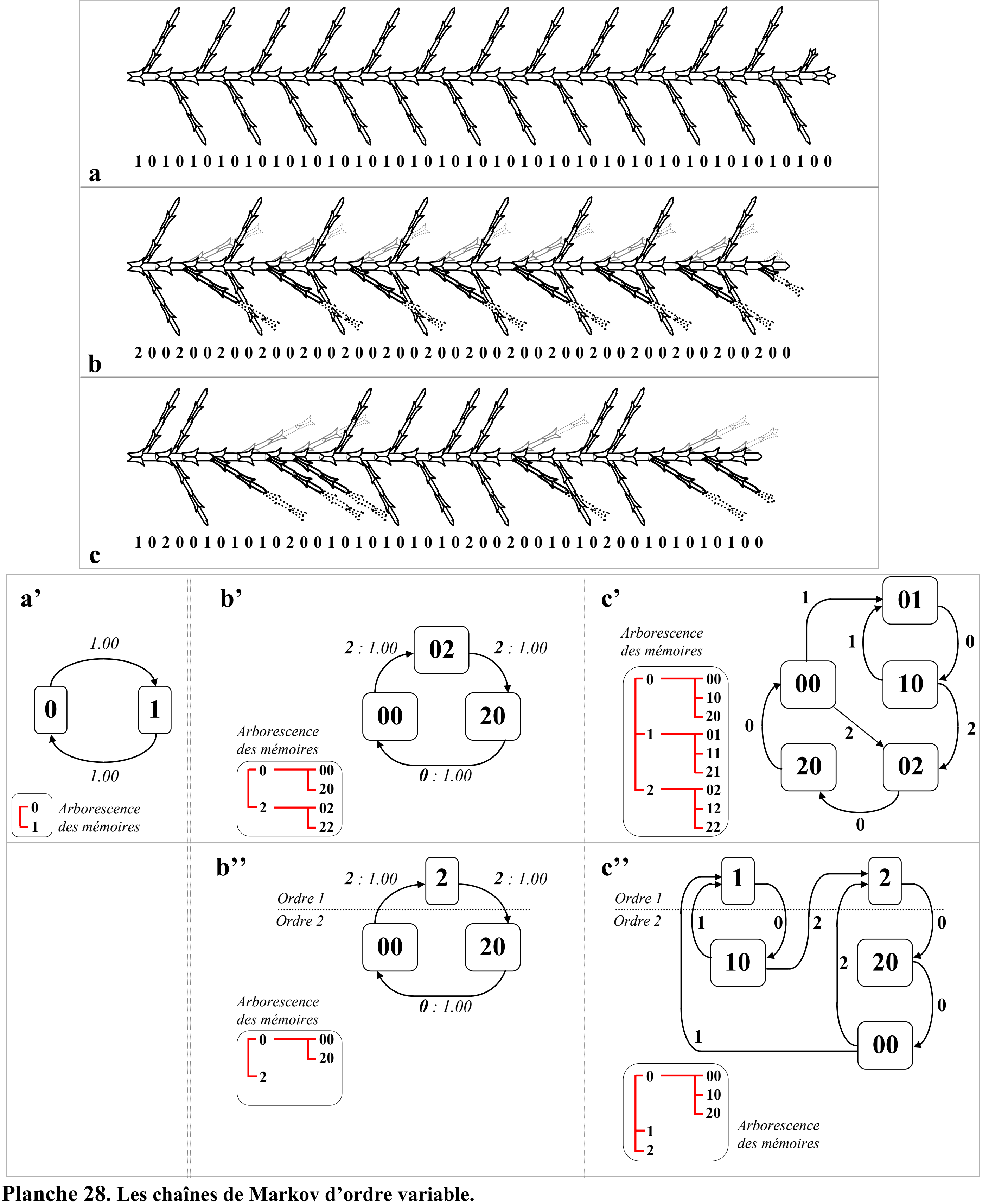


Planche 28. Les chaînes de Markov d'ordre variable.

Des axes de cyprès sont décrits comme une succession de métamères. La phyllotaxie est opposée-décussée et la variable mesurée est le nombre de branches par nœud. Soit trois jeux de séquences **a**, **b** et **c** (pour chaque jeu, un seul axe représentatif est figuré). Deux observations sont possibles (**0** ou **1**) pour le jeu de séquences **a**, caractérisé par une alternance de nœuds portant 1 rameau suivi d'un nœud non ramifié (*1010101…*), cette organisation peut être modélisée par une chaîne de Markov d'ordre 1 (**a'**). Deux observations sont possibles (**0** ou **2**) pour le jeu de séquences **b**, caractérisées par une succession de nœuds portant deux rameaux suivis de deux nœuds non ramifiés (*2002002…*) ; la modélisation de cette organisation par une chaîne de Markov nécessite l'ordre 2. (**b'**). La modélisation de l'organisation des rameaux pour le jeu de séquence **c**, caractérisé par un mélange des motifs *10* et *200* nécessite l'ordre 2 afin de rendre compte des motifs *200* (**c'**). Les modèles **b'** et **c'** correspondants au jeux de séquence **b** et **c** peuvent se simplifier par un élagage des mémoires inutiles de l'arborescence (**b'' et c''**). La chaîne de Markov dont les états correspondent aux mémoires de longueur variable est une chaîne de Markov d'ordre variable. L'automate correspondant est figuré dans le cas des séquences **b** et **c**.

le cas de séquences de ramification en phyllotaxie opposée décussée ou les motifs **1-0-1** et **2-0-0-2** sont exprimés. Modéliser une alternance de **1-0-1-0-1-0…** nécessite une chaîne de Markov d'ordre 1 tandis que la succession **2-0-0-2-0-0-2-0-0…** nécessite une chaîne de Markov d'ordre 2 (**pl. 28, a'** et **b'**). La modélisation de séquences où ces motifs sont mélangés nécessite une chaîne de Markov d'ordre 2 pour rendre compte des motifs les plus longs **2-0-0-2 (pl. 28, c')**.

Le principe de construction de chaînes de Markov d'ordre variable repose sur une simplification de l'arborescence des mémoires développée à ordre fixe. Si par exemple, depuis les mémoires **0xx** et **1xx**, les probabilités de transition vers les différents états possibles sont respectivement identiques et que ces cas de figure sont suffisamment représentés, alors le fait de différencier ces deux mémoires n'apporte aucune information et elles peuvent être agrégées dans la mémoire **xx**. Dans le cas d'une chaîne de Markov d'ordre fixe, la longueur des chemins depuis la racine jusqu'aux feuilles terminales est fixe et égale à l'ordre tandis que pour une chaîne de Markov d'ordre variable, elle est variable. Dans d'autres cas, l'ordre fixe oblige à développer des mémoires (par exemple à partir de **2** on développe **02**, **12** et **22**) dont certaines ne sont pas représentées comme dans les données (**12** et **22** n'existent pas). Le développement de cette arborescence n'est donc pas nécessaire. Sur l'exemple de la **planche 28** la répétition des motifs **2-0-0-2** (jeu de séquence ***b***) nécessite l'ordre 2 car il est important de différencier les mémoires **00** et **20**. Par contre comme la succession **22** n'est jamais représentée, la mémoire **02** n'a pas d'intérêt car elle est isolée. La mémoire **2** suffit ; lorsque un **2** est émis, un **0** fait obligatoirement suite. L'arborescence d'ordre fixe ***b'*** peut être simplifiée en ***b''***. De la même manière l'arborescence d'ordre fixe ***c'*** peut être simplifiée en une arborescence d'ordre variable ***c''***. Le principe de construction de l'automate est le même que dans le cas d'une chaîne de Markov d'ordre *r* en dehors du fait que les sommets pourront correspondre à des mémoires de taille variable.

Si les chaînes de Markov d'ordre variable représentent une classe de modèles structurellement plus riche que la classe des chaînes de Markov d'ordre fixe, la difficulté est l'identification des mémoires de la chaîne à partir des données, et par conséquent, le problème est ramené à un problème de sélection de modèle (Burnham et Anderson, 1998). Aucune méthode de sélection d'arborescence n'est implémentée actuellement au sein du logiciel AMAPmod bien que plusieurs pistes sur la recherche d'algorithme soient en cours d'exploration (Guédon *et al.*, 2001a ; Véra, 2001). Le calcul pas à pas du *BIC*, d'un nœud père aux nœuds fils et inversement, appliqué à la construction ou à l'élagage d'arborescence permet déjà d'isoler une arborescence proche de la solution optimale et de comparer sa vraisemblance aux données par rapport à un modèle d'ordre fixe (Véra, 2001). Lors de la construction d'arborescences, un nombre de sommets égal au nombre d'états est dérivé de chaque sommet. En suivant cette règle cela amène à développer certaines mémoires qui sont si peu représentées qu'elles

fig. 1

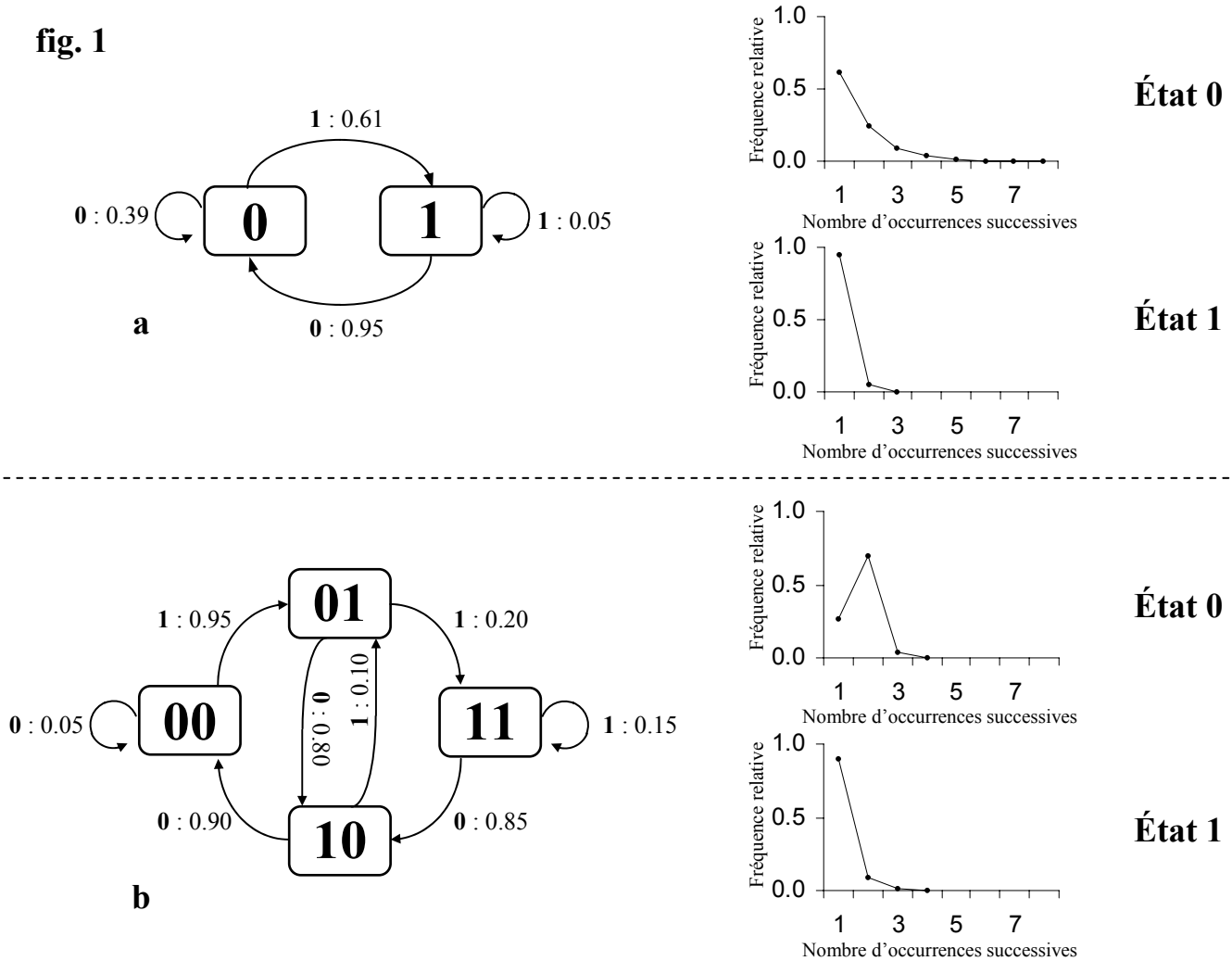


fig. 2

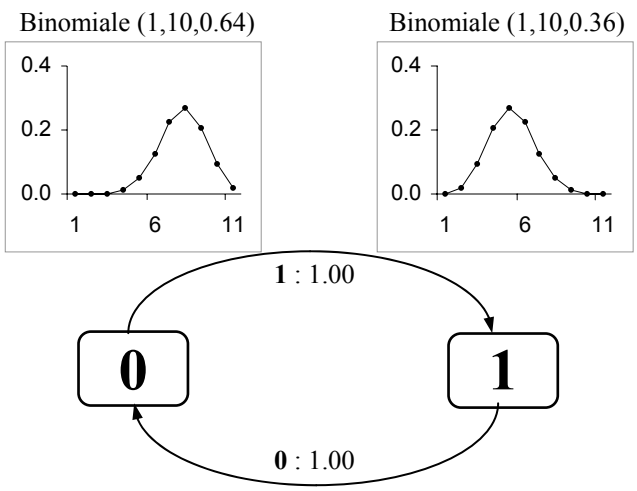


Planche 29. Loi d'occupation des états pour les chaînes de Markov d'ordre fixe/variable et pour les semi-chaînes de Markov.

Figure 1. Dans le cas de chaînes de Markov d'ordre *r*, le temps de séjour dans un état dépend directement des probabilités de transitions et montre une traîne géométrique de raison $1-p_{j\ldots j}$ à partir du temps de séjour *r*. Ceci est illustré sur les modèles présentés planche 25 (**a**) et planche 26 (**b**).

Figure 2. Afin de rendre compte de structures caractérisées par une succession de zones, les semi-chaînes de Markov sont construites sur le principe que la loi d'occupation n'est plus implicite mais spécifiée dans le modèle (binomiale, binomiale négative, de Poisson, …). Il n 'existe alors aucune transition possible d'un état vers lui même, le temps passé dans l'état étant donné par la loi d'occupation associée.

n'apportent aucune contribution au modèle. Lors de la présentation des résultats, ces mémoires « *sans contribution* » seront différenciées des mémoires « *avec contribution* » au modèle.

Les chaînes de Markov d'ordre variable seront utilisées afin de modéliser la répartition des rameaux sur les axes mesurés chez les différentes espèces de Cyprès. Les arborescences des mémoires présentées dans ce travail ont été pour la plupart calculées à la main. Si le *BIC* permet d'affirmer que la vraisemblance de la chaîne de Markov d'ordre variable sous-jacente est meilleure que celle d'une chaîne de Markov d'ordre fixe, il n'est pas certain que l'arborescence sélectionnée équivaut à la solution optimale.

2.3.2 Analyse de séquences discrètes non stationnaires à phases transitoires marquées

2.3.2.1 Les semi-chaînes de Markov

Dans certains cas, les séquences peuvent présenter une succession de zones aux propriétés remarquables. Par exemple, si on considère les types d'organes foliaires portés par les nœuds successifs d'une unité de croissance de chêne, les premiers nœuds portent des cataphylles, puis les suivants des feuilles assimilatrices, tandis que ceux de la partie la plus distale portent à nouveau des cataphylles. Etudier une notion de dépendance locale à l'aide d'une chaîne de Markov a alors peu de sens et l'identification des zones est un préliminaire indispensable.

Rester u fois dans un état consiste à boucler (u-1) fois puis à sortir. Dans le cas d'une chaîne de Markov d'ordre 1, la loi d'occupation d'un état j est une loi géométrique de paramètre $1-p_{jj}$:

$$d_j(u) = (1-p_{jj})p_{jj}^{u-1} \text{ ou } \quad n = 1,2,...$$

Dans le cas d'une chaîne de Markov d'ordre r, la loi d'occupation d'un état j montre une traîne géométrique à partir du temps de séjour r.
Cette propriété est illustrée sur les chaînes de Markov d'ordre 1 et 2 présentées planches 25 et 26 (**pl. 29, fig. 1**). Les semi-chaînes de Markov cachées reposent sur le principe que la loi d'occupation d'un état n'est pas implicite mais spécifiée dans le modèle. Elle peut prendre la forme d'une loi quelconque définie sur 1, 2, … Dans le logiciel AMAPmod, des lois binomiale, binomiale négative ou des lois de Poisson sont utilisées. Si l'état est non-absorbant, la probabilité de transition d'un état vers lui-même est nulle et le temps de séjour au sein d'un état est représenté par une loi d'occupation (**pl. 29, fig. 2**).

Une semi-chaîne de Markov à *J* états se construit à partir d'une chaîne de Markov d'ordre 1 définie par les paramètres suivants :

- Les probabilités initiales.
- Les probabilités de transition.

Pour un état non-absorbant *i* :

pour chaque $j \neq i$, $p_{ij} = P(S_{t+1} = j | S_{t+1} \neq i, S_t = i)$ avec $\sum_{j \neq i} p_{ij} = 1$ et $p_{ii} = 0$

Pour un état absorbant *i* :

$$p_{ii} = P(S_{t+1} = i | S_t = i) = 1 \text{ et pour chaque } j \neq i,\ p_{ij} = 0$$

A chaque état non-absorbant de cette chaîne de Markov d'ordre 1 est associée une loi d'occupation explicite et l'ensemble (chaîne de Markov d'ordre 1 + lois d'occupation) constitue une semi-chaîne de Markov. Aucune loi d'occupation n'est associée à un état absorbant.

2.3.2.2 Les semi-chaînes de Markov cachées

Dans la plupart des cas rencontrés, les zones ne sont pas constituées d'une observation particulière mais d'un mélange homogène d'observations pour une zone donnée sur l'ensemble des séquences. Un niveau de structuration est alors rajouté à la semi-chaîne de Markov ce qui amène à différencier la notion d'« *état* » et la notion d'« *observation* ». Le modèle se compose de deux niveaux : (*i*) une semi-chaîne de Markov qui traduit le temps de séjour dans un état et les modalités de succession entre les états ; (*ii*) des probabilités d'observation des différents événements associés aux états. Une séquence discrète n'est alors pas directement générée par la semi-chaîne de Markov mais indirectement par des lois, dites d'observation, attachées aux états de la semi-chaîne de Markov. Les états correspondent alors aux zones successives qui caractérisent l'entité botanique.

Une semi-chaîne de Markov cachée à *J* états se définit par les paramètres suivants :

- des probabilités initiales
- des probabilités de transitions
- des lois d'occupation associées aux états non-absorbants
- des probabilités d'observation associées aux états

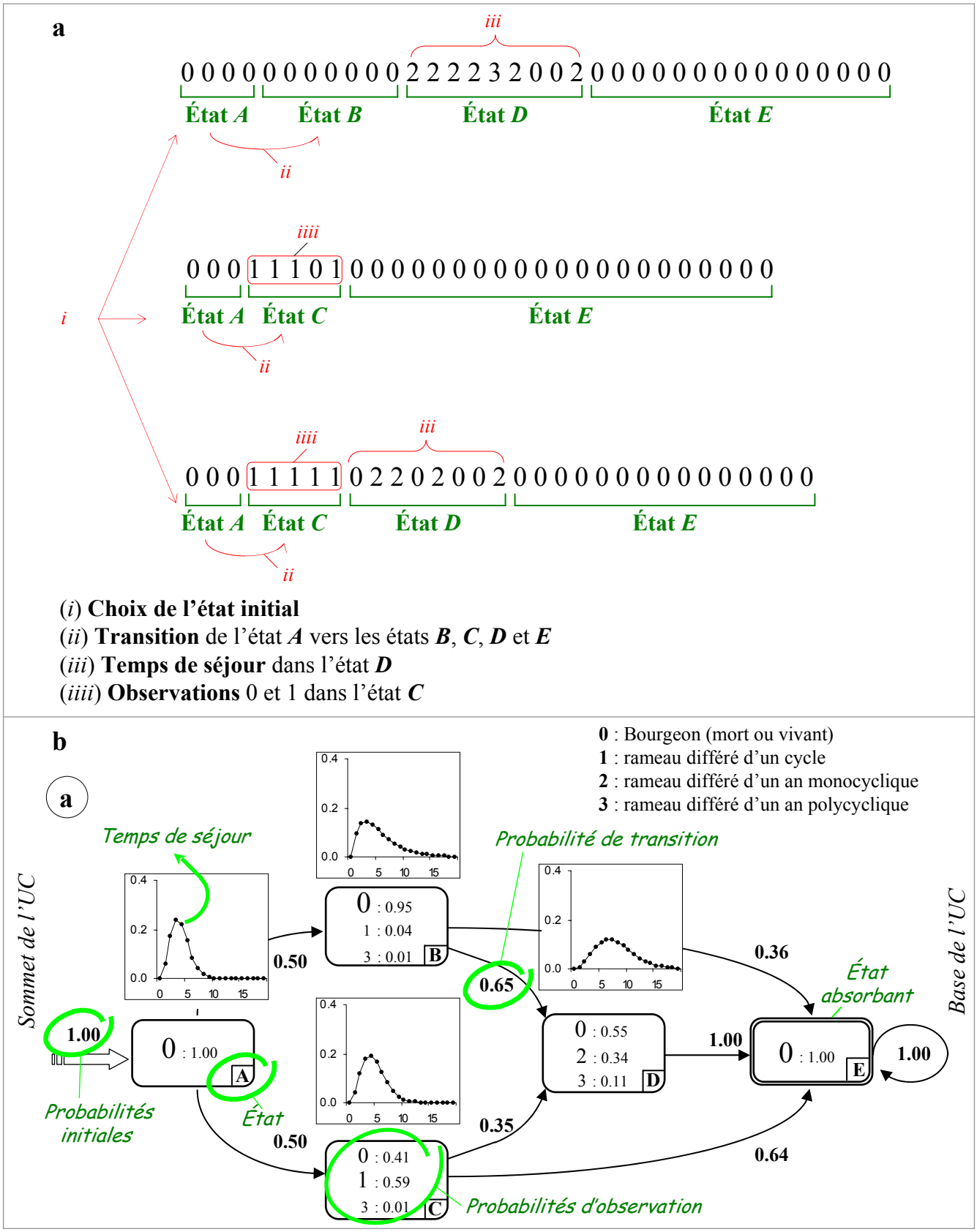


Planche 30. Exemple de séquences segmentées et modélisation par une semi-chaîne de Markov cachée. (**a**) Sur l'exemple de la planche 24, où des UC de chêne rouge sont décrites sous forme de séquences de métamères (seulement 3 séquences sont ici représentées) et la variable mesurée est le type de production axillaire présent à chaque nœud, les séquences sont segmentées en zones homogènes (Guédon *et al.*, 2001). (**b**) Modélisation des séquences par une semi-chaîne de Markov cachée et représentation de l'automate. Chaque état est représenté par un rectangle associé à une lettre dans le coin inférieur droit ; les rectangles correspondant aux états transitoires sont délimités par un trait tandis que l'état absorbant est délimité par un double trait ; les transitions possibles d'un état à un autre sont représentées par des arcs associés à leur probabilité de réalisation. Par souci de clarté, les probabilités de transition inférieure à 0.02 ne sont pas représentées. La flèche double indique les états initiaux possibles ; au-dessus des états sont représentées les lois d'occupations. Les lois d'observations associées aux états sont représentées à l'intérieur du rectangle : la taille des polices est proportionnelle à la probabilité d'observation de l'événement.

Ce type de modèle est illustré **pl. 30** sur l'exemple des séquences construites à partir des UC mesurées chez le chêne rouge (*cf § 1.1.4*). Les sommets de l'automate correspondent aux états du modèle et sont symbolisés par des lettres. A l'intérieur du rectangle sont figurées les probabilités d'observations. La taille de la police avec laquelle est représentée une observation est liée à la probabilité d'observation qui lui est associée. Au-dessus de chaque état non-absorbant, la loi d'occupation qui lui est associée est représentée (**pl. 30, b**). Le fonctionnement du modèle est représenté **pl. 31** par un parcours au sein de l'automate.

2.3.2.3 Estimation des semi-chaînes des Markov (cachées ou non)

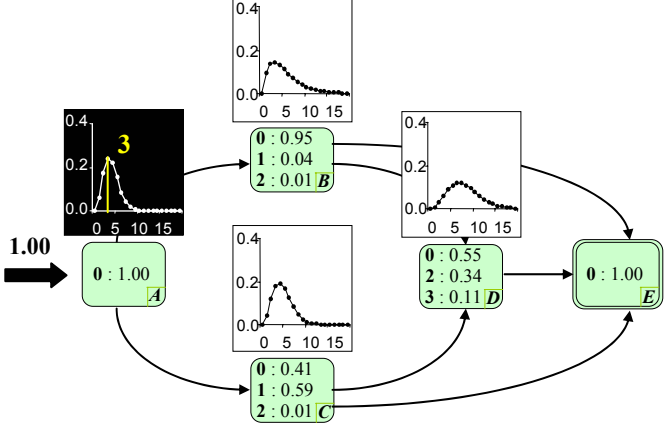
Le principe de construction d'une semi-chaîne de Markov est avant tout un problème de segmentation où, à partir de l'ensemble des séquences, des zones optimales homogènes sont identifiées.
L'estimation des paramètres des modèles Markoviens cachés se fait par l'algorithme EM (Expectation-Maximization) qui est un algorithme itératif de maximisation de la vraisemblance (McLachlan et Krishan, 1997) ; (pour plus de détail, voir Guédon 1998).

Les semi-chaînes de Markov cachées seront utilisées dans l'analyse des séquences mesurées chez le chêne rouge et le *Cecropia*. Dans le cas ou les séquences présentent des zones chez les différentes espèces de cyprès étudiées, les semi-chaînes de Markov d'ordre variable nous permettront dans un premier temps d'isoler des zones homogènes. Au sein d'une zone précise, la dynamique des séquences est alors souvent stationnaire. Les chaînes de Markov nous permettront alors d'étudier les dépendances locales au sein de ces zones.

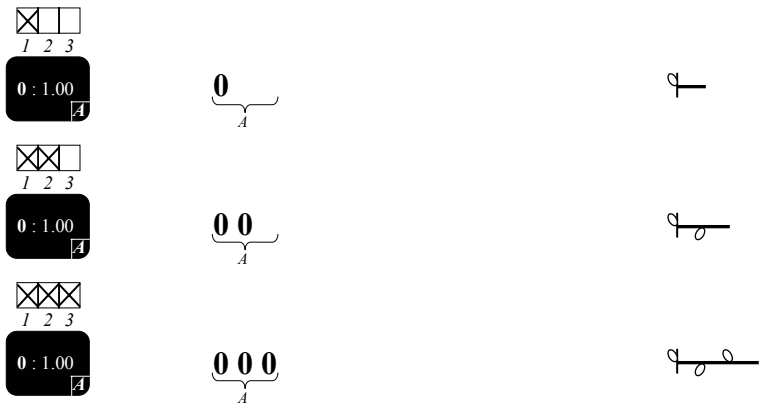
2.3.3 Hypothèses de modélisation et évaluation des modèles

L'estimation des différents modèles nécessite d'imposer certaines contraintes initiales qui traduisent de fortes hypothèses biologiques ou structurelles. Ces différents choix sont effectués en fonction des régularités révélées par l'analyse exploratoire. Ils peuvent concerner le choix d'un nombre d'états dans le cas d'une semi-chaîne de Markov cachée, l'interdiction de certaines transitions d'un état à un autre, l'interdiction de présence de certaines observations dans un état donné… A chaque étape le modèle est évalué en comparant pour les différents points de vue (intensité, comptage et intervalle ; *cf. § 2.2.1*) les distributions observées[1] et les distributions théoriques[1] calculées à partir des paramètres estimés du modèle. Les hypothèses initiales sont alors modifiées en conséquence jusqu'à l'obtention d'une solution satisfaisante. Les modèles présentés au cours de ce travail résultent de cette démarche itérative et sont en ce sens synthétiques. La démarche et les choix permettant d'arriver à cette solution seront peu explicités.

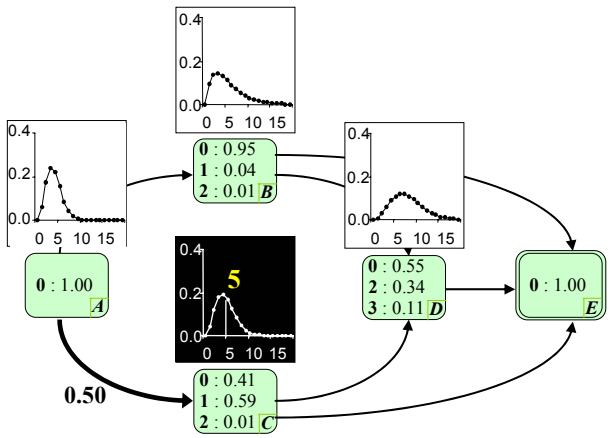
[1] Les distributions « observées » seront abrégées sur les légendes des différents graphiques par (Obs.) tandis que les distributions théoriques le seront par l'abréviation (Théo.).



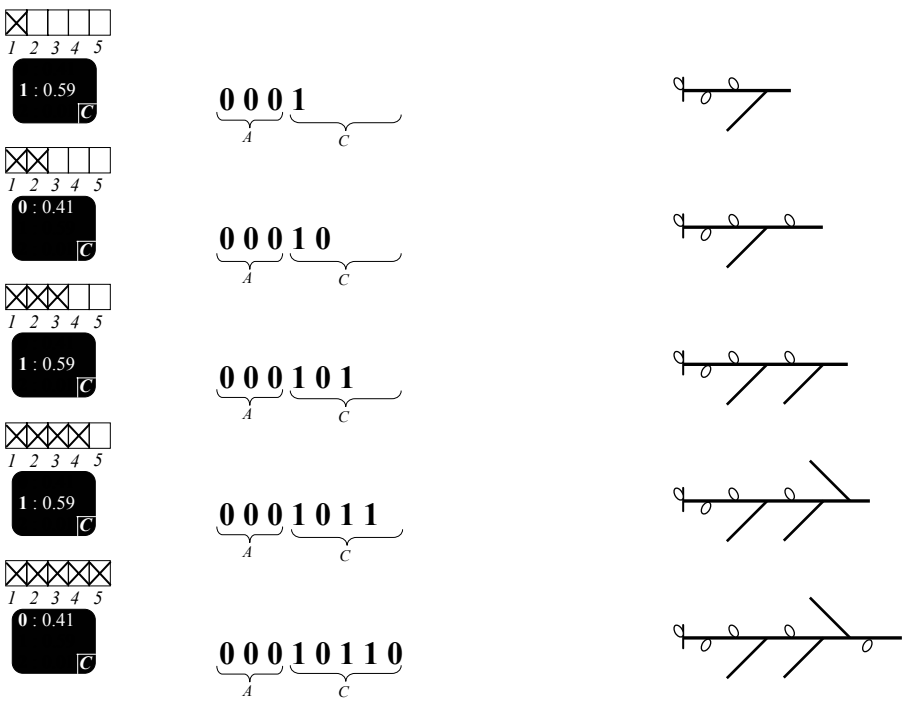
*Les probabilités initiales (flèche noire) font débuter automatiquement le processus dans l'état **A**. Dans la loi d'occupation associée, le chiffre **3** est tiré, ce qui signifie que l'on va rester **3** étapes dans cet état.*



*L'observation **0** se réalise dans 100 % des cas lorsqu'on se trouve dans l'état **A**. Au cours des trois étapes successives un **0** est mis en place, ce qui correspond à un bourgeon*

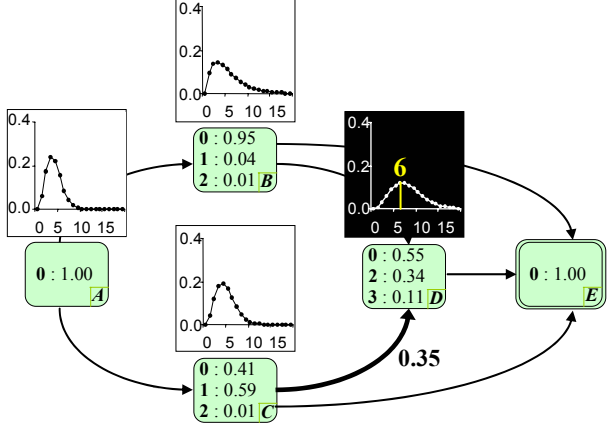


*Lorsque les **3** étapes sont terminées, il y a la possibilité de passer dans l'état **B** ou **C** (p_{AB}=0.50 et p_{AC}=0.50). Dans cet exemple la transition se fait vers l'état **C**, et le chiffre **5** est tiré dans la loi d'occupation.*

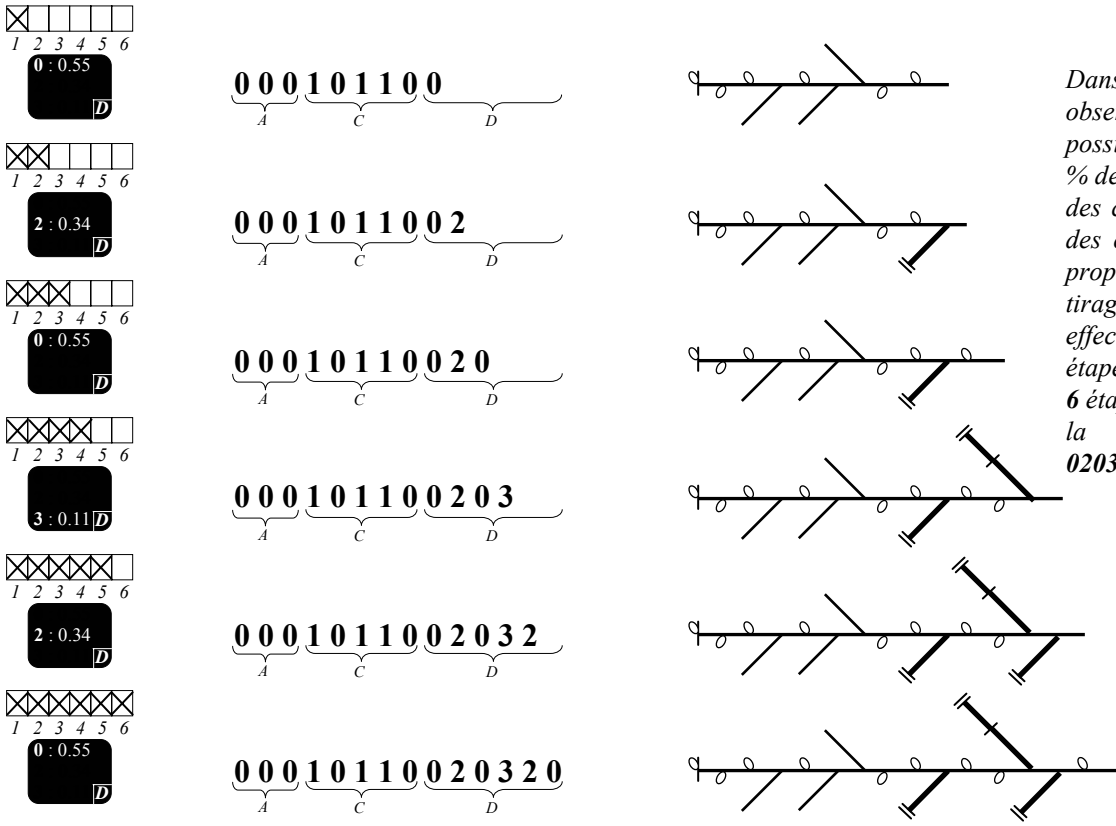


*Dans l'état **C**, les observations possibles sont **0** (41 % des cas), **1** (59 % des cas) ou **2** (1% des cas). Selon ces proportions un tirage aléatoire est effectué à chaque étape. Au cours des **5** étapes successives la succession **10110** est réalisée.*

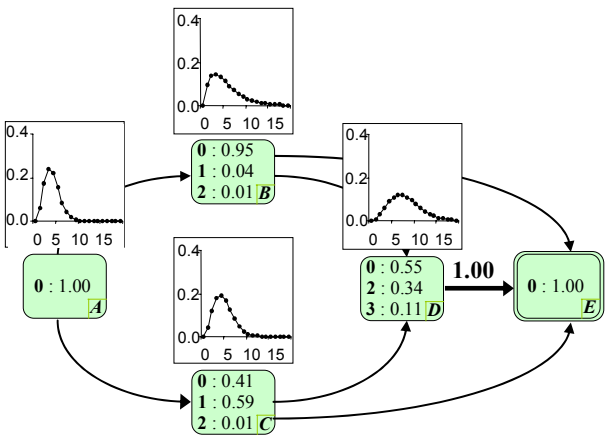
Planche 31. Exemple de simulation



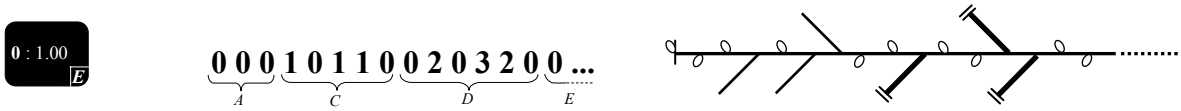
*Lorsque les **5** étapes sont terminées, il y a la possibilité de passer dans l'état **D** ou **E**. Dans cet exemple la transition se fait vers l'état **D**, et le chiffre **6** est tiré dans la loi d'occupation.*



*Dans l'état **D**, les observations possibles sont **0** (55 % des cas), **2** (34 % des cas) ou **3** (11% des cas). Selon ces proportions un tirage aléatoire est effectué à chaque étape. Au cours des **6** étapes successives la succession **020320** est réalisée.*



*Lorsque les **6** étapes sont terminées, le processus passe automatiquement dans l'état absorbant **E**. Celui-ci n'est pas associé à une loi d'occupation et la processus boucle à l'infini dans cet état. La longueur de la séquence n 'est donc pas définie dans les paramètres du modèle.*



d'une semi-chaîne de Markov cachée

2.4 Les méthodes de comparaison

La possibilité de caractériser et de quantifier des structures amène naturellement à vouloir les comparer et les classer.

2.4.1 Comparaison de séquences

La méthode d'alignement de séquence est largement utilisée dans les sciences informatiques pour la comparaison de chaînes de caractères, pour la reconnaissance de la parole ou dans la comparaison de bases azotées constituant les acides nucléiques (Waterman, 1995). Cette approche consiste à trouver l'alignement optimal entre deux séquences pour un coût minimum calculé à partir d'une somme d'opérations d'édition qui permettent de transformer une séquence en une autre (Sankoff et Kruskal, 1999 ; Guédon et Costes, 1999).

On distingue couramment comme opération d'édition :

- L'« *élision* » et l'« *insertion* » qui consistent respectivement à effacer ou à rajouter une observation sur une des deux séquences comparées. Ces deux opérations permettent notamment de gérer les différences de longueur entre les deux séquences.
- la « *substitution* » consiste à substituer une observation par une autre sur une des deux séquences comparées.

Certaines contraintes structurelles sont alors imposées comme, par exemple, l'impossibilité de faire une *élision* à la suite d'une *insertion* (ou inversement) ce qui correspondrait à une *substitution*.

Dans le cadre de ce travail cette méthode sera utilisée pour la compréhension du synchronisme de la ramification et de la floraison sur différents axes d'un individu de *Cecropia obtusa.* Pour cela, les séquences bivariées traduisant la floraison et la ramification sont alignées (*cf. § 1.2.3*). La séquence du tronc démarre au nœud suivant l'insertion de la branche.

Une première hypothèse consiste à supposer que les séquences sont globalement synchrones, ce qui peut s'analyser par la méthode la plus classique d'alignement où les débuts et les fins des deux séquences sont obligatoirement recalées (<u>début et fin fixés</u>, Guédon *et al.*, en préparation).

Une seconde hypothèse consiste à supposer que le rythme d'émission de nouveaux nœuds est plus rapide sur la branche en début de croissance que sur le tronc. Afin de traduire cette seconde hypothèse nous utiliserons un alignement avec <u>début libre</u> (Guédon *et al.*, en préparation). Dans ce cas précis, les coûts d'*insertions* / *élisions* en début de séquence ne sont pas pris en compte, ce qui permet de traduire le fait qu'un certain nombre de nœuds de la base de la branche ne possèdent pas de nœuds correspondants sur le tronc.

2.4.2 Comparaison de modèles

Le principe de la comparaison de modèles (Guédon et Costes, 1999) est de calculer la vraisemblance d'un ensemble de séquences, générées pour un modèle de référence, pour différents modèles cibles. Pour cela on utilise la divergence Kullback-Leiber (Juang et Rabinier, 1985) comme mesure de dissimilarité entre deux modèles markoviens (divergence = Log (vraisemblance du modèle de référence) – Log (vraisemblance du modèle cible). La divergence entre *n* modèles peut ainsi se représenter sous la forme d'une matrice de dissimilarité. A partir d'une méthode de classification hiérarchique appliquée à la matrice, nous représenterons les dissimilarités entre les différents modèles sous forme de dendrogrammes. Cette méthode sera appliquée dans le cadre de la comparaison des différentes catégories d'axes échantillonnées sur des individus de *C. arizonica* au stade de l'unité architecturale (*cf. § 1.3.5.3*).

2.5 Présentation des résultats

Les résultats seront présentés ici en trois chapitres qui correspondent aux espèces étudiées. Afin de clarifier le discours, nous donnerons une première interprétation des résultats obtenus sur une espèce à la fin de chaque chapitre. Dans la cinquième partie de ce document une synthèse sera effectuée et nous présenterons une discussion beaucoup plus générale sur l'intérêt de l'analyse de séquences d'événements pour la compréhension de la rythmicité d'expression des phénomènes de croissance, de floraison et de ramification.

Partie IV

RESULTATS

1 Le chêne rouge d'Amérique *Quercus rubra* L. (Fagaceae Dumort.)

Pour les deux peuplements d'*Ayzieu* ou de *Cestas*, les unités de croissance formées en 1994 lorsque les arbres avaient respectivement 4 et 2 ans ont été comparées. L'unique UC constituant les pousses annuelles monocycliques (UC.mono) ainsi que les premières et secondes UC constituant les PA bicycliques (respectivement UC.bi1 et UC.bi2) sont distinguées. Ces différents types d'UC ont été décrits comme une séquence d'événements où le rang du nœud constitue le paramètre d'index et le type de production axillaire la variable qualitative mesurée.

1.1 Caractéristiques des différents types d'unité de croissance

Pour les arbres d'A*yzieu*, les UC.mono sont, en moyenne, plus longues que les UC.bi1 tandis que les UC.bi2 ont une longueur moyenne intermédiaire (**tab. 3**). Le rapport moyen L.UCbi.1/L.PAbi est égal à 0.44 ± 0.04, ce qui indique que les UCbi2 ont tendance à être plus longues que les UC.bi1 pour une PA bicyclique donnée. Les UC.bi2 sont constituées en moyenne de moins de nœuds que les UC.mono ou que les UC.bi1, celles-ci ne montrant pas de différence significative entre elles. Les entre-nœuds sont, en moyenne, d'autant plus longs qu'on considère respectivement les UC.bi2, UC.mono ou les UC.bi1. Les UC.bi1 portent en moyenne moins de branches que les UC.mono et les UC.bi2, celles-ci ne montrant pas de différence significative entre elles.

Tableau 3. Longueur moyenne en centimètres (cm), longueur moyenne des entre-nœuds (cm), nombre moyen de nœuds et de branches, pour les UC.mono, UC.bi1 et UC.bi2 (définis dans le texte) des arbres du dispositif d'Ayzieu. Les comparaisons (test de Wilcoxon-Mann-Whitney ; Saporta, 1990) des distributions sont représentées par les lettres a, b, c. Pour une même caractéristique, lorsque la lettre change d'un type d'UC à l'autre, les distributions correspondantes sont significativement différentes au seuil de 95 %. *n* = effectif.

	UC.mono *n* = 24		UC.bi1 *n* = 68		UC.bi2 *n* = 55	
Longueur moyenne (cm.)	53.6	a	44.0	b	51.3	ab
Nombre moyen de nœuds	29.9	a	28.9	a	21.1	b
Longueur moyenne des entre-nœuds	1.79	a	1.49	b	2.34	c
Nombre moyen de branches	9.4	a	3.2	b	10.0	a

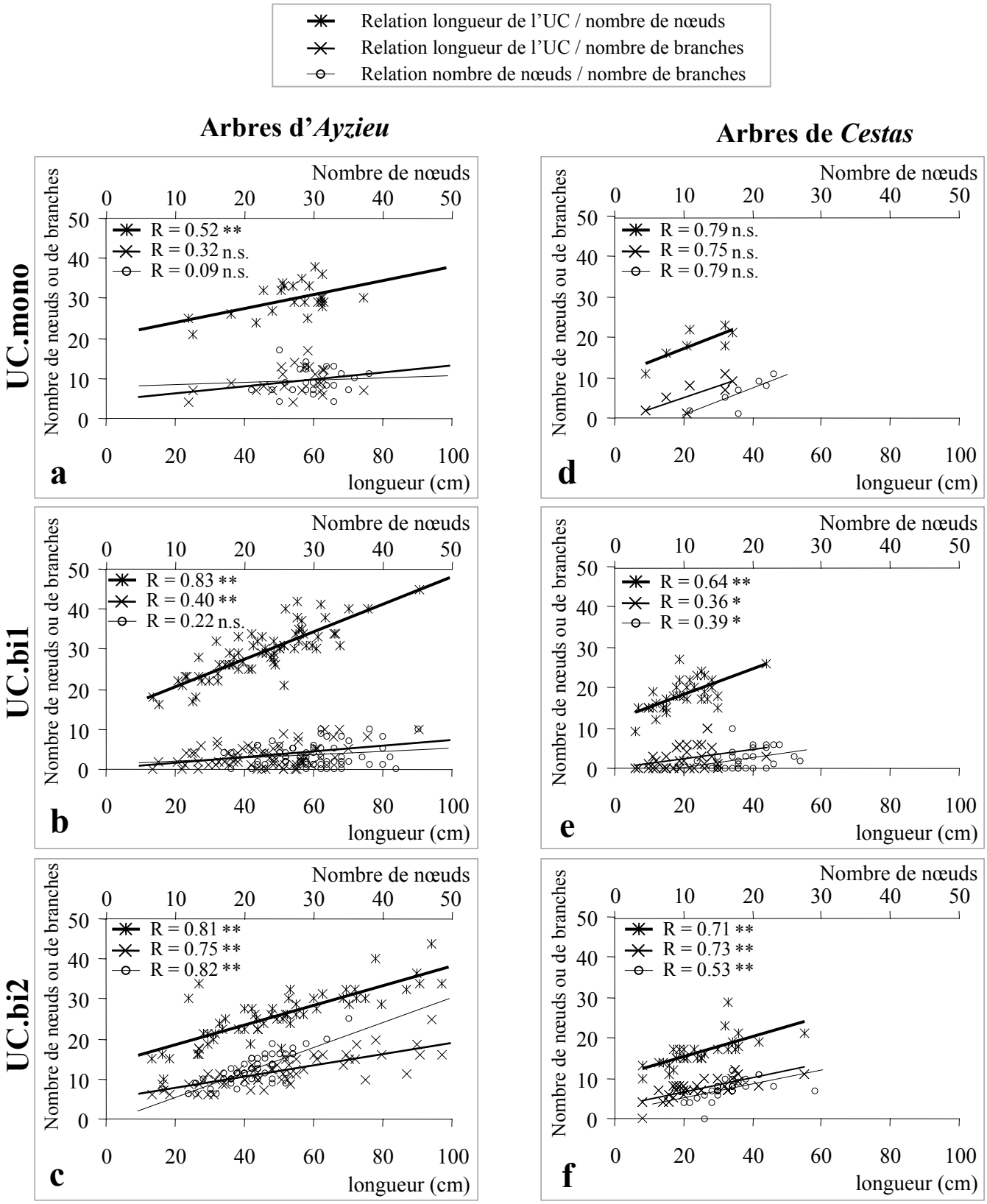


Planche 32. Relations entre la longueur, le nombre de nœuds et le nombre de branches des UC.mono, UC.bi1 et UC.bi2 des arbres d'*Ayzieu* et de *Cestas*.

Corrélations entre la longueur (en centimètres) et le nombre total de nœuds des UC (✳), la longueur (en centimètres) et le nombre total de branches portées des UC (✕), le nombre total de nœuds et le nombre total de branches portées des UC (○), pour les UC.mono , UC.bi1 et UC.bi2 des arbres d'*Ayzieu* (respectivement **a**, **b** et **c**) et des arbres de *Cestas* (respectivement **d**, **e** et **f**). ** et * le coefficient de corrélation est respectivement significatif au seuil de 99 % ou au seuil de 95 %. n.s. non significatif (*table A1.9,* Saporta, 1990).

Pour les arbres de *Cestas*, on retrouve globalement les mêmes tendances lorsqu'on compare les différents types d'UC : les UC.bi1 sont en moyenne légèrement plus courtes que les UC.mono ou les UC.bi2, les différences n'étant cependant pas significatives. Les UC.bi2 possèdent moins de nœuds mais des entre-nœuds plus longs que les UC.mono ou les UC.bi1. Les UC.bi1 sont nettement moins ramifiées que les UC.mono ou les UC.bi2 (**tab. 4**). Le rapport moyen L.UCbi.1/L.PAbi est égal à 0.44 ± 0.03, ce qui indique que les UCbi2 ont tendance à être plus longues que les UC.bi1 pour une PA bicyclique donnée.

Tableau 4. Longueur moyenne en centimètres (cm), longueur moyenne des entre-nœuds (cm), nombre moyen de nœuds et de branches, pour les UC.mono, UC.bi1 et UC.bi2 (définis dans le texte) des arbres de Cestas. Les comparaisons (test de Wilcoxon-Mann-Whitney) des distributions sont représentées par les lettres a, b, c. Pour une même caractéristique, lorsque la lettre change d'un type d'UC à l'autre, les distributions correspondantes sont significativement différentes au seuil de 95 %.

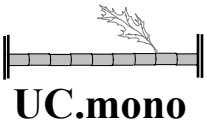
	UC.mono		UC.bi1		UC.bi2	
	n = 8		*n* = 33		*n* = 32	
Longueur moyenne (cm.)	25.3	a	20.3	a	25.6	a
Nombre moyen de nœuds	19.1	a	18.3	a	15.8	b
Longueur moyenne des entre-nœuds	1.28	ab	1.09	a	1.50	b
Nombre moyen de branches	6.10	a	2.13	b	7.27	a

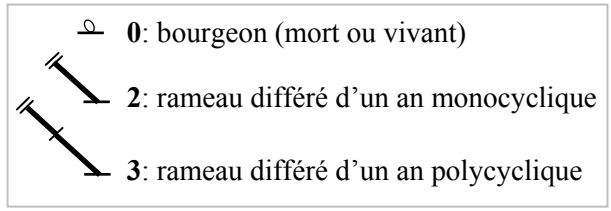
Pour un même type d'UC, les unités de croissance des arbres de Cestas sont, en moyenne, deux fois moins longues que celles des arbres d'*Ayzieu*. Elles possèdent également moins de nœuds, les entre-nœuds sont en moyenne plus courts et les branches portées sont moins nombreuses.

1.2 Corrélations entre la longueur, le nombre total de nœuds et le nombre de branches des UC

Pour les arbres d'*Ayzieu* et de *Cestas*, la longueur et le nombre total de nœuds de l'UC sont généralement corrélés positivement[1], quel que soit le type d'UC considéré (**pl. 32**). Pour les UC mono des arbres d'*Ayzieu*, aucune autre corrélation n'est observée entre les autres paramètres tandis qu'une corrélation positive apparaît entre la longueur de l'UC et le nombre

[1] Bien que le coefficient *r* soit élevé, la corrélation n'est pas significative pour les UC.mono des arbres de *Cestas*, les effectifs étant très faibles.





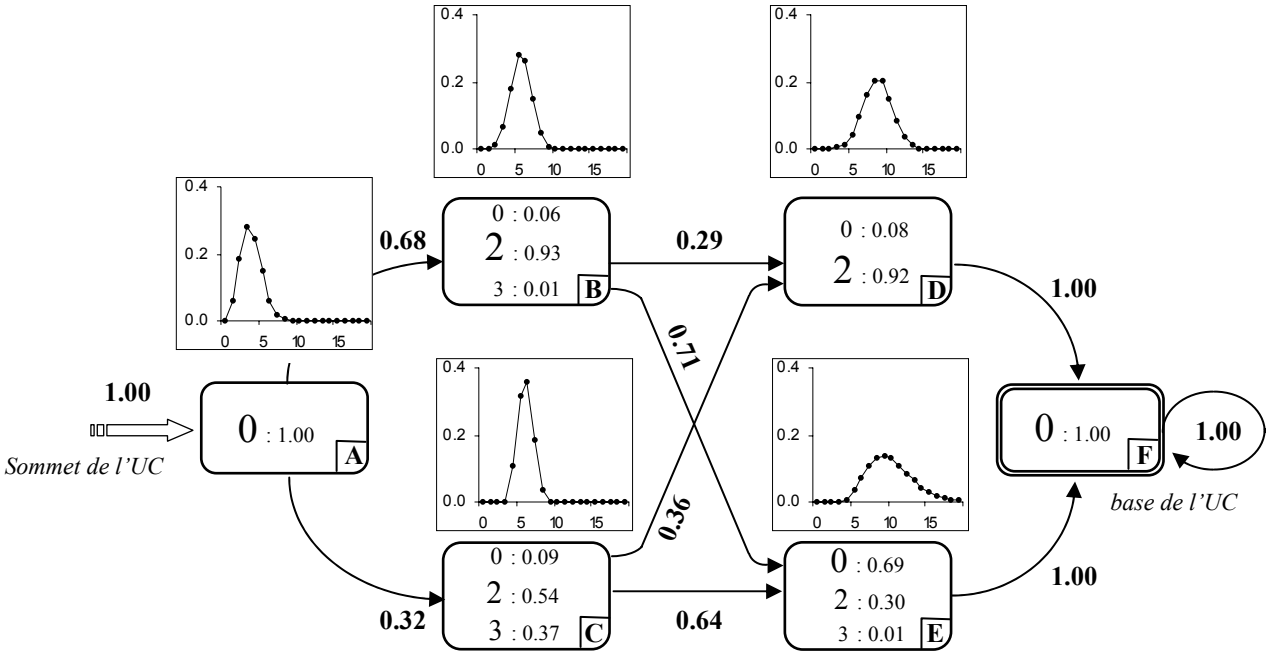


Planche 33. Semi-chaîne de Markov cachée estimée à partir des séquences de ramification des UC.mono des arbres du dispositif d'*Ayzieu*.

de branches ainsi qu'entre le nombre de nœuds et le nombre de branches chez les arbres de *Cestas*.

Pour les UC.bi1 et les UC.bi2 des arbres d'*Ayzieu* et de *Cestas*, une corrélation positive existe entre le nombre de branches portées et la longueur de l'UC. Une corrélation positive apparaît également entre le nombre de nœuds et le nombre de branches portées par les UC.bi1 des arbres de *Cestas* et les UC.bi2 des arbres d'*Ayzieu* et de *Cestas*.

1.3 Les semi-chaînes de Markov cachées estimées

Les séquences de ramification mesurées chez le chêne rouge sont non stationnaire et organisée en une succession de zones, dont chacune correspond à une combinaison de productions axillaires bien précise. Pour rendre compte de cette organisation, les modèles utilisés sont de type semi-chaînes de Markov cachées. Les séquences de ramification sont mesurées du sommet vers la base de l'UC et les modèles estimés traduisent ce sens de description en se lisant de la gauche vers la droite. Quel que soit le type d'UC et le matériel végétal considéré, tous les modèles estimés débutent par un état initial ***A*** qui s'étend en moyenne sur 4 nœuds, et qui correspond aux bourgeons associés à des entre-nœuds très courts et situés au sommet de l'UC. Les modèles se terminent également tous par un état absorbant qui correspond à une zone basale non ramifiée. Nous nous attacherons ici à décrire surtout la structure du modèle entre ces deux états particuliers.

1.3.1 Les UC.mono (arbres d'*Ayzieu*)

Le modèle estimé à partir des séquences de ramification des UC.mono des arbres d'*Ayzieu* comprend 6 états (**fig. 33**). Après l'état initial ***A***, on observe successivement deux fois deux états en parallèle (***B*** ou ***C*** puis ***D*** ou ***E***). Lorsque deux états sont en parallèle, leurs lois d'occupation estimées sont très similaires. Ils peuvent alors être considérés comme 2 modalités distinctes d'une seule et unique zone qui s'étend en moyenne sur 6 nœuds pour les états ***B*** et ***C*** et 9 nœuds pour les états ***D*** et ***E***. On distingue alors les UC qui portent à leur sommet (sur en moyenne 6 nœuds) exclusivement des rameaux différés d'un an monocycliques (état ***B***), de celles qui portent une forte proportion de rameaux différés d'un an polycycliques (état ***C***). De la même manière, on distingue les UC qui portent après cette première zone systématiquement ramifiée, et sur en moyenne 10 nœuds, soit des rameaux différés d'un an monocycliques, (état ***D***), soit une majorité de bourgeons mélangés à quelques rameaux différés d'un an monocycliques (état ***E***). Les probabilités de transition estimées conduisant à l'état ***D*** sont proches (p_{BD} = 0.29 et p_{CD} = 0.36) tout comme celles conduisant à l'état ***E*** (p_{BE} = 0.71 et p_{CE} = 0.64) ce qui tend a montrer que les modalités traduites dans les états ***D*** et ***E*** sont indépendantes des modalités traduites dans les états ***B*** et ***C***.

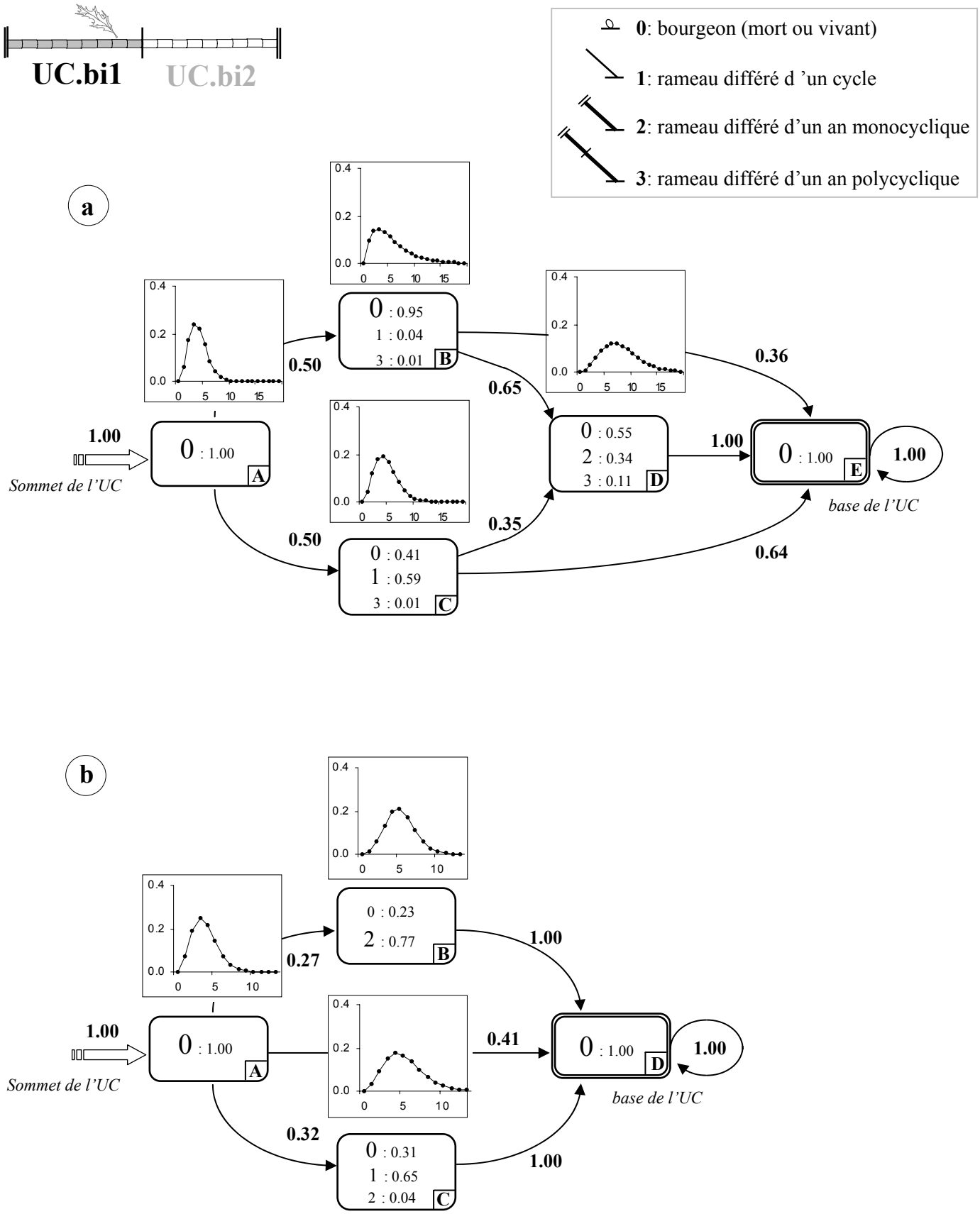


Planche 34. Semi-chaînes de Markov cachées estimées à partir des séquences de ramification des UC.bi1 des arbres du dispositif d'*Ayzieu* (a) et du domaine de *Cestas* (b).

1.3.2 Les UCbi.1

Le modèle estimé à partir des séquences de ramification des UC.bi1 des arbres d'*Ayzieu* comprend 5 états (**pl. 34, a**). Après l'état initial ***A***, on observe deux états en parallèle ***B*** et ***C*** dont les lois d'occupation estimées sont très proches. Ils constituent 2 modalités distinctes d'une première zone qui s'étend en moyenne sur 6 nœuds et distinguent les UC qui portent à leur sommet des rameaux différés d'un cycle (état ***C***) de celles qui ont, à la place, une zone non ramifiée essentiellement constituée de bourgeons (état ***B***). Les rameaux différés d'un an, essentiellement représentés dans l'état ***D***, se trouvent au-dessous de cette première zone. Leur présence n'est pas systématique et des transitions des états ***B*** et ***C*** directement vers l'état final ***E*** absorbant non ramifié sont possibles (p_{BE} = 0.36 et p_{CE} = 0.64). Les rameaux différés d'un an polycycliques ne nécessitent pas la création d'un état particulier ; ils sont peu nombreux et mélangés aux rameaux différés d'un an monocycliques dans le même état ***D***.
On peut distinguer ainsi 4 types d'UC : les UC non ramifiées, les UC avec uniquement des rameaux différés d'un cycle, les UC avec uniquement des rameaux différés d'un an et des UC présentant les deux types de rameaux. Les probabilités de transitions estimées conduisant à l'état ***D*** sont assez différentes (p_{BD} = 0.64 et p_{CD} = 0.36) ce qui tend a montrer que lorsque l'UC a développé des rameaux différés d'un cycle (état ***C***, 50% des cas), il y a moins de chance que se développent des rameaux différés d'un an (état ***D***), que lorsque les rameaux différés d'un cycle sont absents (état ***B***).

Le modèle estimé à partir des séquences de ramification des UC.bi1 des arbres de *Cestas* comprend 4 états (**pl. 34, b**). Après l'état initial ***A***, on observe deux états en parallèle ***B*** et ***C*** dont les lois d'occupation estimées sont relativement proches. Ils constituent 2 modalités distinctes d'une première zone qui s'étend en moyenne sur 6 nœuds et distinguent les UC qui portent à leur sommet des rameaux différés d'un an monocycliques (état ***B***) de celles qui ont, à la place des rameaux différés d'un cycle (état ***C***). Aucun rameau différé d'un an polycyclique n'est présent. La probabilité de passage de l'état ***A*** vers l'état absorbant ***D*** indique que 41% des UC ne sont pas ramifiées.

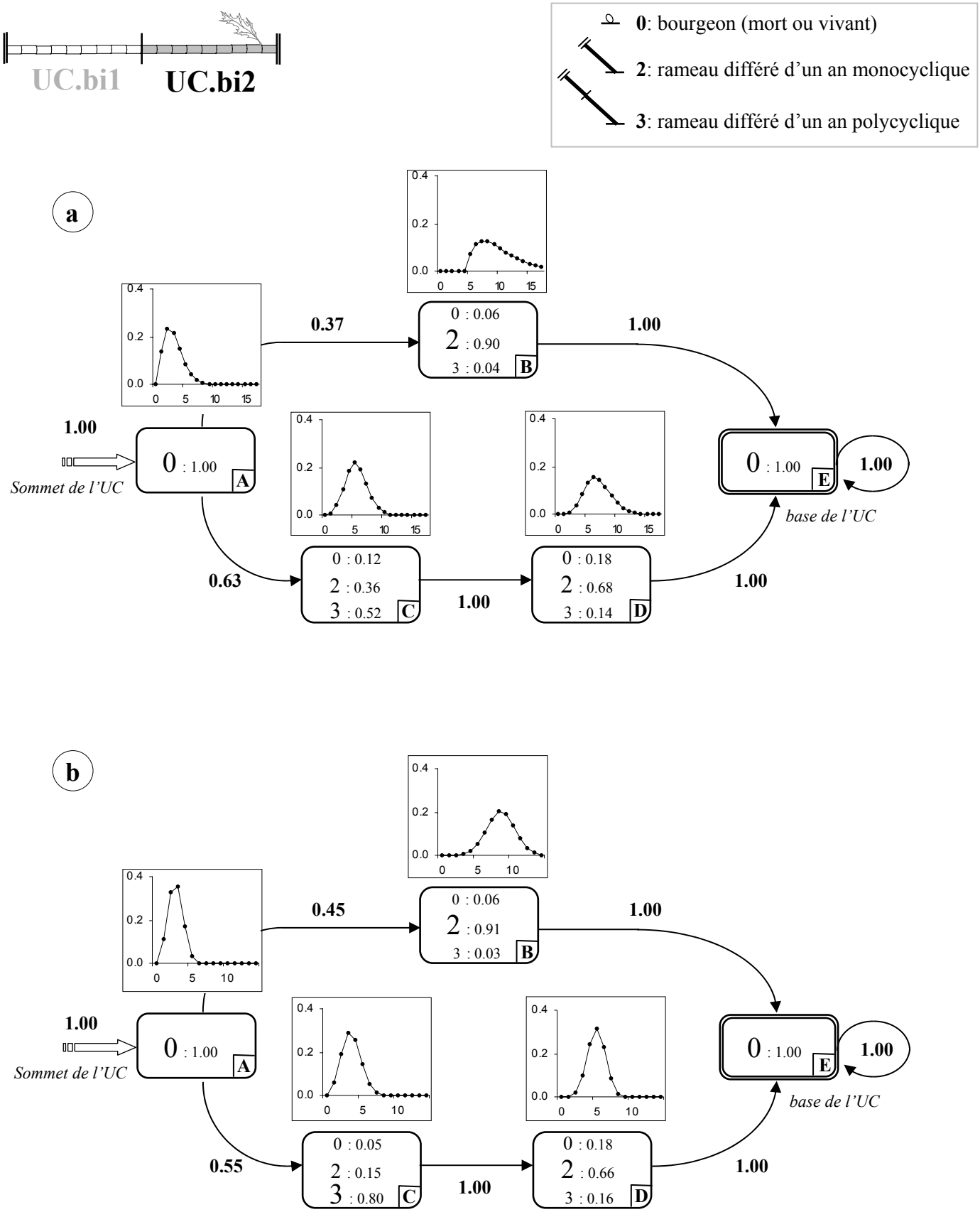


Planche 35. Semi-chaînes de Markov cachées estimées à partir des séquences de ramification des UC.bi2 des arbres du dispositif d'*Ayzieu* (a) et du domaine de *Cestas* (b).

1.3.3 Les UCbi.2

Le modèle estimé à partir des séquences de ramification des UC.bi2 des arbres d'*Ayzieu* comprend 5 états (**pl. 35, a**). Après l'état initial ***A*** exclusivement constitué de bourgeons, l'état ***B***, d'une part, et la succession des états ***C*** et ***D*** d'autre part, sont en parallèle. L'état ***C*** est constitué d'une majorité de rameaux différés d'un an polycycliques et correspond à une zone s'étendant en moyenne sur 6 nœuds. Les états ***B*** et ***D*** sont constitués principalement de rameaux différés d'un an monocycliques. Deux catégories d'UC sont ainsi mises en évidence : celles qui portent à leur sommet des rameaux différés d'un an polycycliques puis, au-dessous, des rameaux différés d'un an monocycliques (succession des états ***C*** et ***D***, 63 % des cas), et celles qui ne portent que des rameaux différés d'un an monocycliques (état ***B***, 37 % des cas).

Le modèle estimé à partir des séquences de ramification des UC.bi2 des arbres de *Cestas* comprend 5 états (**pl. 35, b**). Il montre dans l'ensemble les mêmes caractéristiques que le modèle estimé à partir des UC.bi2 des arbres d'*Ayzieu*. La zone portant des rameaux différés d'un an polycyclique (état ***C***) est légèrement plus courte (en moyenne 4 nœuds au lieu de 6). La proportion d'UC présentant des rameaux différés polycyclique est de 55 % ce qui est proche de celle observée chez les arbres de d'*Ayzieu* (63%).

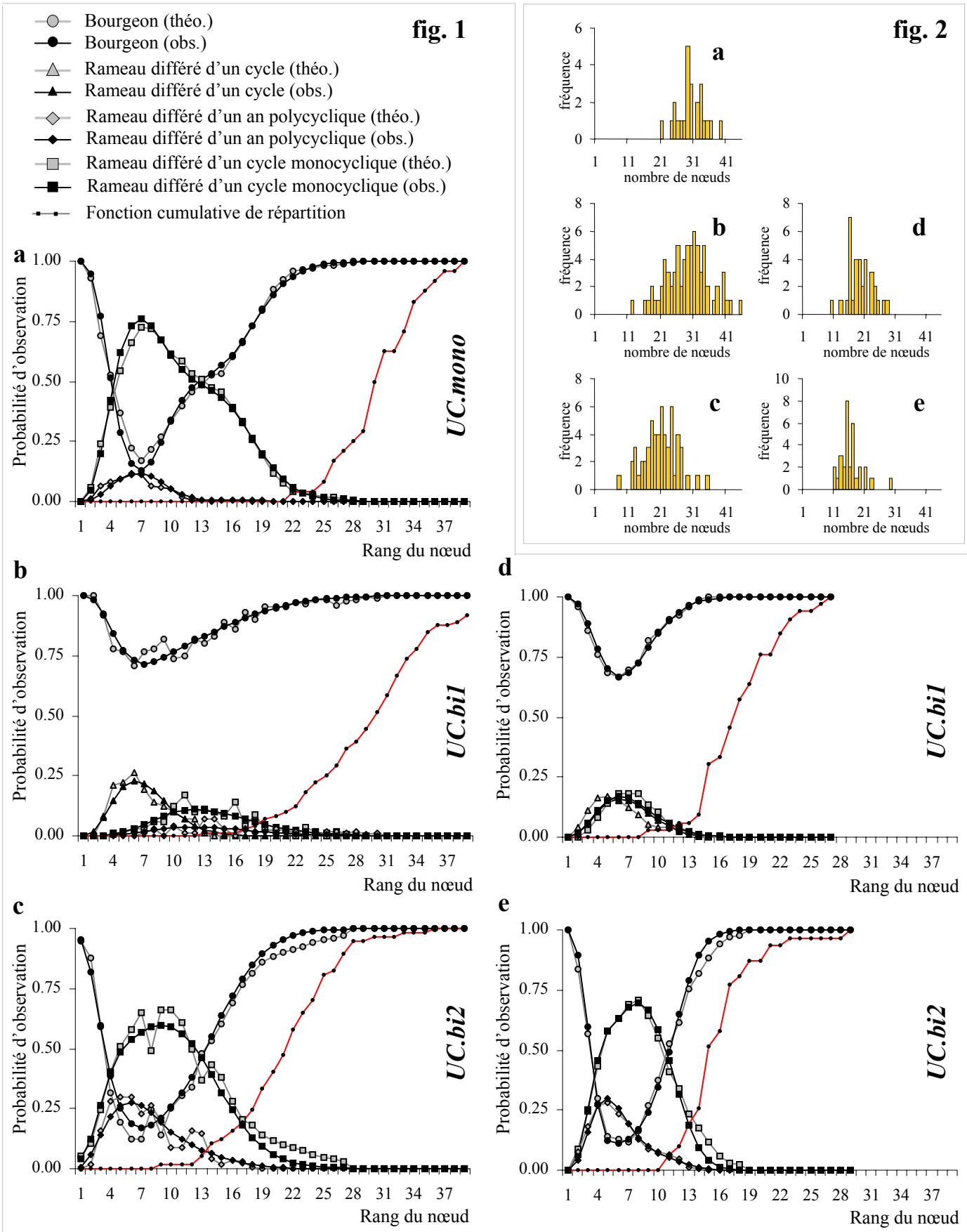


Planche 36. Longueur des séquences et probabilités d'observation des différents types de rameaux en fonction du rang du nœud porteur pour les UC.mono, UC.bi1 et UC.bi2 des arbres d'*Ayzieu* et de *Cestas*.

Figure 1. Probabilités d'observation des différents types de rameaux en fonction du rang du nœud porteur (point de vue "intensité") pour les UC.mono (**a**), UC.bi1 (**b**) et UC.bi2 (**c**) des arbres du dispositif d'*Ayzieu et* les UC.bi1 (**d**) et UC.bi2 (**e**) des arbres du domaine de *Cestas*. Les courbes observées (obs.) correspondent aux valeurs extraites de l'échantillon tandis que les courbes théoriques (théo.) correspondent aux valeurs calculées à partir des modèles estimés. La fonction de répartition de la longueur des séquences est représenté en courbe pointillée.

Figure 2. Distributions du nombre de nœuds (longueur des séquences) pour les UC.mono (**a**), UC.bi1 (**b**) et UC.bi2 (**c**) des arbres du dispositif d'*Ayzieu* et les UC.bi1 (**d**) et UC.bi2 (**e**) des arbres de Cestas.

1.4 Fréquences d'observation des différents types de rameaux en fonction du rang du nœud porteur (point de vue « intensité »).

L'ajustement des lois caractéristiques (organisées selon les points de vue intensité, intervalle et comptage) permet de juger de l'adéquation du modèle aux données (*cf partie III, § 2.2*) mais peut être également utilisé comme moyen de comparaison de différentes structures de ramification.

Quel que soit le type d'UC, les rameaux sont préférentiellement situés au sommet de l'UC. La probabilité maximale d'observation d'un nœud ramifié se situe respectivement pour les arbres d'*Ayzieu* et de *Cestas* autour du 7ème et du 5ème nœud sous l'apex et devient nulle aux environs du 26ème et du 16ème nœud (**pl. 36**).

Chez les arbres d'*Ayzieu*, les UC.mono (**pl. 36, fig. 1a**) et les UC.bi.2 (**pl. 36, fig. 1c**) ont des profils très semblables. Les rameaux différés d'un an sont situés préférentiellement dans la partie apicale des UC. Pour ces deux types d'UC, les rameaux différés d'un an polycycliques sont en plus faible proportion et ont une répartition moins étalée vers les nœuds d'index élevé que les rameaux différés d'un an monocycliques. Ils sont plus nombreux pour les UC.bi2 que pour les UC.mono avec une répartition plus étalée vers les nœuds d'index élevé.
Les UC.bi.1 (**pl. 36, fig. 1b**), sont nettement moins ramifiées que les UC.mono ou les UC.bi.2. Les rameaux différés d'un cycle sont situés préférentiellement au sommet et les rameaux différés d'un an sont situés au-dessous des rameaux différés d'un cycle. Il existe très peu de rameaux différés d'un an polycycliques, et ceux-ci occupent la même zone de répartition que les rameaux différés d'un an monocycliques.

Pour les UC.bi1 des arbres de *Cestas*, les zones de répartition des rameaux différés d'un cycle et des rameaux différés d'un an monocyclique se recouvrent (**pl. 36, fig. 1d**) et aucun gradient n'apparaît à l'inverse des arbres d'*Ayzieu*. Les UC.bi.2 ont globalement les mêmes caractéristiques que celles des arbres d'*Ayzieu* mais les zones sont plus courtes et moins étalées vers les nœuds de rang élevé (**pl. 36, fig. 1e**).

Quel que soit le site d'étude, il n'y a quasiment aucun recoupement chez les UC.mono et les UC.bi.1 entre la fonction de répartition des longueurs des séquences et les courbes de probabilités d'observation d'un nœud ramifié. Ceci ne se vérifie pas pour les UC.bi.2. Par exemple, chez les arbres d'*Ayzieu*, 20 % des séquences sont constituées de moins de 17 nœuds, alors qu'il y a pour cet index, et sur l'ensemble de l'échantillon, une probabilité d'observation d'un nœud ramifié de 0.25.

fig. 1 *UC.bi2*

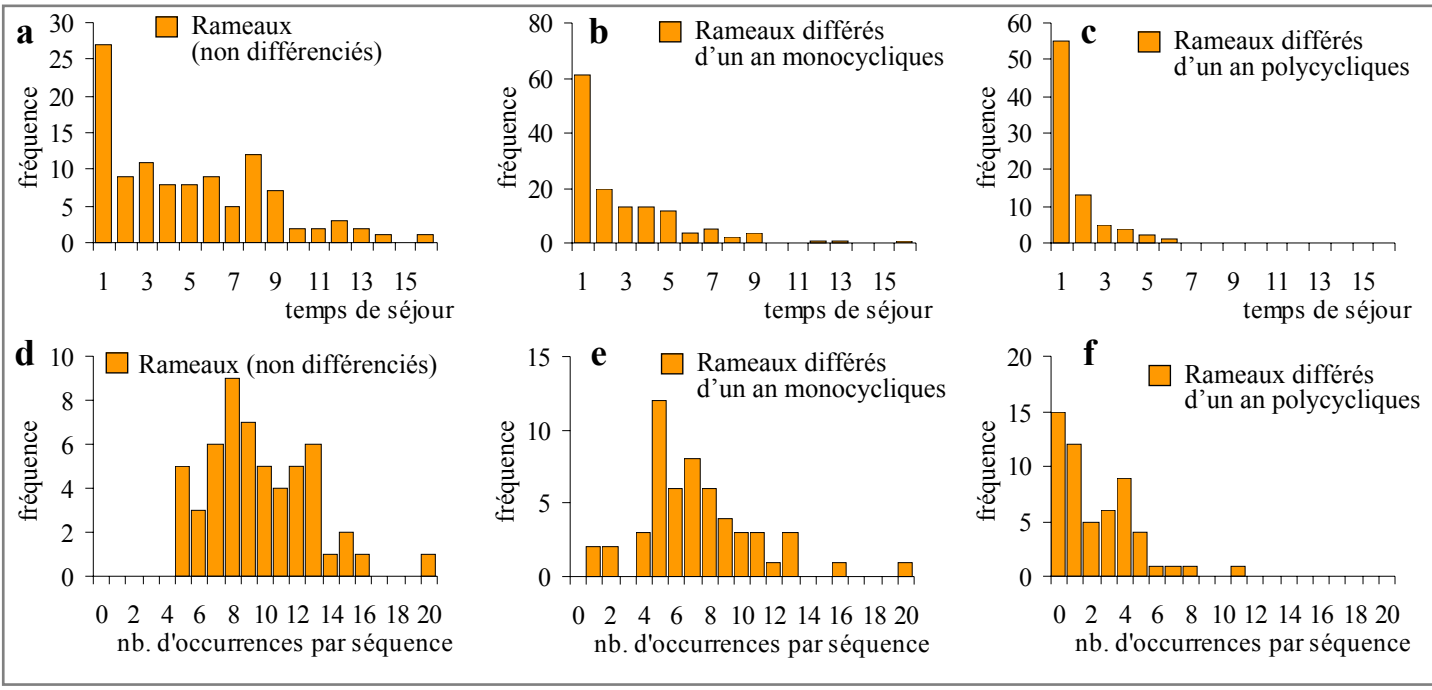


fig. 2 *UC.mono*

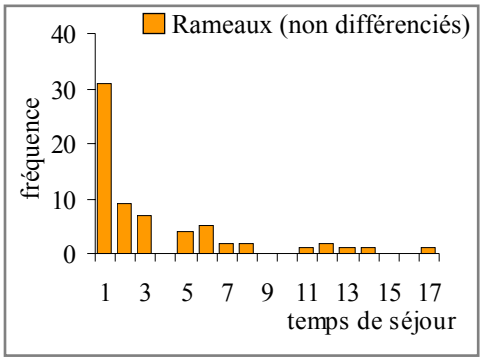


fig. 3 *UC.bi1*

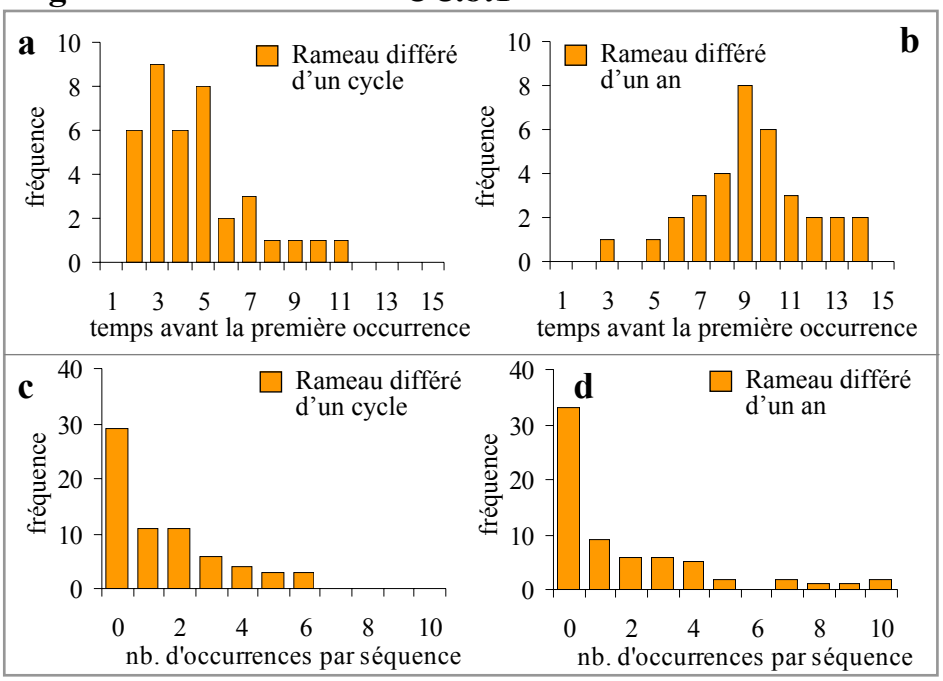


Planche 37. Temps avant la première occurrence, nombre d'occurrences par séquence et temps de séjour pour les différents types de rameaux mesurés sur les arbres d'*Ayzieu*.

Figure 1. Pour les UC.bi2 des arbres d'*Ayzieu*, temps de séjour (**a**, **b** et **c**) et nombre d'occurrences par séquences (**d**, **e** et **f**) lorsque l'on considère les rameaux (quels qu 'ils soient, **a** et **d**), les rameaux différés d'un an monocycliques (**b** et **e**) et les rameaux différés d'un an polycycliques (**c** et **f**).

Figure 2. Pour les UC.bi1 des arbres d'*Ayzieu*, temps avant la première occurrence (**a** et **c**) et nombre d'occurrences par séquence (**b** et **d**) pour les rameaux différés d'un cycle (**a** et **b**) et les rameaux différés d'un an (**c** et **d**).

Figure 3. Pour les UC.mono des arbres d'*Ayzieu*, temps de séjour pour les rameaux(qu'ils soient mono- ou polycycliques)

On notera dans tous les cas, la bonne adéquation entre les valeurs observées et les valeurs théoriques du modèle estimé.

1.5 Temps avant la première occurrence, nombre d'occurrences par séquence et temps de séjour

Quelques points de vue supplémentaires sont ici considérés sur les arbres d'*Ayzieu* qui étaient les plus ramifiés (**pl. 37**).

Sur les UC.bi2, il apparaît que les rameaux sont le plus souvent isolés, le temps de séjour le plus fréquent étant de 1 (**pl. 37, fig. 1a**). Ceci est également vrai lorsqu'on considère les rameaux différés d'un an mono- ou polycycliques séparément (**pl. 37, fig. 1** respectivement **b** et **c**). Les rameaux différés d'un an monocycliques sont plus nombreux que les rameaux différés d'un an polycycliques (**pl. 37 fig. 1e et f**). Pour ces derniers, les UC n'en portent aucun la plupart du temps ou alors un seul (**pl. 37, fig. 1f**).

Sur les UC.mono, les rameaux sont également la plupart du temps isolés (qu'ils soient mono- ou polycycliques, ces derniers étant très peu nombreux) ; (**pl. 37, fig. 2**).

Sur les UC.bi1, les premiers rameaux différés d'un cycle se trouvent en moyenne vers le 4ème nœud sous l'apex tandis que les premiers rameaux à développement différé d'un an se trouvent plus loin, en moyenne vers le 9ème nœud sous l'apex (**pl. 37**, **fig. 3** respectivement **a** et **b**). Lorsqu'on considère le nombre d'occurrences par séquence pour les rameaux différés d'un cycle ou d'un an, la modalité la plus fréquente est l'absence de rameau (**pl. 37 fig. 3c** et **d**). Le nombre moyen de rameaux différés d'un cycle est inférieur au nombre moyen de rameaux différés d'un an (1.49 au lieu 1.79 ou 2.63 au lieu de 3.53 si on considère les UC portant au moins 1 rameau du type considéré).

1.6 Proportion de cataphylles et de bourgeons morts associés à chaque état des modèles.

Les états initiaux ***A***, dont la contrainte imposée était de contenir des bourgeons, sont caractérisés par une majorité de nœuds associés à des cataphylles (70 % en moyenne chez les arbres d'Ayzieu et 92 % chez les arbres de Cestas) ; (**tab. 5**).
Ceci est également vrai mais, en plus faible proportion, pour les états finaux (de 22 à 41 % de nœuds associés à des cataphylles). Les états intermédiaires des arbres d'*Ayzieu* se caractérisent par des nœuds associés à des feuilles assimilatrices. Une proportion plus importante de cataphylles est présente dans les états intermédiaires des arbres de *Cestas*.

Tableau 5. Pourcentage de cataphylles associées aux différents états des modèles pour les trois types d'UC considérées : UC.mono, UC.bi1, et UC.bi2 (définis dans le texte) des arbres d'*Ayzieu* et de *Cestas*

	Arbres d'*Ayzieu*			Arbres de *Cestas*	
	UC.mono	UC.bi1	UC.bi2	UC.bi1	UC.bi2
État ***A***	68.6	77.3	61.1	99.1	85.2
État ***B***	0.0	10.6	0.0	11.9	10.8
État ***C***	0.0	0.7	0.0	23.5	23.2
État ***D***	0.0	0.0	0.5	23.0	0.0
État ***E***	0.0	21.9	41.1	-	43.0
État ***F***	34.8	-	-	-	-

Pour l'ensemble des UC des arbres d'*Ayzieu*, les bourgeons associés aux états intermédiaires, étaient pour la plupart morts (93 % en moyenne) au moment de l'étude (**tab. 6**) tandis que seulement 15 % en moyenne des bourgeons étaient morts pour les arbres de *Cestas*. La proportion de bourgeons morts est plus faible au sein des états initiaux et des états finaux que dans les états intermédiaires chez les arbres d'*Ayzieu* tandis qu'elle est équivalente chez les arbres de *Cestas*. Les UC.bi1 des arbres d'*Ayzieu* s'individualisent avec 17.2 % de bourgeons morts dans l'état ***A*** contre respectivement 40.6 et 52.7 % pour les UC.mono et les UCbi.2. Les UC.bi2 présentent un pourcentage de bourgeons morts associés à l'état final absorbant légèrement plus élevé que les UC.mono ou les UC.bi1 (respectivement 42.4 % contre 27.7 % et 24.5 %).

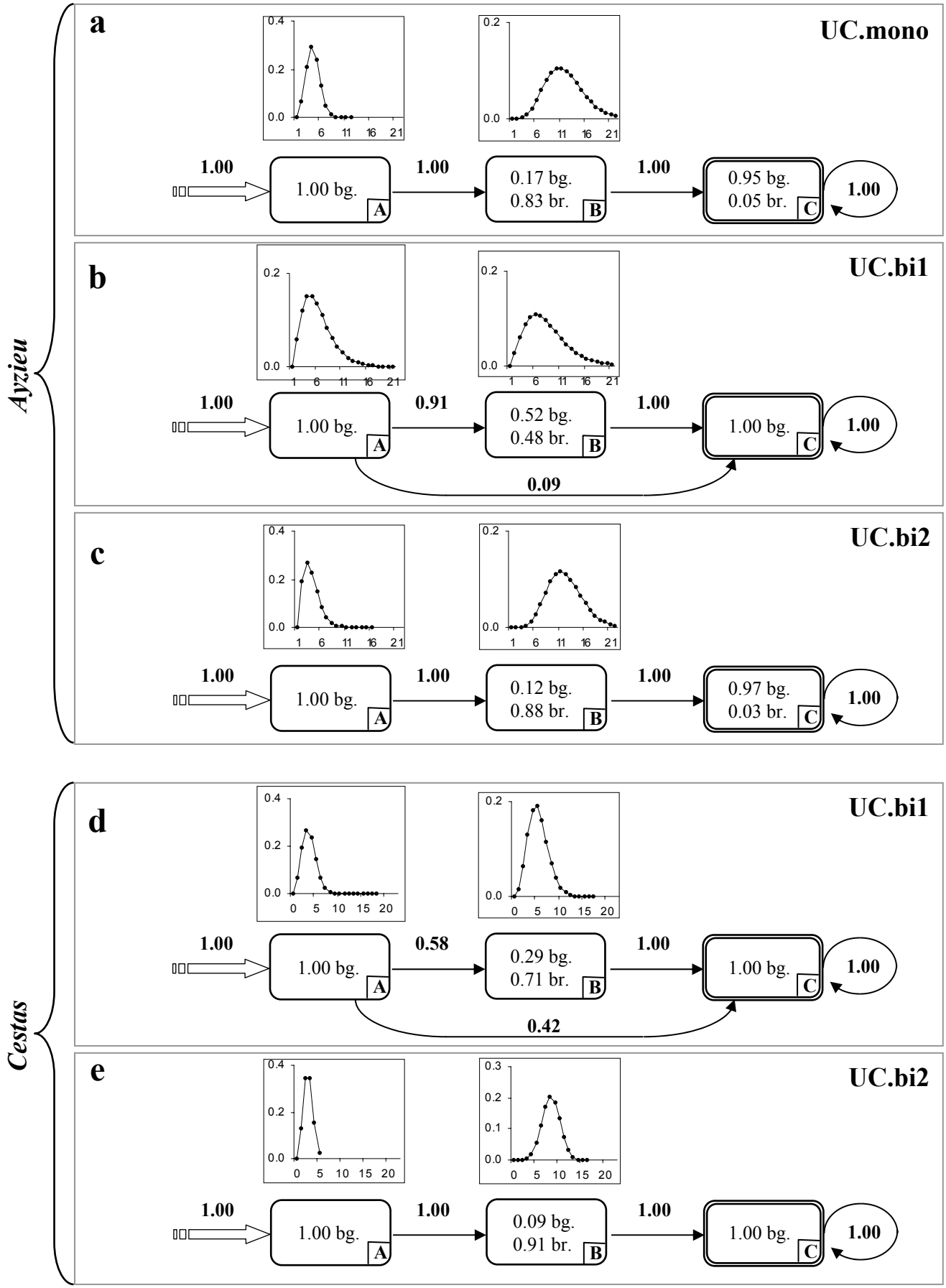


Planche 38. Segmentation par une semi-chaîne de Markov cachée des zones ramifiées et non ramifiées sur les UC des arbres d'*Ayzieu* (UC.mono, UC.bi1 et UC.bi2) et de *Cestas* (UC.bi1 et UC.bi2).

Semi-chaînes de Markov estimées à partir des séquences de ramification des UC.mono (**a**), UC.bi1 (**b**) et UC.bi2 (**c**) des arbres du dispositif d'*Ayzieu* et aux séquences de ramification des UC.bi1 (**d**) et des UC.bi2 (**e**) des arbres du domaine de *Cestas*. Les différents types de rameaux ne sont pas différenciés, seule la modalité ramifié/non-ramifié est prise en compte. bg. = bourgeon ; br. = branche.

Tableau 6. Pourcentage de bourgeons morts sur l'ensemble des observations « bourgeon : (0) » associées aux différents états des modèles pour les trois types d'UC considérées : UC.mono, UC.bi1, et UC.bi2 (définis dans le texte) des arbres d'*Ayzieu* et de *Cestas*.

	Arbres d'*Ayzieu*			Arbres de *Cestas*	
	UC.mono	UC.bi1	UC.bi2	UC.bi1	UC.bi2
État ***A***	40.6	17.2	52.7	14.4	30.5
État ***B***	100.0	72.1	100.0	16.1	85.5
État ***C***	100.0	85.3	92.9	13.3	92.3
État ***D***	100.0	85.2	97.1	39.3	95.3
État ***E***	100.0	24.5	42.4	-	55.2
État ***F***	27.7	-	-	-	-

1.7 Longueur des zones ramifiées en relation avec le nombre total de nœuds des séquences.

Afin d'étudier la plasticité des zones en fonction du nombre de nœuds total de l'UC, les modèles estimés à partir des séquences de ramification des UC.mono, UC.bi1 et UC.bi2 ont été simplifiés de manière à ce qu'ils soient constitués d'une succession de 3 états : ***A*** : non-ramifié, ***B*** : ramifié, ***C*** : non-ramifié (**pl. 38**). Les différents types de rameaux ne sont alors plus distingués. Pour les UC.mono et les UC.bi2 qui sont toutes ramifiées, la succession entre ces états se fait selon un automate où les transitions de l'état ***A*** vers l'état ***B*** et de l'état ***B*** vers l'état ***C*** absorbant sont égales à 1.

Pour les arbres d'*Ayzieu*, les modèles estimés à partir des séquences de ramification des UC.mono et des UC.bi2 sont très proches, aussi bien pour les lois d'occupation que pour les probabilités d'observation associées aux états (**pl. 38, a *et* c**). Pour les UC.bi1, dont certaines ne sont pas ramifiées (9 %), une transition est possible de l'état initial ***A*** vers l'état absorbant ***C***. L'état ***B*** est constitué d'une proportion équivalente de bourgeons et de rameaux (**pl. 38, b**).

Pour les arbres de *Cestas* les UC.bi1 ont une proportion d'UC non ramifiées plus élevée que celles des arbres d'*Ayzieu* (42 % au lieu de 9%). Pour les arbres de Cestas, la zone ramifiée des UC.bi2 est plus longue que celle des UC.bi1 (**pl. 38, d** et **e**) mais plus courte que celle des UC.bi2 des arbres d'*Ayzieu* (**pl. 38, c** et **e**).

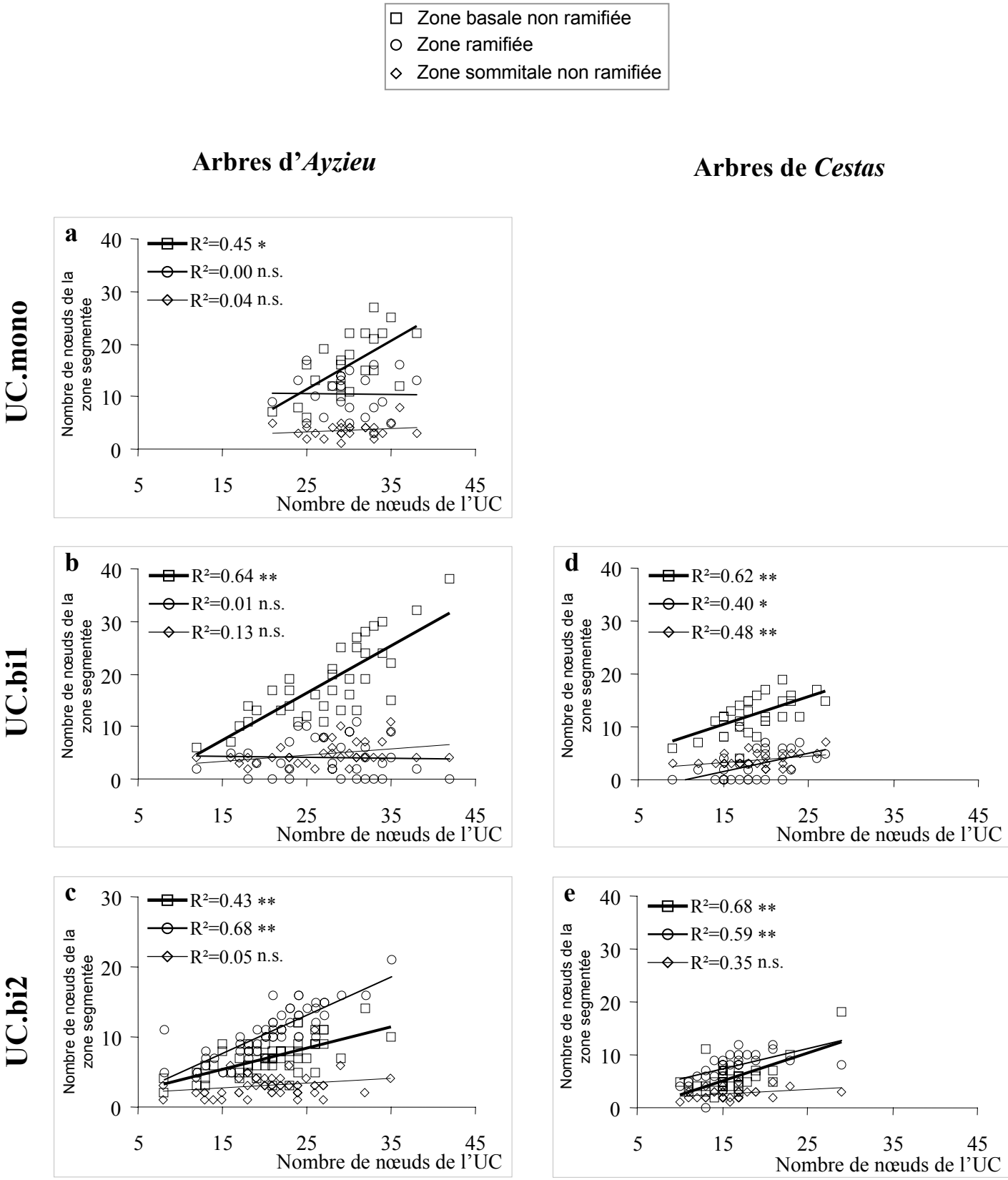


Planche 39. Relation entre le nombre de nœuds des zones ramifiées et non ramifiées et le nombre de nœuds total des UC mesurée pour les arbres d'*Ayzieu* (UC.mono, UC.bi1 et UC.bi2) et de *Cestas* (UC.bi1 et UC.bi2).
Corrélation entre le nombre de nœuds des zones segmentées correspondant aux états ***A*** (zone sommitale non ramifiée —◇—), ***B*** (zone médiane ramifiée —○—) et ***C*** (zone basale non ramifiée —□—) des modèles de la *planche **38***, avec le nombre de nœuds total de l'UC considérée pour les UC.mono, UC.bi1 et UC.bi2 des arbres du dispositif d'*Ayzieu* (respectivement **a**, **b** et **c**) et des UC.bi1 et UC.bi2 des arbres du domaine de *Cestas* (respectivement **d** et **e**). ** et * le coefficient de corrélation est respectivement significatif au seuil de 99 % ou au seuil de 95 %. n.s. non significatif (*table A1.9,* Saporta, 1990).

Le nombre de nœuds des parties segmentées correspondant aux états ***A***, ***B*** et ***C*** est mis en relation avec le nombre total de nœuds de la séquence considérée (**pl. 39**). Pour les trois types d'UC des arbres d'*Ayzieu*, le nombre total de nœuds des UC n'est pas corrélé avec le nombre de nœuds de la zone sommitale non ramifiée tandis qu'il montre une corrélation positive avec le nombre de nœuds de la zone basale non ramifiée (**pl. 39, a, b, c**). Par ailleurs, une corrélation positive existe chez les UC.bi2 entre le nombre total de nœuds de l'UC et le nombre de nœuds de la zone ramifiée, ce qui n'est pas le cas chez les UC.mono et les UC.bi1. Pour les UC.bi1 et les UC.bi.2 des arbres de *Cestas* le nombre de nœuds de la zone médiane ramifiée et de la zone basale non ramifiée est corrélé positivement au nombre total de nœuds de l'UC. Pour les UC.bi1, le nombre de nœuds de la zone sommitale non ramifié est également corrélé au nombre total de nœud de l'UC ce qui ne se vérifie pas chez les UC.bi2.

1.8 Interprétation des résultats

Comme l'ont souligné les travaux précédents sur diverses espèces du genre *Quercus* (Dickson, 1994 ; Collin *et al.*, 1996 ; Guérard *et al.*, 2001, Collet *et al.*, 1997, Heuret *et al.*, 2000 ; Nicolini *et al.*, 2000), les moyennes des différents paramètres mesurés montrent que les UC printanières (UC.mono et UC.bi1) sont proches en ce qui concerne les paramètres de la croissance (longueur, nombre de nœuds) tandis que les dernières UC mises en place au cours de l'année (UC.mono, UC.bi2) sont les plus ramifiées. Pour les arbres d'*Ayzieu*, cette similitude entre UC.mono et UC.bi2 se vérifie également lorsque l'on considère la fréquence d'observation des différents types de rameaux en fonction du rang du nœud porteur (point de vue intensité).

La segmentation obtenue à partir des modèles simplifiés (**pl. 38**) montre que, chez les arbres d'*Ayzieu*, une différence essentielle existe entre UC.mono et UC.bi2 quant à la propriété des zones à se dilater en fonction du nombre de nœuds total de l'UC. Pour les UC.mono, tout comme pour les UC.bi1, la longueur de la zone ramifiée est stable quel que soit le nombre total de nœuds de l'UC. Au contraire, chez les UC.bi2, la zone ramifiée sera d'autant plus longue, que l'UC sera constituée d'un grand nombre de nœuds. Cette propriété des UC.bi2 se devine lorsque l'on compare le recouvrement de la fonction de répartition de la longueur des séquences avec les probabilités de ramification en fonction du rang du nœud. Si l'on considère que la probabilité de ramifier en fonction du rang du nœud est indépendante du nombre de nœuds total de l'UC, alors certaines UC.bi2 peuvent être ramifiées jusqu'à la base ce qui ne s'observe jamais concrètement. On voit alors qu'il existe une relation entre la longueur des zones et la longueur totale de l'UC.
Pour les arbres de Cestas on retrouve pour les UC.bi2 les mêmes propriétés de dilatation de zone. Par contre, sur les UC.bi1 des arbres de *Cestas*, le nombre de nœuds constituant les trois zones segmentées apparaissent corrélé au nombre total de nœuds contrairement au UC.bi1 des arbres d'*Ayzieu*. Pour les deux populations, la notion de zones est cependant a considérer avec précaution pour les UC.bi1, la zone dite « ramifiée » segmentée étant constituée d'un fort pourcentage d'observation « bourgeon » (**pl. 38**).

Cette description tenant compte de différentes zones permet également de mieux comprendre les corrélations observées lorsque l'on considère les variables brutes comme la longueur, le nombre total de nœuds ou le nombre total de branches de l'UC (Guérard *et al.*, 2001). En regard de ces propriétés de dilatation de zones pouvant être indépendantes entre elles, on peut s'interroger sur la pertinence de ratio tel qu'un nombre moyen de branches par mètre linéaire ou par nœud et sur l'interprétation que l'on peut avoir de la variabilité de ces indicateurs usuellement utilisés.

Les causes de cette différence fondamentale entre les UC.mono et les UC.bi2 observée chez les arbres d'*Ayzieu* restent obscures. Nous soulignerons juste quelques différences entre ces deux types d'UC qui nous paraissent être des pistes de recherche intéressantes. Tout comme le chêne sessile (Fontaine *et al.*, 1999), les UC.bi2 semblent pouvoir être constituées d'une partie préformée et d'une partie néoformée tandis que les UC printanières (UC.mono et UC.bi) sont entièrement préformées[1] (Bettefort, 1994). D'autre part, les différents organes des UC printanières ont séjourné plusieurs mois dans le bourgeon hivernal tandis que les organes des UC.bi2 n'ont séjourné que très peu de temps dans le bourgeon fugace estival. Au cours de ces périodes plus ou moins longues, les interactions au sein du bourgeon entre les primordiums foliaires et l'organogenèse ont sans aucun doute une influence sur la morphologie de la future pousse (Champagnat *et al.*, 1986 ; Nozeran et Neville, 1974). Dernier point, le débourrement d'UC printanières apparaît sur une période d'une quinzaine de jours tandis que l'apparition des UC.bi2 est possible sur une période de 2 mois (Bettefort, 1994). Des études visant à caractériser ces phénomènes pourraient permettre de préciser dans quelle mesure ces différences fondamentales observées entre UC.mono et UC.bi2 sont liées.

La répartition préférentielle des rameaux polycycliques au sommet de certaines UC.mono et UC.bi2 traduit un gradient acropète de vigueur croissante de la base vers le sommet de l'UC, le polycyclisme s'associant généralement à un gain de taille de la pousse annuelle (Dickson, 1994 ; Guérard *et al.*, 2001). Ce gradient se superpose au phénomène d'acrotonie (Caraglio et Barthélémy, 1997) caractéristique du genre *Quercus* (Champagnat, 1947), la ramification étant dans son ensemble situé au sommet de l'UC.

Chez les arbres d'*Ayzieu*, les rameaux à développement différé d'un an sont systématiquement disposés sous une première zone constituée de rameaux ou de bourgeons dont la plupart étaient morts au moment de l'observation. Cette configuration n'est pas retrouvée chez les arbres de *Cestas* et les rameaux à développement différé d'un cycle occupent la même zone de répartition que les rameaux à développement différé d'un an.

Dans le cas des arbres d'*Ayzieu*, plusieurs hypothèses permettent d'expliquer cette régularité. Au cours de l'été, il est possible que l'ensemble des bourgeons latéraux situés sur cette première zone commencent leur expansion, mais qu'un grand nombre d'entre eux avorte. L'année suivante, lorsque les rameaux différés d'un an se mettent en place, les méristèmes encore viables se situent obligatoirement sous cette première zone constituée d'une majorité de rameaux différés d'un cycle ou de bourgeons morts. Il faut noter que le développement des rameaux différés d'un an est alors favorisé si l'UC ne porte alors pas de rameaux différés d'un

[1] tout élément ou portion de tige est qualifié de préformé ou de néoformé s'il est respectivement présent ou non à l'état d'ébauche dans un bourgeon avant son débourrement (Caraglio et Barthélémy, 1997).

cycle et que, contrairement aux UC.mono et UC.bi2, aucun gradient de répartition n'existe entre les rameaux différés d'un an mono- et polycycliques. Cette première hypothèse serait à rapprocher des observations de Harmer (1991) qui mentionne 50 % d'avortements sur l'ensemble des bourgeons ayant commencé leur expansion sur des UC printanières de chêne sessile. Au moment de notre étude, en hiver 1995/1996, 72 % des bourgeons associés à cette zone étaient absents ou cassés. On peut envisager que les 28% de bourgeons restants sont latents et gardent la potentialité de se développer ultérieurement (rameaux différés de plus d'un an). Cette seconde hypothèse semble cependant peu probable car chez la majorité des feuillus, ce type de bourgeon, à l'origine des gourmands ou rameaux épicormiques, se situe à l'aisselle des cataphylles présentes au niveau des arrêts de croissance (Gill, 1971 ; Harmer, 1991 ; Remphrey et Davidson, 1991). Ils correspondraient, dans notre cas, aux bourgeons associés aux états initiaux et finaux des modèles. Un suivi de croissance, ainsi que la dissection des bourgeons et/ou l'utilisation de techniques de coloration afin de vérifier l'activité cellulaire des méristèmes au cours de l'été devraient permettre de vérifier ces hypothèses.

Le fait que ce gradient ne s'observe pas sur les arbres de *Cestas* peut être dû à leur plus jeune âge. De précédents travaux ont montré que les propriétés morphologiques et fonctionnelles des unités de croissance se modifiaient très rapidement d'une année à l'autre lors de la phase d'établissement de l'arbre (Heuret *et al.*, 2000 ; Nicolini *et al.*, 2000 ; Guérard *et al.*, 2001). Il est également probable, si l'on accepte l'hypothèse d'avortement précoce des méristèmes, que l'origine de la mort de ceux ci soit d'origine exogène (température, stress hydrique) et non pas un caractère stable exprimé au cours de l'ontogénie. On assisterait alors chez les arbres d'*Ayzieu* juste à un effet annuel. La description d'UC d'arbres d'âges variés et situés dans des conditions environnementales devrait permettre de préciser le caractère annuel ou endogène de ce mode de disposition des différents types de rameaux sur les UC.bi1 et en fonction de l'ontogénie.

2 *Cecropia obtusa* Trécul (Cecropiaceae C.C. Berg).

Au sein d'un peuplement, l'axe principal de 30 individus et la totalité des axes constituant le système aérien ramifié de 10 d'entre eux ont été décrits sous la forme de séquence d'événements où le nœud constitue le paramètre d'index et les types de production axillaire (cicatrices ou présence de rameaux et/ou d'inflorescences) les variables qualitatives mesurées. L'objectif de ce travail est d'étudier la possibilité de déduire rétrospectivement la dynamique de développement de l'arbre malgré l'absence de marqueur morphologique temporel a priori évident.

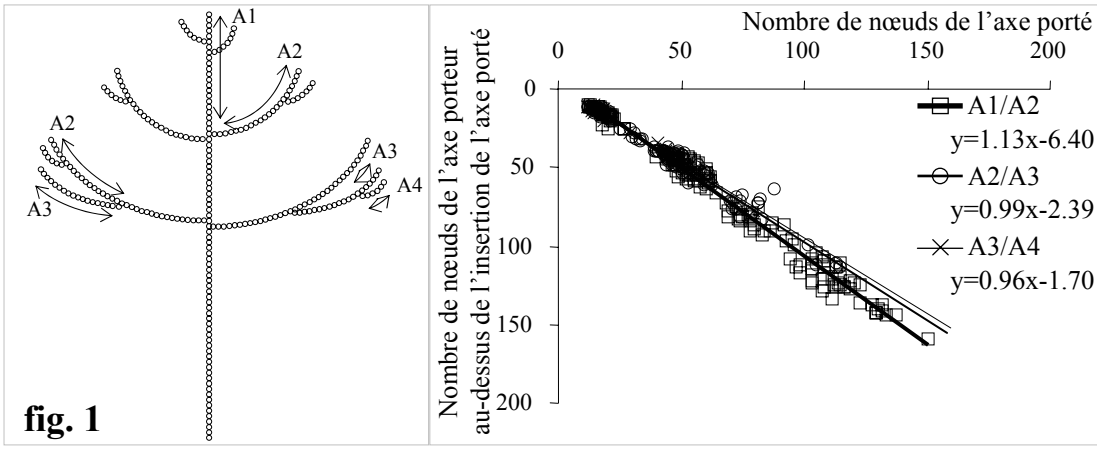
2.1 Hauteur et diamètre des arbres et position de la première branche et de la première inflorescence sur le tronc

Les arbres étudiés ont un diamètre moyen de 18.1±1.2 centimètres à 1.30 mètres du sol et une hauteur totale moyenne de 13.9±2.0 mètres. L'axe principal est constitué de 284±15 nœuds. La première branche, vivante ou élaguée, se trouve en moyenne à 6.9±0.5 mètres ce qui correspond à 120±10 nœuds au-dessus du premier nœud visible au niveau des racines échasses. La première floraison se situe pour la majorité des individus juste après la formation du premier ou du second étage de branches (**tab. 7**).

Tableau 7. Localisation des premières cicatrices d'inflorescences par rapport aux étages de branches successifs présents sur le tronc.

	< 1 étage	1< <2 étage	2< <3 étage	3< <4 étage	4< <5 étage	5< <6 étage
Nombre d'individus	2	11	14	2	0	1

Les arbres mâles portent en moyenne légèrement plus d'inflorescences développées que les arbres femelles sur le tronc (**tab. 8**). Aucune différence significative n'apparaît, entre mâles et femelles, quant au nombre d'inflorescences avortées.


A1
A2
A2
A3
A3
A4
fig. 1
Nombre de nœuds de l'axe porté
0
50
100
150
200
Nombre de nœuds de l'axe porteur au-dessus de l'insertion de l'axe porté
A1/A2
y=1.13x-6.40
A2/A3
y=0.99x-2.39
A3/A4
y=0.96x-1.70

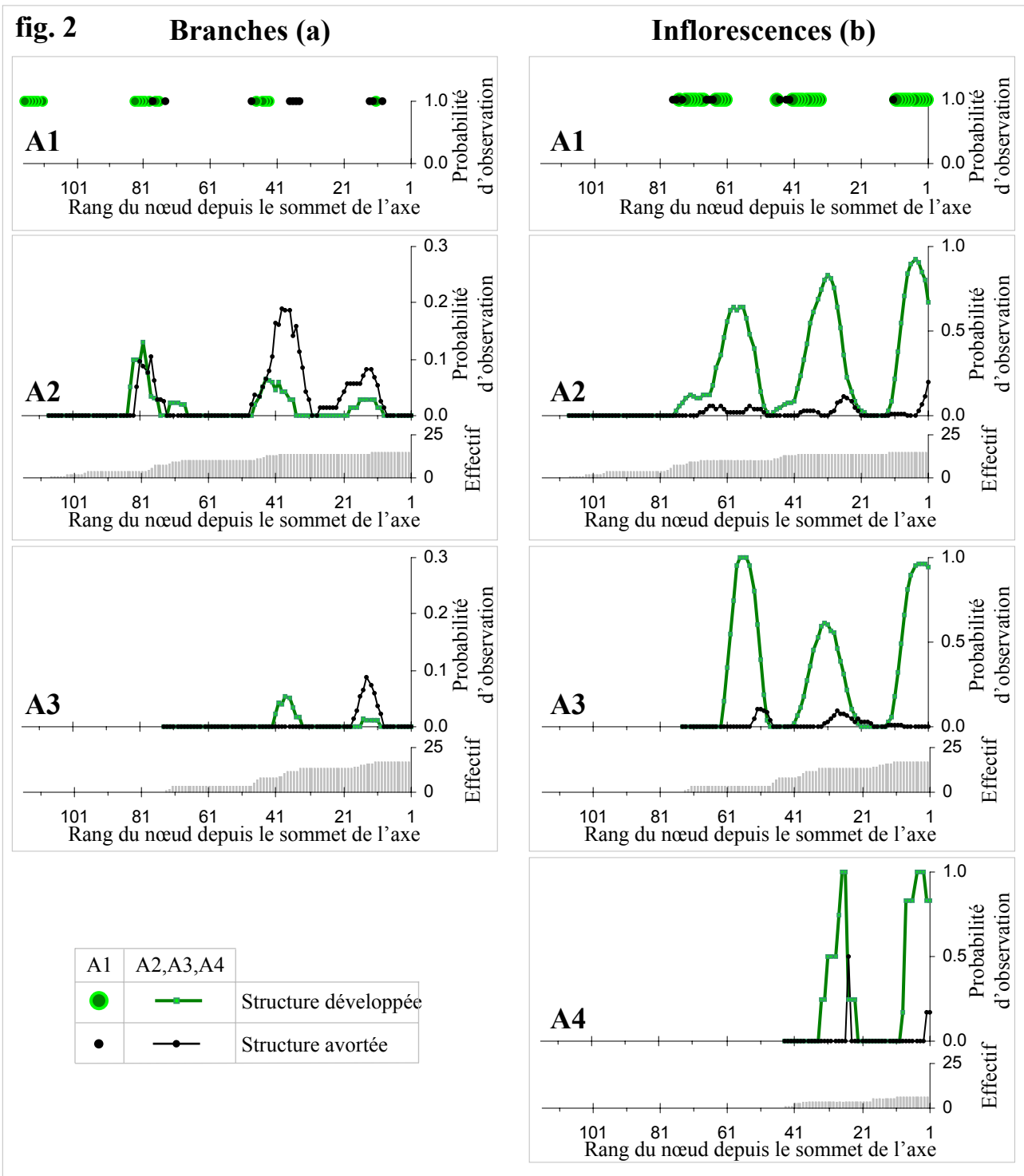


fig. 2
Branches (a)
Inflorescences (b)
A1
A2
A3
A4
Probabilité d'observation
Effectif
Rang du nœud depuis le sommet de l'axe
101
81
61
41
21
1
A1
A2,A3,A4
Structure développée
Structure avortée

Planche 40.

Tableau 8. Fréquence moyenne de nœuds de l'A1 portant, ou ayant porté, des inflorescences avortées ou développées pour les arbres mâles ou femelles. Les nœuds sont considérés à partir de la première inflorescence développée jusqu'à l'extrémité de l'axe. Les moyennes sont associées aux écarts types et les comparaisons des distributions (test de Wilcoxon-Mann-Whitney) sont représentées par les lettres a et b. Pour une même caractéristique, lorsque la lettre change, les distributions correspondantes sont significativement différentes au seuil de 95 %. *n* = effectif.

		Moyenne des fréquences		Écart type
Inflorescences	Mâles (*n*=18)	0.438	*a*	0.147
	Femelle (*n*=12)	0.337	*b*	0.128
Inflorescences avortées	Mâles (*n*=18)	0.066	*a*	0.075
	Femelle (*n*=12)	0.060	*a*	0.057

2.2 Synchronismes au niveau de l'individu

Quel que soit l'ordre de l'axe considéré, son nombre de nœuds est corrélé positivement au nombre de nœuds de l'axe porteur au-dessus de son insertion (**pl. 40, fig. 1**). Les pentes des droites de régression sont très proches de 1, ce qui tend à montrer que la mise en place de nouveaux nœuds se fait au même rythme sur tous les axes d'un même arbre.

Pour l'ensemble des axes considérés, les branches et les inflorescences se situent sur des zones précises et distinctes (**pl. 40, fig. 2**). Pour les inflorescences, les probabilités maximales d'observation se situent aux alentours du 4ème, 31ème et 58ème nœud sous l'apex tandis que pour les branches, elles se situent aux alentours du 13ème, 42ème et 80ème nœud sous l'apex. Floraison et ramification se produisent ainsi en alternance.

Planche 40. Corrélations entre le nombre de nœuds des différents axes et probabilités d'observation des différents types de productions axillaires en fonction du rang du nœud.

Figure 1. Corrélation entre le nombre de nœuds des axes latéraux (ordre *n*) et le nombre de nœuds de leur axe porteur (ordre *n*-1) au-dessus de leur insertion. Cette comparaison est effectuée pour l'ensemble des A2 (par rapport aux A1), des A3 (par rapport aux A2) et des A4 (par rapport aux A3) pour les 10 arbres décrits totalement.

Figure 2. Probabilité d'observation de nœuds portant des branches (a) et des inflorescences (b) développées, ou avortées (à partir de l'observation directe des structures ou de leur cicatrice) en fonction du rang du nœud depuis le sommet des axes pour l'A1, les A2, A3 et A4 d'un même individu représentatif. Les effectifs de nœuds présents pour chaque rang et à partir duquel sont calculées les probabilités d'observation sont représentées en dessous de celles -ci.

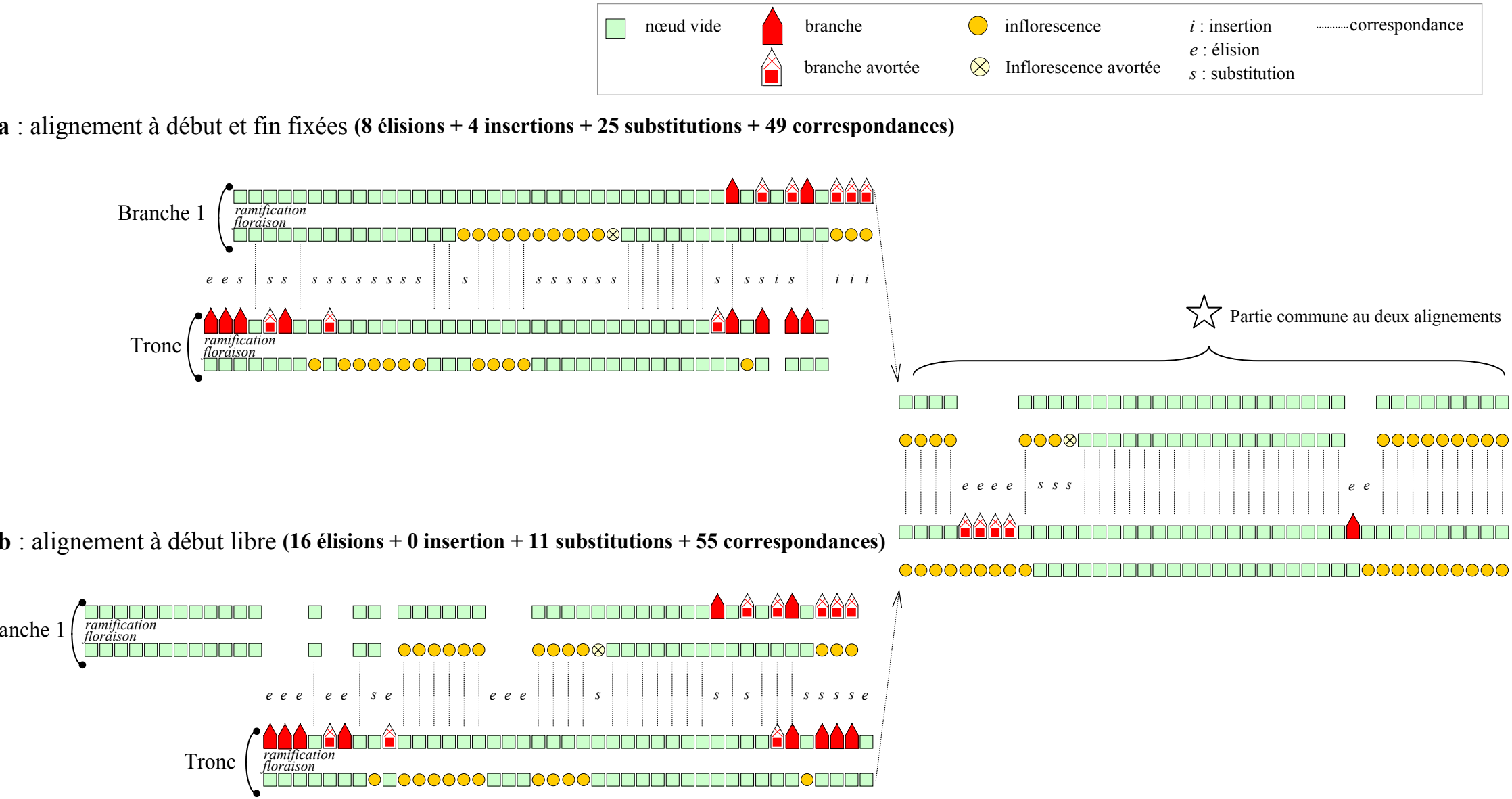


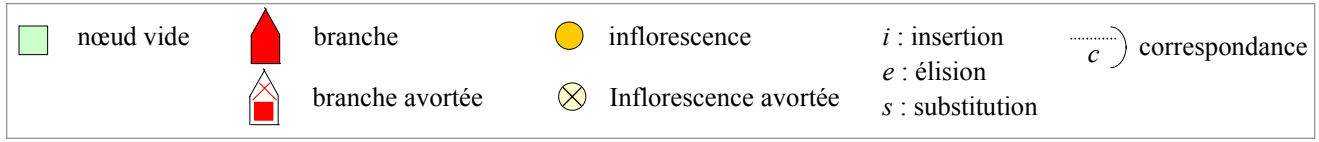
Planche 41. Alignements de séquences bivariées (ramification + floraison) entre une branche et la partie du tronc au-dessus de son insertion.
Deux algorithmes sont utilisés : (**a**) le début et la fin des séquences alignées sont obligatoirement recalées ; (**b**) les insertion/élision n'ont aucun coût lorsqu'elles se produisent au début des séquences. A partir d'un certain niveau, l'alignement entre les deux séquences s'effectue de la même manière quel que soit l'algorithme utilisé ; l'étoile blanche à cinq branches désigne cette partie commune qui n'est représentée qu'une seule fois.

Les étages de branches observés sur l'axe principal des arbres sont également présents sur l'ensemble des autres ordres de ramification ce qui tend à montrer que le processus de ramification affecte toutes les parties de l'arbre de manière synchrone (**pl. 40, fig. 2**). Il en est de même pour le processus de floraison. Les rameaux sont nettement moins représentés que les inflorescences et la proportion de rameaux avortés est élevée.

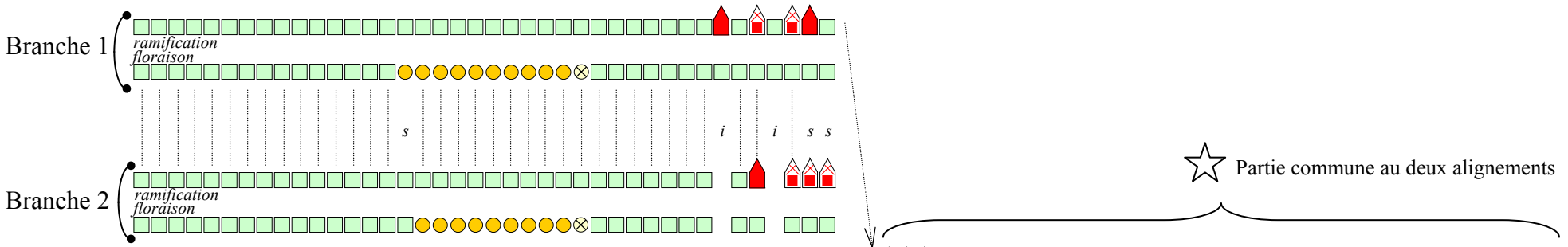
La séquence mesurée sur un A2 représentatif est comparée à la séquence correspondant à la partie de l'A1 située au-dessus de son insertion (**pl. 41**). Les entre-nœuds sont décrits de la base vers le sommet des axes. L'alignement des deux séquences est effectué selon deux modalités : (*i*) les débuts et les fins des séquences sont fixés et (*ii*) les débuts des séquences sont libres (*cf. partie III, § 2.4.1*). Lorsque le début et la fin des séquences sont recalés, on fait l'hypothèse que les deux séquences sont globalement synchrones. Lorsque le début est libre, c'est à dire que les insertions/élisions ne sont pas pénalisées lorsqu'elles interviennent au début des séquences, nous faisons l'hypothèse que le rythme d'émission de nouveaux nœuds est plus rapide sur la branche en début de croissance que sur le tronc.

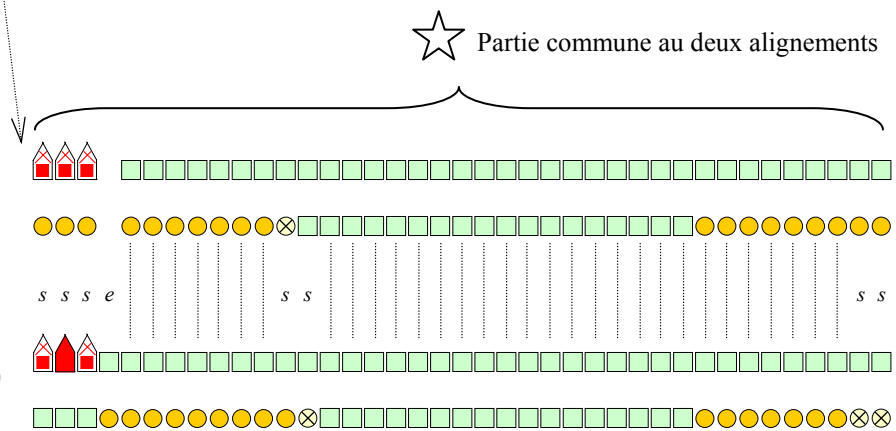
L'hypothèse début libre ou fixé se traduit uniquement sur le début des alignements avant la seconde zone de floraison. Par la suite la manière dont se fait l'alignement est identique quel que soit l'algorithme utilisé. Cette partie commune n'est représentée qu'une seule fois (**pl. 41**) Dans le cas de l'alignement fixé, la première zone de floraison apparaît décalée d'au moins 5 entre-nœuds entre l'A1 et l'A2 alors que les zones de floraison suivantes sont bien alignées. Ceci se traduit en termes d'opérations d'édition par un grand nombre de substitutions au début de l'alignement. La zone ramifiée est également bien recalée entre le tronc et la branche mais on note cependant que l'étage de branche sur l'A1 est constitué de quatre A2 développés tandis que l'étage de branche sur l'A2 est constitué seulement de deux A3 développés.

Dans le cas de l'alignement avec début libre, l'extrémité libre de l'A2 est constituée de douze nœuds non ramifiés. Par la suite plusieurs élisions sont réalisées sur l'A2. La première zone de floraison apparaît ainsi recalée correctement entre l'A1 et l'A2. La zone ramifiée est globalement bien recalée, mais légèrement décalée et un peu plus haut qu'elle ne l'est dans le cas de l'alignement début et fin fixés.



a : alignement à début et fin fixées **(1 élision + 2 insertions + 11 substitutions + 65 correspondances)**





b : alignement à début libre **(1 élision + 3 insertions + 10 substitutions + 65 correspondances)**

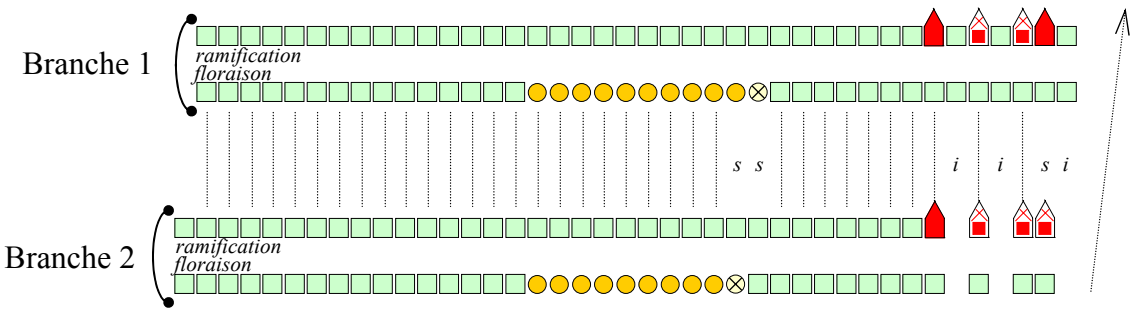
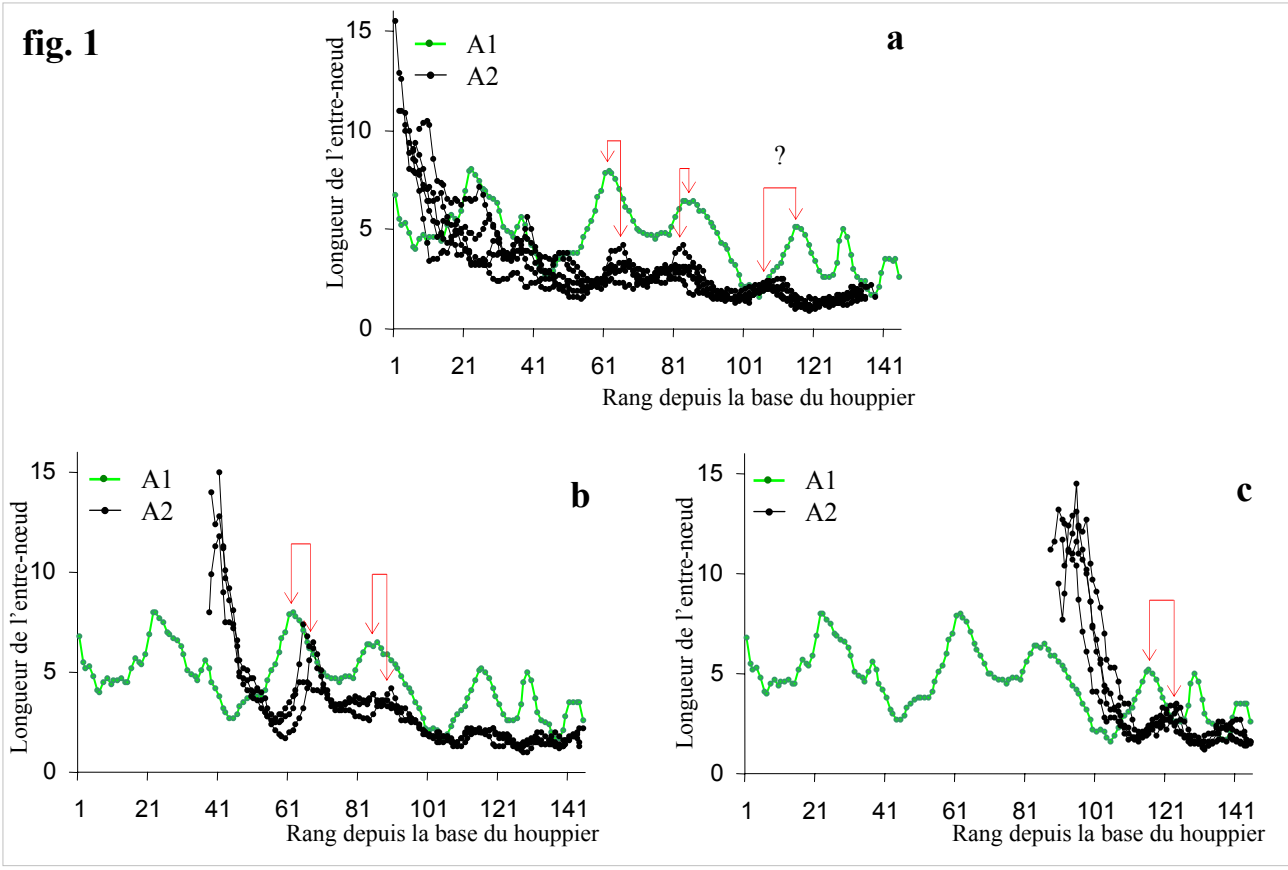


Planche 42. Alignements de séquences bivariées (ramification + floraison) entre deux branches appartenant à un même étage.
Deux algorithmes sont utilisés : (**a**) le début et la fin des séquences alignées sont obligatoirement recalées ; (**b**) les insertion/élision n'ont aucun coût lorsqu'elles se produisent au début des séquences. A partir d'un certain niveau, l'alignement entre les deux séquences s'effectue de la même manière quel que soit l'algorithme utilisé ; l'étoile blanche à cinq branches désigne cette partie commune qui n'est représentée qu'une seule fois.

Les séquences mesurées sur deux A2 d'un même étage sont maintenant comparées selon les deux algorithmes début et fin fixés ou début libre (**pl. 42**).

L'hypothèse début libre ou fixé se traduit uniquement sur le début des alignements avant la seconde zone de floraison. Les alignements sont quasiment identiques et toutes les zones ramifiées et les zones de floraison sont correctement alignées entre les deux séquences. Dans le cas de l'alignement avec début libre, l'extrémité libre de l'A2 correspond à 1 nœud non ramifié ce qui est à l'origine du léger décalage observé entre les deux types d'alignements.



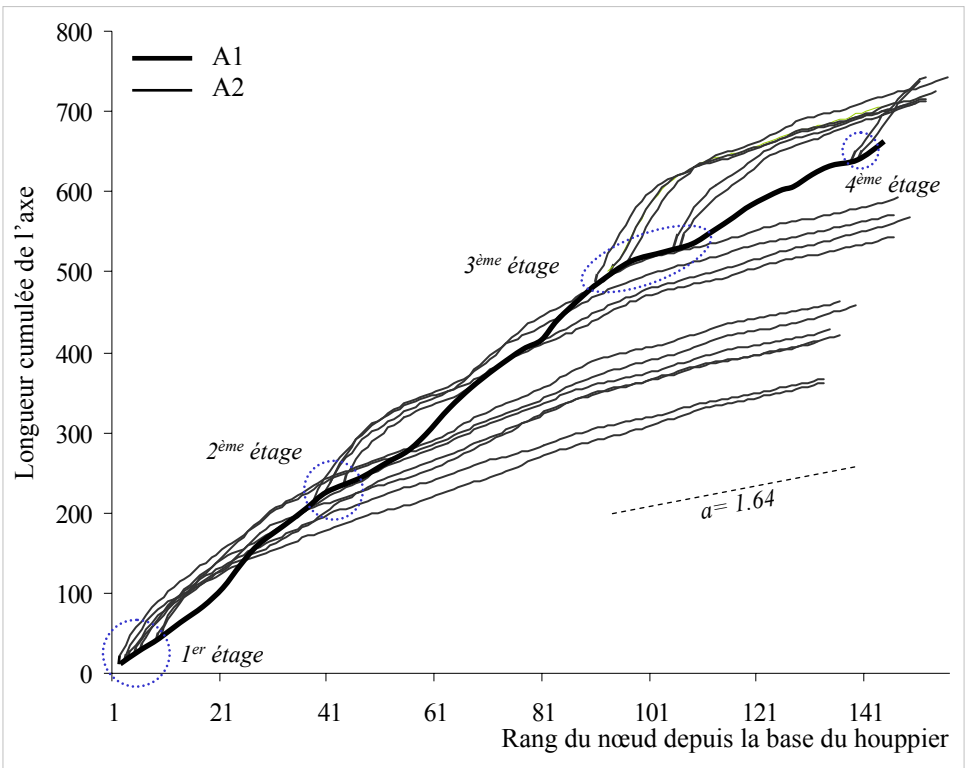


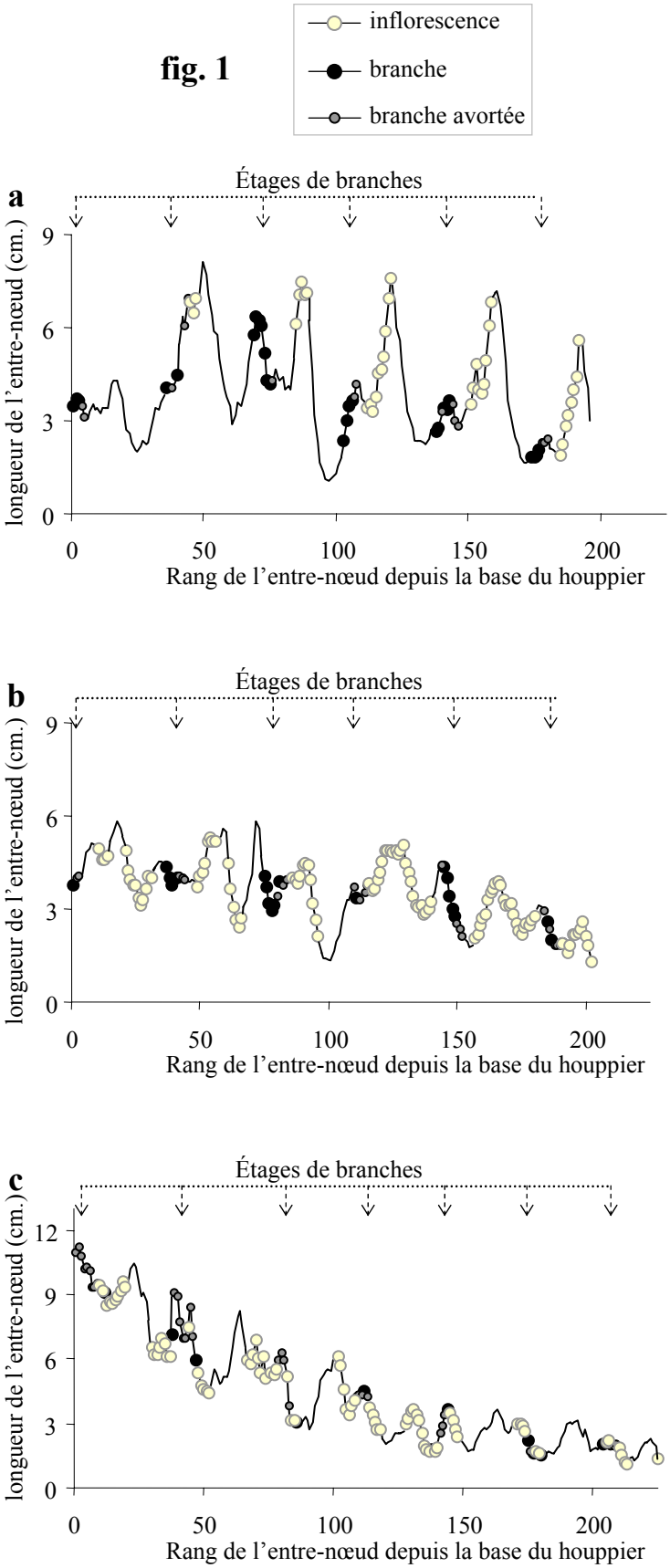
Planche 43. Longueurs des entre-nœuds successifs du tronc et des branches sur un individu de *C. obtusa* représentatif.

Figure 1. Longueur des entre-nœuds successifs de l'A1 depuis la base du houppier et des A2 du premier (**a**), du second (**b**) et du troisième étage de branche (**c**) sur les 4 présents. Les flèches représentent les pics de longueurs d'entre-nœuds similaires sur le tronc et sur les branches.

Figure 2. Longueur cumulée des entre-nœuds successifs de l'A1 (en noir) et des A2 (en gris) indexés depuis la base du houppier.

La longueur des entre-nœuds successifs de l'A1 fluctue de 2 à 7 centimètres (**pl. 43**, **fig. 1**). Les A2 débutent par de longs entre-nœuds (jusqu'à 16 cm) puis leur longueur diminue rapidement et devient plus courte que celle des entre-nœuds de l'A1 situé à un rang équivalent après l'émission d'une vingtaine d'entre-nœuds. On observe sur les A2 des fluctuations de longueur des entre-nœuds similaires à celles observées sur l'A1 mais pouvant être légèrement décalées. L'augmentation de la longueur des entre-nœuds dont le maximum se situe au rang 62 sur l'A1, trouve son équivalent sur les A2 du second étage de branche au rang 68 (**pl. 43, fig. 1b**). On observe le même phénomène au niveau du rang 117 de l'A1 et le rang 124 des branches du troisième étage (**pl. 43, fig. 1c**). Les branches du premier étage sont constituées d'une dizaine de nœuds de moins que l'axe principal. A leur extrémité les fluctuations de la longueur des entre-nœuds sont faibles. La légère augmentation de la longueur des entre-nœuds (d'environ 0.5 cm) observable sur les branches du premier étage aux alentours du 106ème entre-nœud pourrait correspondre à l'augmentation de la longueur des nœuds observée sur l'A1 aux alentours du 117ème nœud (**pl. 43, fig. 1a**).

La représentation de la longueur cumulée des entre-nœuds en fonction de leur rang montre que les branches ont tout d'abord une longueur supérieure à celle du tronc au-dessus de leur insertion. Pour les deux premiers étages, la situation s'inverse par la suite lorsque les branches sont constituées d'une quarantaine de nœuds (**pl. 43, fig. 2**). Pour le troisième étage de branches, la longueur cumulée des branches est toujours supérieure à celle du tronc au-dessus de leur insertion même après l'émission d'une soixantaine de nœuds. Ceci n'est pas du à la mise en place d'entre-nœuds plus longs sur les branches du troisième étage par rapport aux branches des étages précédents, mais plutôt à une diminution de la taille des entre-nœuds sur l'axe principal vers le sommet de celui-ci. Les courbes de longueur cumulée des entre-nœuds des branches appartenant aux différents étages tendent vers une même pente de coefficient directeur de 1.64.



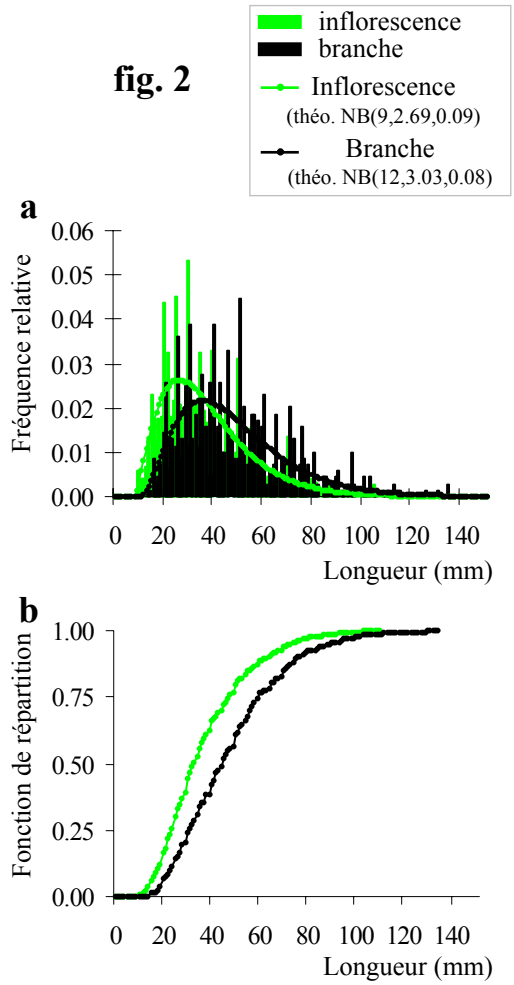


Planche 44. Relation entre la longueur des entre-nœuds du tronc et la présence d'inflorescences ou de branches.

Figure 1. Pour 3 individus représentatif **a**, **b** et **c** la longueur des entre-nœuds successifs du houppier est représentée et à chaque point est associé un rond noir si le nœud porte une branche, un rond plus petit et gris foncé si le nœud porte une branche avortée et un rond gris clair si le nœud porte une inflorescence. Les étages de branches sont symbolisés par des flèches. cm = centimètre.

Figure 2. (**a**) Distribution de la longueur des entre-nœuds associés à une branche (en noir) ou a une inflorescence (en gris clair). Des lois binomiales négatives estimées a partir des données sont représentées. (**b**) la même distribution est représentée avec les fréquences cumulées.

Sur les 30 arbres étudiés il existe une grande variabilité en ce qui concerne les fluctuations de la longueur des entre-nœuds constituant le tronc. Aucune relation évidente n'apparaît de manière systématique entre la longueur des entre-nœuds et les événements ramification ou floraison. Trois cas représentatifs sont ici commentés.

Chez un premier individu, lorsqu'on considère la longueur des entre-nœuds successifs entre deux étages de branches (points noirs sur les courbes) on observe: une légère diminution de la longueur des entre-nœuds suivie d'une forte augmentation associée à l'événement floraison, d'une forte diminution puis enfin une légère augmentation au terme de laquelle un nouvel étage de branche est mis en place (**pl. 44, fig. 1a**)

Pour la majorité des cas, ce schéma est beaucoup moins marqué comme le montre l'arbre de la **fig. 1b** (**pl. 44**). On retrouve avec une amplitude moins marquée les mêmes tendances pour la fluctuation de la longueur des entre-nœuds entre deux étages de branches mais le lien avec l'événement ramification ou floraison est alors beaucoup moins évident et la floraison peut couvrir des zones plus étendues.
D'autres arbres constitués d'un plus grand nombre d'étages de branches sont constitués d'entre-nœuds de plus en plus courts de la base vers le sommet du houppier. Cette tendance est associée à un amortissement de l'amplitude de variation de la longueur des entre-nœuds (**pl. 44, fig. 1c**)

Lorsqu'on considère la distribution globale de la longueur des entre-nœuds en fonction du type de production axillaire (inflorescence ou branche) il apparaît que les entre-nœuds ramifiés sont légèrement plus longs que ceux qui portent des inflorescences (**pl. 44, fig. 2**).

fig. 1

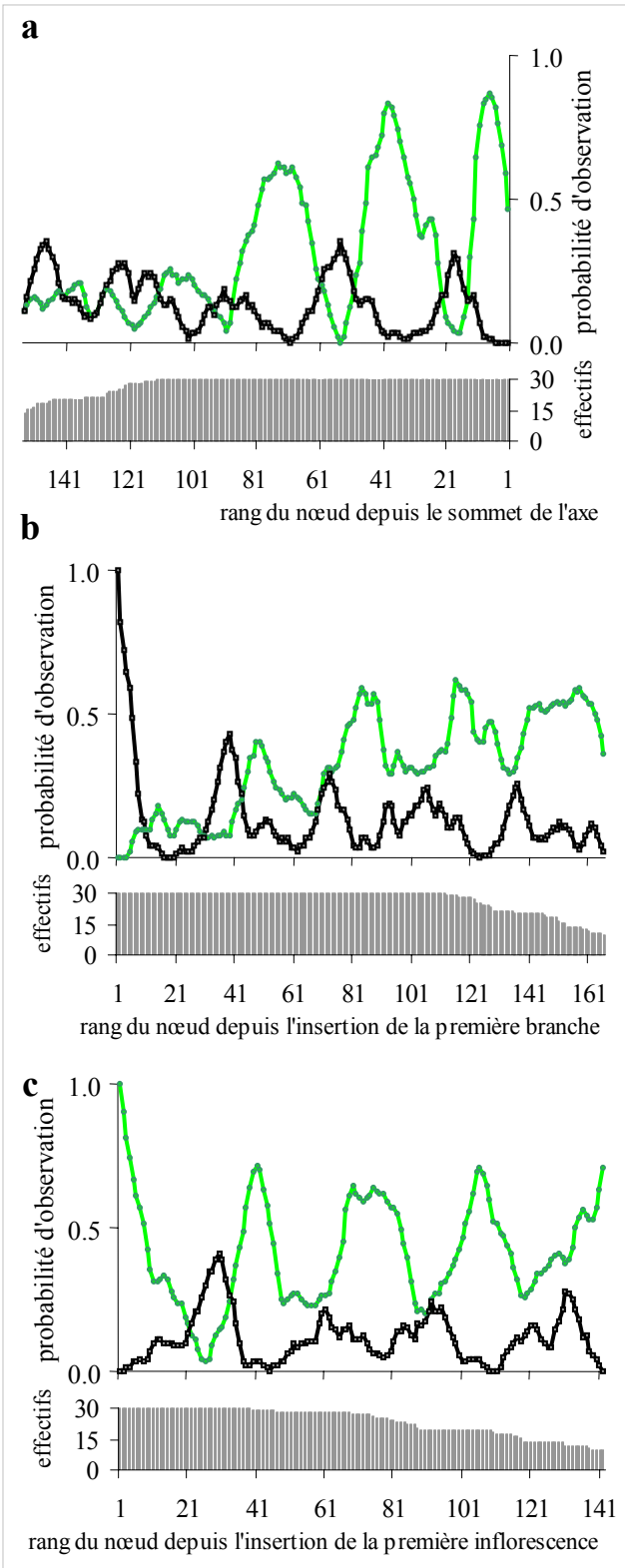


fig. 2

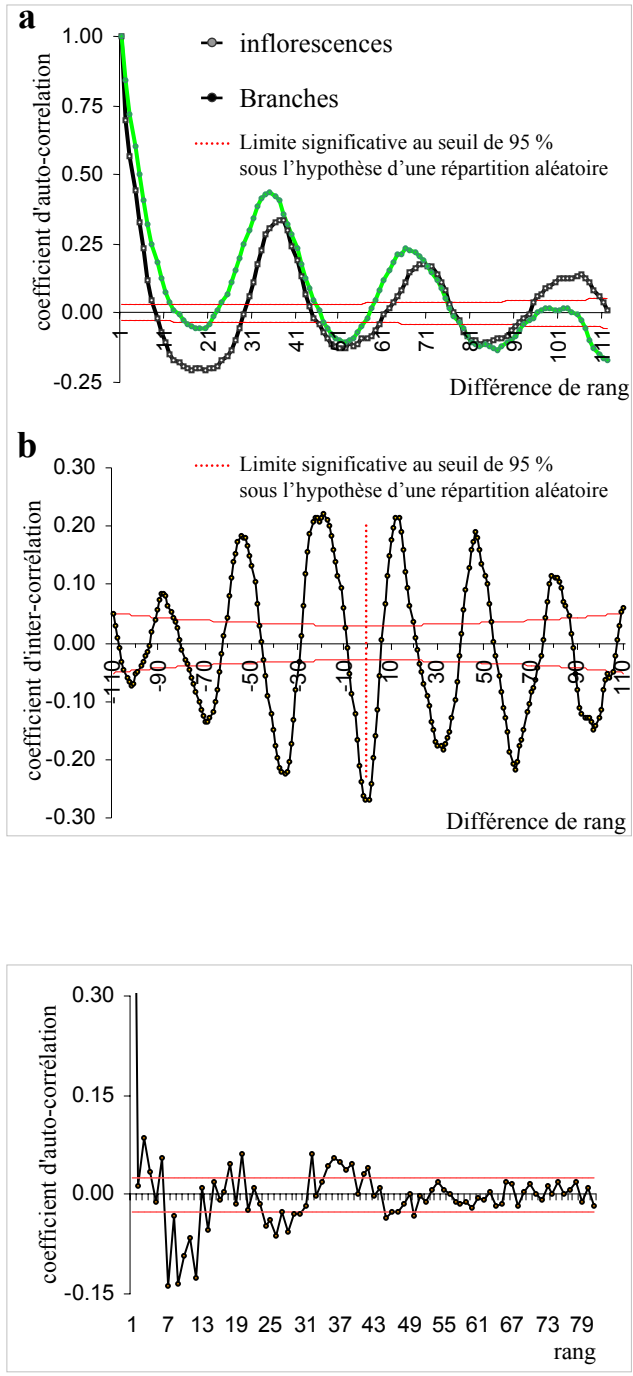


fig. 3

Planche 45. Périodicité d'expression du processus de ramification et de floraison à l'échelle du peuplement.

Figure 1. Probabilité d'observation d'inflorescences développées (en gris) ou de branches développées (en noir) en fonction du rang du nœud sur l'axe principal de 30 individus (point de vue « intensité »). (**a**) les nœuds sont indexés depuis la base du houppier (insertion de la première branche morte ou vivante) ; (**b**) les nœuds sont indexés depuis l'insertion de la première inflorescence ; (**c**) les nœuds sont indexés depuis le sommet de l'axe principal.

Figure 2. Coefficients d'auto-corrélation (**a**) et d'inter-corrélation (**b**) des événements ramification (en noir) et floraison (en gris) pour l'ensemble des A1 des 30 arbres étudiés.

Figure 3. Coefficients d'auto-corrélation pour la longueur des entre-nœuds de l'ensemble des A1 des 30 arbres étudiés.

2.3 Synchronismes au niveau du peuplement

Sur l'ensemble des A1 des 30 arbres étudiés, la représentation de la fréquence d'observation des nœuds portant une inflorescence ou une branche en ordonnant les nœuds depuis le sommet des axes souligne une alternance de zones ramifiées et de zones portant les inflorescences (**pl. 45, fig. 1a**). Cette alternance est visible sur une centaine de nœuds. Si l'on ordonne les nœuds depuis l'insertion de la première branche on observe une augmentation de la fréquence d'observation des inflorescences (**pl. 45, fig. 1b**) ce qui n'est pas le cas lorsque l'on représente les fréquences d'observation en ordonnant les nœuds depuis l'insertion de la première inflorescence (**pl. 45, fig. 1c**).

La fonction d'auto-corrélation de rang de Spearman calculée pour les deux variables « ramification » et « floraison » est caractérisée par des oscillations d'une période d'environ 35 nœuds et qui s'amortit progressivement avec l'augmentation du décalage (**pl. 45, fig. 2a**). Comme la zone fleurie est plus longue que la zone ramifiée, la partie négative de l'oscillation est plus marquée et plus longue pour cette variable.
Le coefficient d'inter-corrélation pour les variables "ramification" et "floraison" souligne clairement une alternance entre les zones ramifiées et fleuries avec une période d'environ 35 nœuds (**pl. 45, fig.2b**).

Lorsqu'on considère la variable « longueur de l'entre-nœud », le coefficient d'auto-corrélation oscille de manière beaucoup moins marquée que pour les variables « ramification » ou « floraison » (**pl. 45, fig. 3**). La longueur des entre-nœuds est corrélée négativement vers les rangs de 7 à 13, puis positivement vers le rang 19, négativement vers le rang 25 et à nouveau positivement vers le rang 35. Les valeurs du coefficient sont très faibles mais supérieures à l'intervalle de confiance sous une hypothèse aléatoire. Lorsque les variables « floraison » et « ramification » montrent une période, la variable « longueur de l'entre-nœud » semble montrer deux périodes.

fig. 1

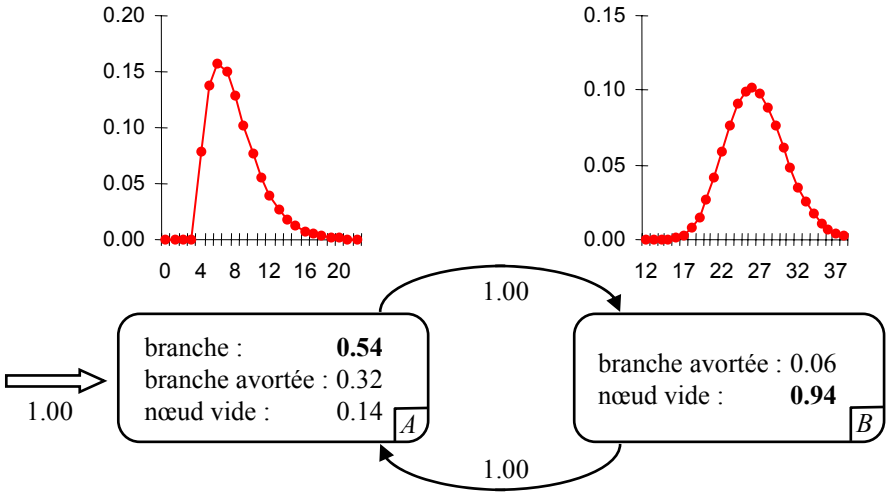


fig. 2

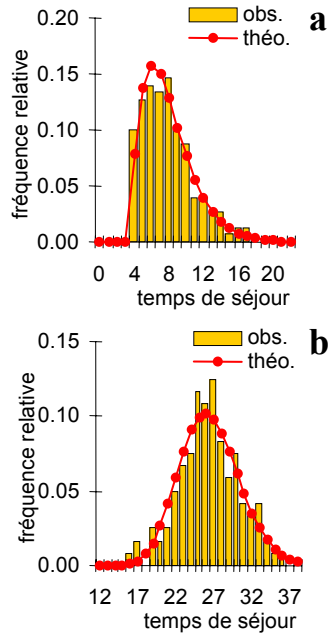


fig. 3

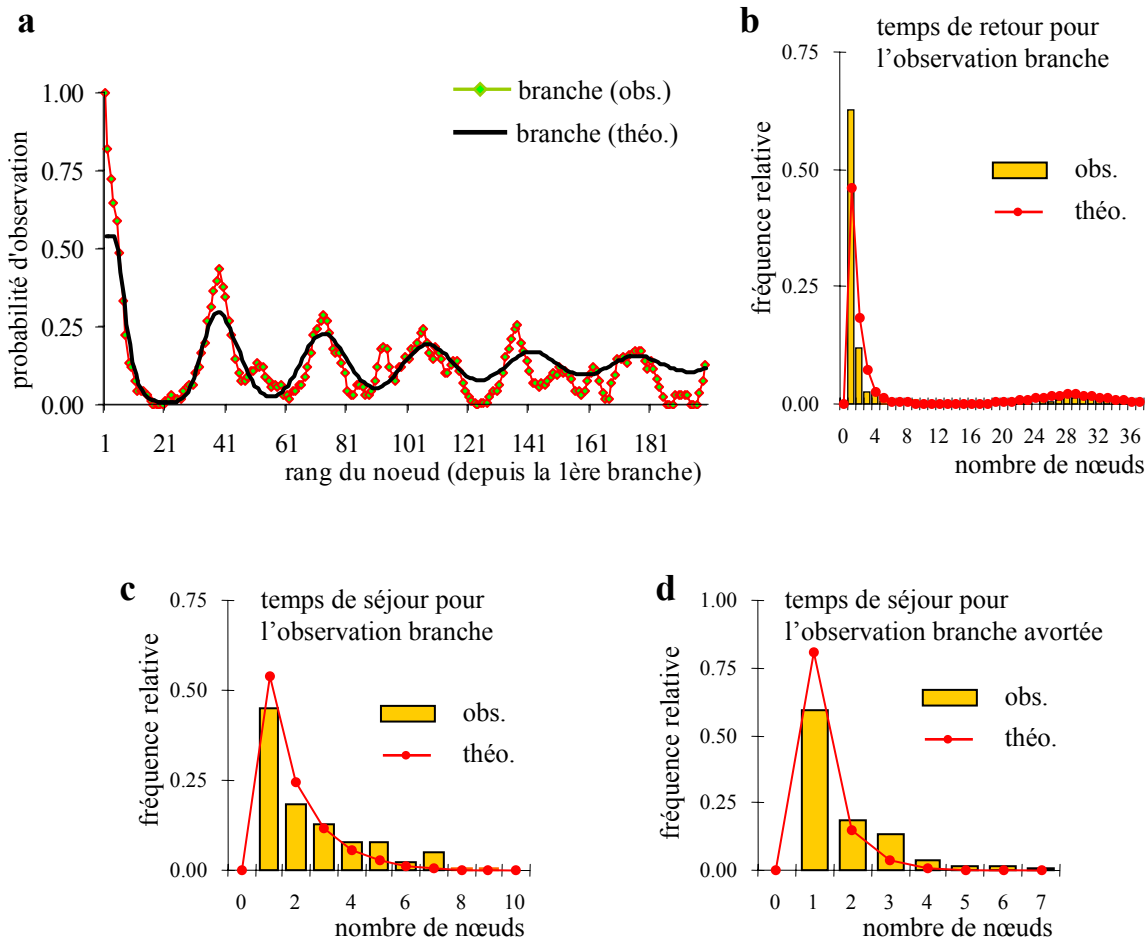


Planche 46. Modélisation de l'organisation des rameaux le long de l'axe principal de *C. obtusa* par une semi-chaîne de Markov cachée.

Figure 1. Semi-chaîne de Markov estimée à partir des séquences de ramification mesurées sur les 30 troncs de *Cecropia obtusa.*
Figure 2. Ajustement des lois du « temps de séjour » pour l'état ramifié (**a**) et pour l'état non ramifié (**b**).
Figure 3. (**a**) point de vue intensité, (**b**) temps de retour pour l'observation branche, (**c**) temps de séjour pour l'observation branche, (**d**) temps de séjour pour l'observation branche avortée. obs. = valeurs observées à partir des données ; théo. = valeur théoriques calculées à partir du modèle estimé.

2.4 Modélisation du processus de ramification par une semi-chaîne de Markov cachée

La répartition des branches le long de l'axe principal peut se modéliser par une semi-chaîne de Markov cachée constituée de deux états ***A*** et ***B*** (**pl. 46, fig 1**). L'état ***A*** représente la zone ramifiée avec un mélange d'observations de 54 % de branches développées, 32 % de branches avortées et 14 % de nœuds vides. La moyenne de la loi d'occupation associée est de 9 nœuds. L'état ***B*** correspond à la partie non ramifiée située entre deux étages avec un mélange d'observations de 94 % de nœuds vides et de 6 % de rameaux avortés. La moyenne de la loi d'occupation associée est de 27 nœuds. Les probabilités de transition induisent une alternance systématique entre ces deux états qui forment ainsi une unique classe récurrente.
Le point de vue « intensité » souligne le caractère rythmique de la ramification et la correspondance entre les oscillations observées à partir des données et celles déduites par le modèle (**pl. 46, fig. 3a**). Le temps de retour pour l'observation « branche » montre un premier pic pour la valeur 1 qui souligne le caractère agrégé de la ramification au niveau d'un étage et un second pic situé environ 30 nœuds plus loin, ce qui souligne le caractère rythmique de la ramification (**pl. 46, fig. 3b**). Au sein d'un étage, le nombre de branches successives est le plus souvent de 1, c'est-à-dire qu'une branche développée est suivie d'une branche avortée ou d'un nœud vide (**pl. 46, fig. 3c**). Il en est de même pour les branches avortées, celles-ci étant suivies le plus souvent d'une branche développées ou d'un nœud vide (**pl. 46, fig. 3d).**

Les inflorescences se situent sur des zones beaucoup plus étendues de longueurs plus variables que celles des zones ramifiées. La succession d'une zone fleurie et d'une zone non fleurie se fait sur une longueur très stable de 35 nœuds comme le souligne le coefficient d'auto-corrélation (**pl. 45**, **fig. 2a)**. Lorsqu'une zone fleurie est longue, la zone non fleurie qui la suit est courte et inversement. En raison de la forte variabilité observée et de l'indépendance des lois d'occupation des différents états dans les hypothèses du modèle, le processus de floraison n'a pas pu être modélisé par une semi-chaîne de Markov cachée.

2.5 Interprétation des résultats

La corrélation significative proche de 1 entre le nombre de nœuds d'un axe et le nombre de nœuds de son axe porteur au-dessus de son insertion tend à montrer que la mise en place de nouveaux nœuds s'effectue au même rythme sur tous les axes des individus de *Cecropia obtusa* étudiés. Même en l'absence de données sur le rythme d'émission des nœuds et de son éventuelle variabilité au cours de l'année, il est donc possible d'établir un lien entre la topologie et le rythme de croissance dans le temps : deux nœuds appartenant à deux axes différents d'un même arbre se sont mis en place approximativement en même temps s'ils possèdent le même rang depuis le sommet de l'axe. Cette propriété a également été vérifiée sur un jeu de données recueillies par Barthélémy et Edelin en 1983 (données non publiées) concernant des arbres de *Cecropia obtusa* à des stades de développement variés (de 1 à 6 étages de branches). Au niveau individuel, les processus de floraison et de ramification se produisent en alternance lors de périodes bien précises. Ces deux processus affectent l'ensemble des axes et conduisent à la mise en place de structures développées ou avortées.

Au niveau du peuplement, le rythme d'émission de nouveaux nœuds (plastochrone apparent) et les périodes de floraisons du *Cecropia obtusa* n'ont jamais été étudiés à notre connaissance sur plus d'une année et à intervalles courts et réguliers. En 5 semaines, sur 20 axes d'arbres dont le stade n'est pas précisé, Lauri (1988) estime le plastochrone apparent entre 7 et 12 jours. Belin-Depoux *et al.* (1997), à partir du relevé du nombre de nœuds mis en place sur un intervalle de 9 mois estime le plastochrone apparent à une dizaine de jours. L'émission d'un nouveau nœud tous les 10 jours environ, et de manière continue, correspond à la mise en place d'environ 36 nœuds au cours de l'année ce qui coïncide avec la période observée pour la rythmicité d'expression des phénomènes de ramification et de floraison (**pl. 45, fig. 2a**). Des mesures bi-hebdomadaires réalisées pendant deux ans au Costa Rica chez *Cecropia peltata* L. (Fleming et William, 1990, Frankies *et al.*, 1974) montrent que la floraison est annuelle et s'étend d'avril à août pendant la saison sèche. Le caractère annuel de la floraison a également été démontré pour *Cecropia insignis* Liebm. par un suivi de croissance de 2 ans à Barro Colorado Island au Panama (Milton, 1991). Aucun autre travail à notre connaissance ne fait référence à une rythmicité de la floraison supérieure ou inférieure au pas de temps annuel sur une espèce du genre *Cecropia.* Le pas de temps annuel paraît ainsi cohérent pour expliquer la rythmicité de la floraison et de la ramification observée chez *Cecropia obtusa*. La stabilité du nombre de nœuds entre 2 zones ramifiées ou fleuries soulignée par des coefficients d'auto-corrélation significatifs sur une centaine de nœuds (expression de 3 périodes) tend à montrer que, si le plastochrone est très stable pour les différents axes d'un même arbre, il est également d'une remarquable stabilité à l'échelle du peuplement.

Il est donc possible de dater précisément l'âge du houppier des arbres par simple comptage du nombre d'étages de branches. Certains individus (5 sur 30 dans le cas de cette étude) peuvent avoir sur l'axe principal un étage de branches manquant où seules les cicatrices de bourgeons

avortés sont visibles. L'observation de ces cicatrices et le comptage du nombre de nœuds entre 2 étages successifs (de 57 à 63 nœuds pour les 5 individus soit l'expression d'un peu moins de deux périodes) permet de vérifier l'absence de l'étage qui correspondrait à une année. Ce phénomène est plus fréquent sur les branches avec un premier étage souvent peu ramifié. Lorsqu'un étage d'A3 est absent sur les A2, il arrive que les cicatrices de branches avortées ne soient même pas visibles.

Davis (1970) décrit chez *Cecropia peltata* L. et *Cecropia obtusifolia* Bertol. au Costa Rica des variations de la longueur des entre-nœuds en fonction des variations de précipitations pluviométriques annuelles. Les entre-nœuds mis en place au cours de la saison sèche sont plus courts que ceux mis en place au cours de la saison des pluies. Dans ces conditions, l'observation de l'alternance d'entre-nœuds courts et longs sur l'axe principal permettrait d'estimer l'âge des individus. Cette relation a également été soulignée par Sposito (1999) sur *C. glaziovii* Snethl., *C. pachystachya* Trécul et *C. hololeuca* Miq. au Brésil. Bien que des variations de longueur d'entre-nœuds soient observées, aucune rythmicité aussi marquée n'a pu être mise en évidence dans le cas de notre étude. Ceci peut s'expliquer par un contraste moins marqué entre saison sèche et saison humide sur notre site d'étude qu'au Costa Rica et la présence occasionnelle d'une petite saison sèche plus ou moins marquée lors du mois de mars. Lorsqu'une période est exprimée au niveau des processus de ramification et de floraison, deux périodes correspondant aux deux saisons sèches de l'année pourraient être exprimées quant au processus de croissance.
Si l'on considère que les variations de longueur des entre-nœuds observées sur les différents axes d'un même arbre sont directement liées aux conditions climatiques, alors le léger décalage observé entre les variations de longueur d'entre-nœuds de l'A1 et des A2 suggère que les A2 émettent légèrement plus de nœuds au début de leur croissance. Cette hypothèse se confirme lorsque l'on considère les alignements de séquences avec ou sans début libre. Lorsque l'on compare le tronc et la branche, le nombre de nœuds situés au début de la branche et ne trouvant pas de correspondance sur le tronc est cependant à considérer avec précaution. Plusieurs élisions faisant immédiatement suite à cette série libre de douze nœuds, elle doit être interprétée comme un majorant de la longueur de la série d'entre-nœuds. Une longueur de série initiale d'environ 6 entre-nœuds paraît une estimation plus réaliste comme gain de croissance de la branche par rapport au tronc.

La longueur des entre-nœuds, directement influencée par les facteurs environnementaux tels que la pluviométrie (Davis, 1970), semble moins stable que le rythme d'émission de nouveaux nœuds. En regard de ces résultats, il nous semble que le nombre de nœuds et le nombre d'étages de branches devraient être pris en compte au même titre que des longueurs ou le nombre total de branches dans l'étude de la croissance de *Cecropia obtusa*.

Chez le genre *Cecropia*, la hauteur de la première branche est toujours très stable pour une espèce donnée (Oldeman, 1974, Sposito *et al.*, 2001a, 2001b, Alvarez-Buylla et Martinez-Ramos, 1992). Dans le cas de cette étude, la première branche est située à environ 7 mètres ce qui correspond à environ 120 nœuds (avec une incertitude liée à la difficulté d'observation des nœuds les plus bas). En regard de la stabilité du nombre de nœuds émis chaque année (environ 35 nœuds) et du nombre de nœuds sous les premières branches du houppier, l'âge où l'arbre commence à se ramifier se situerait entre 4 et 5 ans. Ce genre de calcul est cependant à considérer avec précaution. Il est fort probable que le plastochrone évolue lors de la phase d'installation suivant un « effet de base » existant chez la plupart des plantes issues de graine (Barthélémy *et al.*, 1997). D'autre part, le développement de l'arbre peut être modifié en fonction des conditions environnementales. Barthélémy (1988) observe des *Cecropia obtusa* poussant sur des sols dénudés, érodés et dépourvus d'humus, qui restent monocaules toute leur vie et ne dépassent pas quelques mètres de haut. Pour des arbres poussant dans des conditions non optimales (station pauvre, compétition …), le moment où l'arbre met en place son premier étage de branches pourrait être plus lié à un stade de développement qu'à un âge chronologique. La connaissance du stade à partir duquel se ramifient les individus de *Cecropia obtusa* et de sa variabilité permettrait d'estimer facilement l'âge d'une régénération par simple comptage du nombre d'étages de branches des individus de la cohorte. Les *Cecropia* étant associés aux phases initiales de succession végétale (Whitmore, 1989 ; Alvarez-Buylla et Martinez-Ramos 1992), ceci permettrait d'estimer l'âge de chablis et de mieux comprendre le développement dans le temps des autres essences pionnières associées aux phases de recolonisation.

Le rythme annuel exprimé pour les processus de croissance, ramification et floraison reste également à étudier sur les autres espèces du genre *Cecropia*, notamment celles qui sont plus longévives, afin de voir comment des conditions environnementales plus contraignantes (gêne physique, compétition pour la lumière) agissent sur l'architecture de l'arbre. Il est probable que le plastochrone diminue au cours du vieillissement de l'arbre suivant un effet de dérive (Barthélémy *et al.*, 1997).

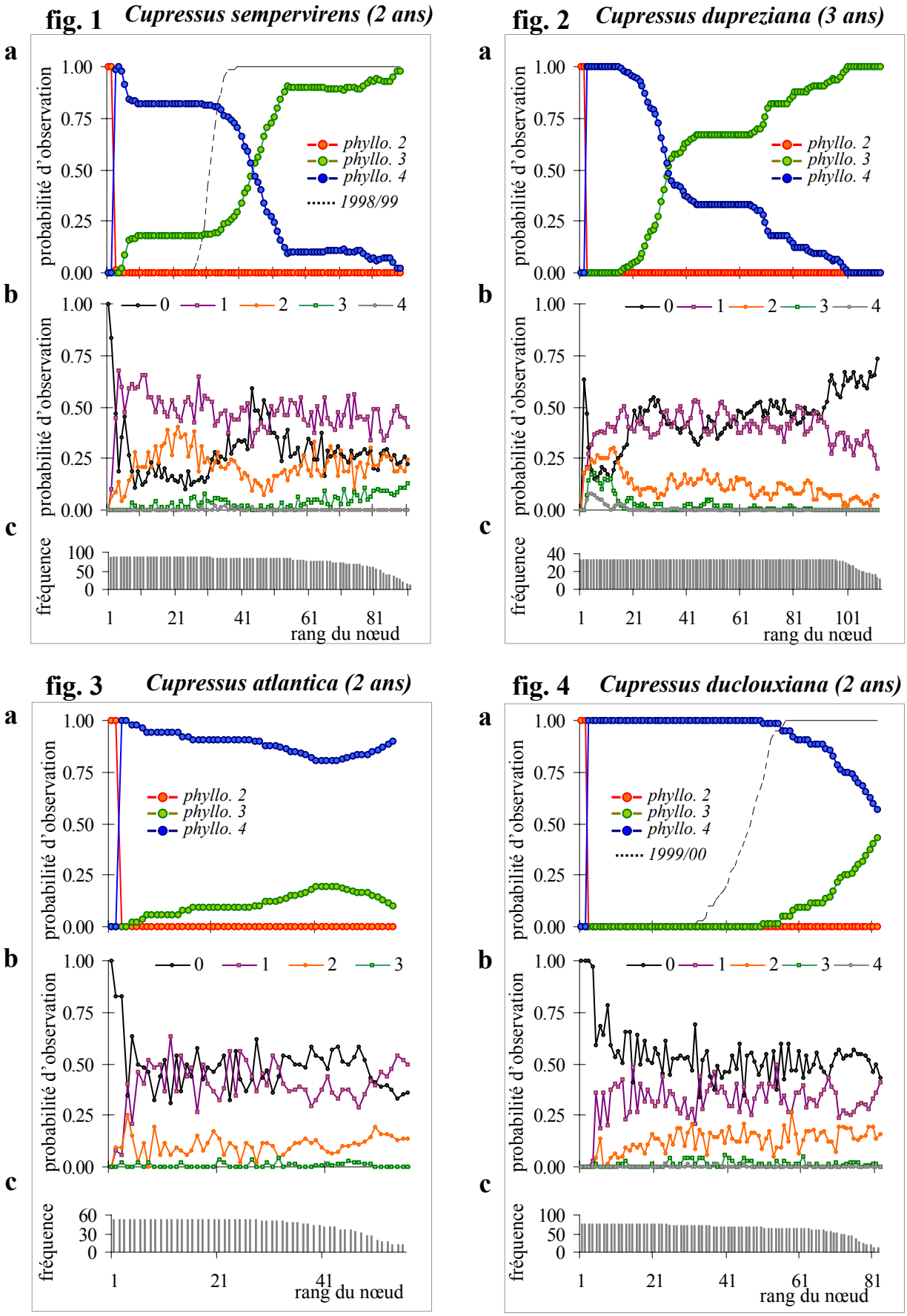


Planche 47. Phyllotaxie et nombre de rameaux par nœud en fonction du rang du nœud sur l'axe principal des cyprès étudiés.

Probabilités d'observation du nombre de feuilles (phyllotaxie, **a**) et du nombre de branches (**b**) en fonction du rang du nœud depuis les cotylédons sur l'axe principal de quatre des espèces de cyprès étudiées. (**c**) Effectifs à partir desquels sont calculées les probabilités d'observation pour un rang donné. Les courbes en pointillés correspondent aux fonctions cumulatives du nombre de nœuds constituant l'axe principal des arbres au moment des arrêts inter-annuels.

3 Le genre *Cupressus* L. (Cupressaceae Rich. Ex Bartl.)

L'axe principal de 8 espèces de *Cupressus* a été décrit sous forme de séquence d'événements où le nœud constitue le paramètre d'index et le nombre de branches et de feuilles constituent les variables mesurées. Dans un premier temps nous nous intéresserons à l'évolution de la phyllotaxie au cours de l'ontogénie et à la régularité de la disposition des rameaux en fonction de la phyllotaxie sur les 8 espèces de cyprès étudiées. Les modèles utilisés pour décrire la ramification seront détaillés principalement pour *C. arizonica* et *C. sempervirens*. Par la suite nous comparerons la structure de différentes catégories d'axes prélevés sur des individus de *C. arizonica* lorsque ceux-ci se trouvaient au stade de l'unité architecturale.

3.1 Comparaison de l'évolution de la phyllotaxie et des processus de ramification sur l'axe principal de 8 espèces de *Cupressus*

3.1.1 Nombre de cotylédons, évolution de la phyllotaxie et de l'intensité de ramification sur l'axe principal au cours de l'ontogénie (planche 47)

Les cyprès européens ou nord-africains (*C. sempervirens*, *C. atlantica* et *C.dupreziana*) possèdent toujours deux cotylédons suivis d'un second nœud portant deux feuilles opposées puis la phyllotaxie devient verticillée par 4 (**pl. 47, fig. 1, 2 et 3**). Par la suite la phyllotaxie devient verticillée par 3, plus ou moins rapidement selon l'espèce.

Chez *C. sempervirens*, 20 % des individus passent en phyllotaxie verticillée par 3 après l'émission de 4 nœuds en moyenne, puis 70% des individus effectuent cette transition plus tard au niveau du 31ème nœud en moyenne (**pl. 47, fig. 1a**). Cette seconde transition est intervenue au printemps 1999 une quinzaine de nœuds au-dessus de l'arrêt de croissance hivernal.

Chez *C. dupreziana*, 70% des individus changent de phyllotaxie entre le 14ème et le 40ème nœud (le rang moyen étant 28) et les 30% restants effectuent cette transition après le 65ème nœud (**pl. 47, fig. 2a**). Ces transitions s'effectuent peu après la réalisation d'entre-nœuds courts qui correspondent sans doute à des arrêts annuels (Guédon *et al.*, 2001a).

Chez *C. atlantica*, la transition d'une phyllotaxie verticillée par 4 vers une phyllotaxie verticillée par 3 peut apparaître sur des nœuds situés à des rangs variés selon les individus si bien qu'aucun changement brutal n'apparaît sur le point de vue « intensité » (**pl. 47, fig. 3a**). Après l'émission d'environ 90 entre-nœuds, 25% des individus sont en phyllotaxie verticillée par 3. La légère ré-augmentation de la proportion d'individus en phyllotaxie verticillée par 4 vers les rangs élevés correspond à un effet de bord dû à la diminution des effectifs à partir desquels sont calculées les probabilités d'observation (**pl. 47, fig. 3c**).

Chez ces trois espèces, les nœuds portent dans la plupart des cas 0 ou 1 rameau. Quatre rameaux portés sur un même nœud est un événement très rare. On remarque chez *C.*

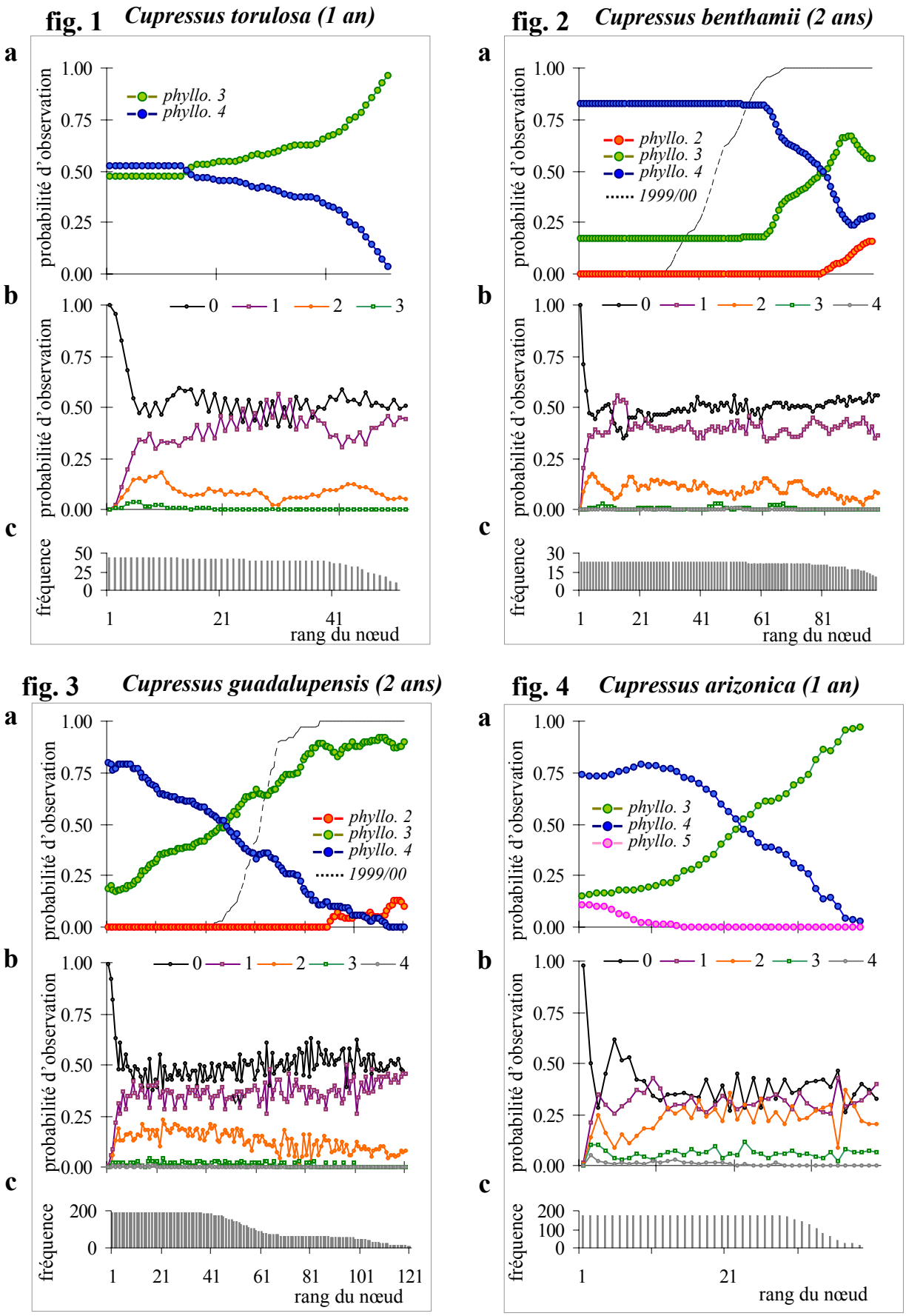


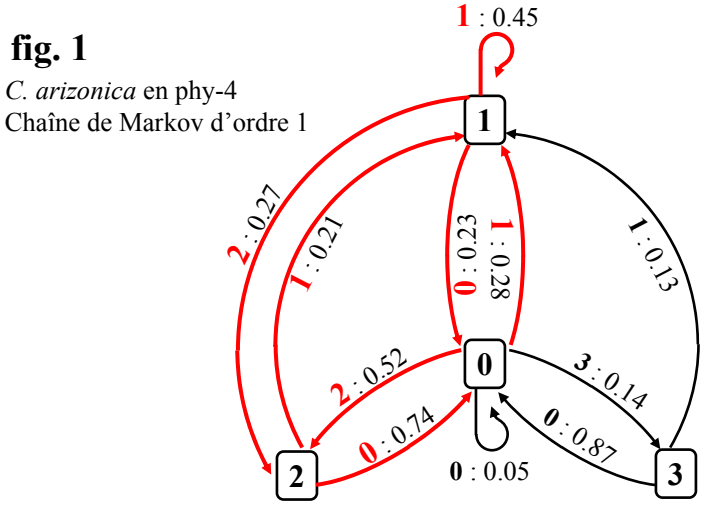
Planche 48. Phyllotaxie et nombre de rameaux par nœud en fonction du rang du nœud sur l'axe principal des cyprès étudiés.

Probabilités d'observation du nombre de feuilles (phyllotaxie, **a**) et du nombre de branches (**b**) en fonction du rang du nœud depuis les cotylédons sur l'axe principal de quatre des espèces de cyprès étudiées. (**c**) Effectifs à partir desquels sont calculées les probabilités d'observation pour un rang donné. Les courbes en pointillés correspondent aux fonctions cumulatives du nombre de nœuds constituant l'axe principal des arbres au moment des arrêts inter-annuels.

sempervirens un augmentation locale de la probabilité d'observation d'un nœud non ramifié au niveau du changement de phyllotaxie (**pl. 47, fig. 1b**).

C. duclouxiana, cyprès asiatique, a des caractéristiques proches des Cyprès Européens et Nord-africains. Après l'émission de deux cotylédons et d'un second nœud en phyllotaxie opposée décussée, la phyllotaxie devient verticillée par 4 puis par 3, juste après l'arrêt de croissance inter-annuel (**pl. 47, fig. 4a**).
C. torulosa, autre cyprès asiatique, débute par 3 ou 4 cotylédons en proportions quasiment identiques (**pl. 48, fig. 1a**). Sur l'unique et première année de croissance observée, les individus portant 3 cotylédons présentent une phyllotaxie verticillée par 3 pour tous les nœuds de leur axe principal. Les individus à 4 cotylédons débutent par une phyllotaxie verticillée par 4, puis un passage vers une phyllotaxie verticillée par 3 s'effectue sur des nœuds situés à des rangs divers selon les individus si bien qu'a la fin de la première année, la quasi-totalité des individus portent 3 feuilles par nœud. Les nœuds portent dans la plupart des cas 0 ou 1 rameau. Deux rameaux sont présents dans 10% des cas tandis que les nœuds portant 3 rameaux sont très rares (**pl. 48, fig. 1b**). Sur les quelques nœuds en phyllotaxie verticillée par 4, aucun nœud portant 4 rameaux n'a été observé.

Les cyprès Américains (*C. benthamii*, *C. guadalupensis* et *C. arizonica*) ont toujours un nombre de cotylédons supérieur à deux.
Chez *C. benthamii* le nombre de cotylédons est de 4 dans 80 % des cas et de 3 dans 20% des cas (**pl. 48, fig. 2a**). Le second nœud et les suivants mis en place durant la première année portent un nombre de feuilles équivalent au nombre de cotylédons. Une vingtaine de nœuds après l'arrêt de croissance hivernal, certains individus passent d'une phyllotaxie verticillée par 4 à une phyllotaxie verticillée par 3 tandis que quelques individus en phyllotaxie verticillée par 3 passent à une phyllotaxie opposée décussée.
Chez *C. guadalupensis* le nombre de cotylédons est de 4 (77% des cas) ou 3 (23% des cas) tout comme pour *C. benthamii* (**pl. 48, fig. 3a**). Les individus à 4 cotylédons émettent un premier nœud à phyllotaxie verticillée par 4, puis une transition vers une phyllotaxie verticillée par 3 s'effectue sur des nœuds à des rangs divers selon les individus et cela dès la première année de croissance. Au bout de deux années la quasi-totalité des individus sont en phyllotaxie verticillée par 3 tandis que quelques individus sont en phyllotaxie opposée décussée (ces individus portaient à l'origine 3 cotylédons).
Chez *C. arizonica*, 75% des individus portent 4 cotylédons, 13% en portent 3 tandis que 12% en portent 5 (**pl. 48, fig. 4a**). Ces derniers émettent un premier nœud à 5 feuilles, puis la phyllotaxie devient verticillée par 4 très rapidement. Au cours de la première année de croissance, les individus en phyllotaxie verticillée par 4 passent progressivement à une phyllotaxie verticillée par 3 sur des nœuds situés à des rangs variés.



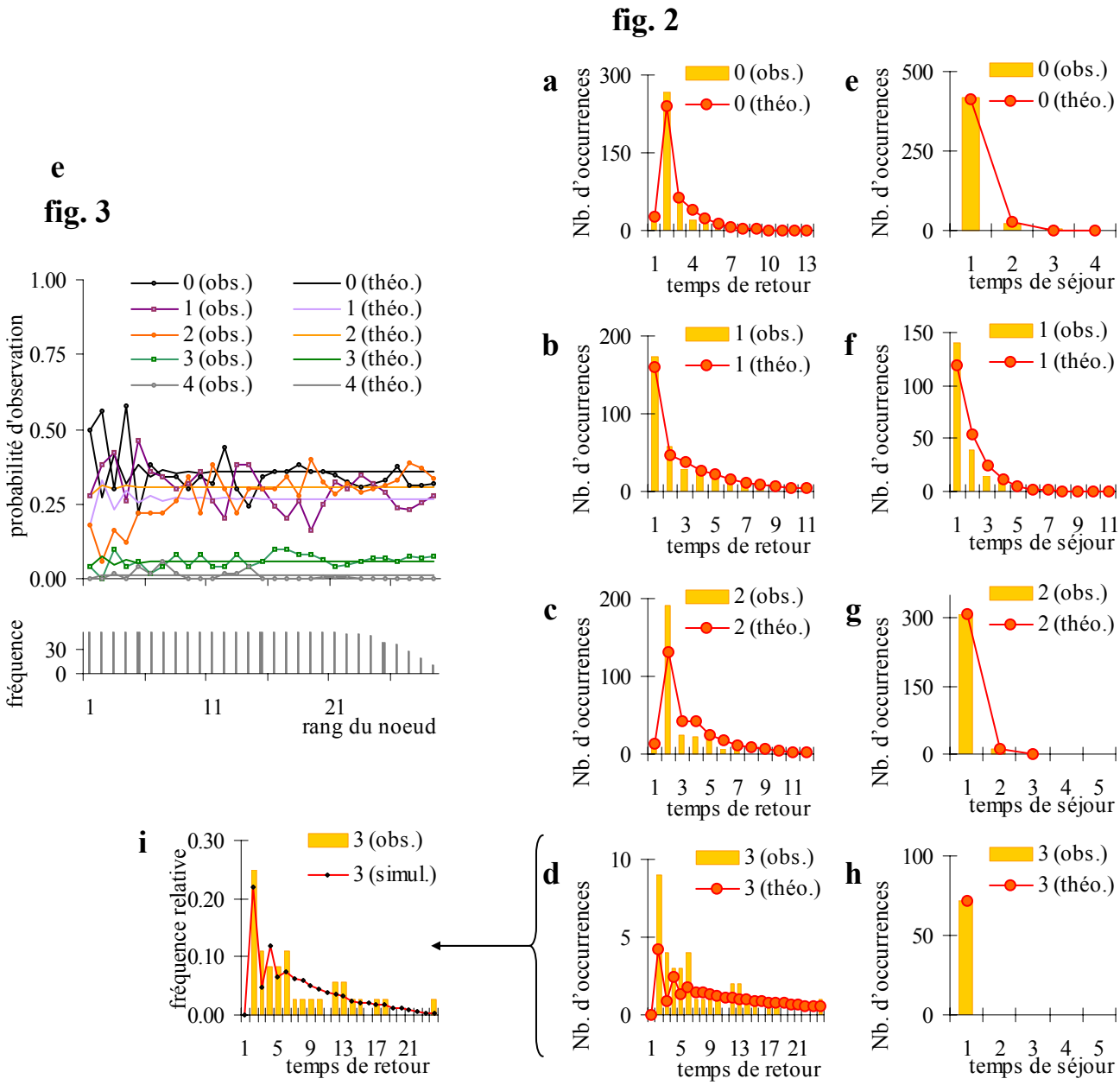


Planche 49. Modélisation de l'organisation des rameaux sur l'axe principal d'individus de *C. arizonica* en phyllotaxie verticillée par 4 par une chaîne de Markov d'ordre 1.

Figure 1. Automate de la chaîne de Markov d'ordre 1 estimée. Seules les probabilités de transition supérieures ou égales à 0.05 sont représentées.

Figure 2. Ajustement des lois du « temps de retour » (**a**, **b**, **c** et **d**) et des lois du « temps de séjour » (**e**, **f**, **g** et **h**). (**i**) Ajustement du point de vue « temps de retour » pour l'observation 3 rameaux entre les séquences observée et des séquences simulées (simul.) à partir du modèle.

Figure 3. Ajustement des probabilités d'observation des différents événements (point de vue « intensité »).

3.1.2 Modélisation de la répartition des rameaux sur l'axe principal des arbres selon la phyllotaxie.

Les séquences mesurées ont été segmentées en fonction de la phyllotaxie. Pour chaque espèce et chaque phyllotaxie représentée par un nombre de séquence de longueur suffisante, la ramification à été modélisée par une chaîne de Markov d'ordre fixe et une chaîne de Markov d'ordre variable. Nous présenterons ici en détail les résultats obtenus pour *C. sempervirens* et *C. arizonica* tandis que seules les tendances globales seront présentées pour les autres espèces. Afin d'alléger le texte, nous utiliserons certaines tournures de phrases simplificatrices. Au lieu de spécifier « la transition d'un nœud portant deux rameaux vers un nœud portant un rameau …» nous préférerons souvent commenter « la succession de l'état **2** vers l'état **1** …» en privilégiant la notion d'« *état* » de la variable.

3.1.2.1 Cupressus arizonica

3.1.2.1.1 Organisation de la ramification chez C. arizonica en phyllotaxie verticillée par 4.

Pour rendre compte des motifs de ramification en phyllotaxie verticillée par 4, le meilleur compromis entre ajustement et nombre de paramètres indépendants (sur la base du calcul du *BIC*) se fait par l'estimation d'une chaîne de Markov d'**ordre 1** dont l'automate est représenté **pl. 49, fig. 1**.

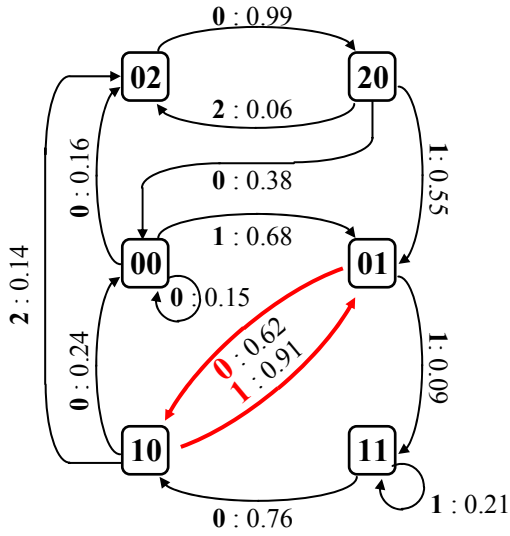
A partir de l'état **3** ou de l'état **2**, une transition s'effectue dans la plupart des cas vers l'état **0** (avec des probabilités respectives : $p_{30} = 0.87$ et $p_{20} = 0.74$).
A partir de l'état **0** les transitions s'effectuent préférentiellement vers l'état **2** ($p_{02} = 0.52$), et en proportion moindre vers l'état **1** ($p_{01} = 0.28$) ou l'état **3** ($p_{03} = 0.14$) ou vers lui-même ($p_{00} = 0.05$).
A partir de l'état **1**, on reste la plupart de temps dans celui-ci ($p_{11} = 0.45$) ou une transition s'effectue vers l'état **0** ($p_{10} = 0.23$) ou vers l'état **2** ($p_{12} = 0.27$).

Ainsi, il apparaît que plus le nombre de rameaux présents sur un nœud est élevé, plus le nombre de rameaux portés sur le nœud suivant est faible et inversement.

Seul l'état **1** possède une probabilité de transition vers lui-même élevée ce qui se traduit par un temps de retour privilégié de 1 (**pl. 49, fig. 2b**) et un temps de séjour allant de 1 à 4 selon une traîne géométrique (**pl. 49, fig. 2f**). Au contraire le temps de retour pour les états **0**, **2** ou **3** est d'un minimum de 2 (**pl. 49, fig. 2a, c, d**) et le temps de séjour est de 1 (**pl. 49, fig. 2e, g, h**). On notera pour les différents points de vue présentés, la bonne adéquation entre les distributions observées et les distributions théoriques du modèle (**pl. 49, fig. 2, 3)**.

fig. 1

C. arizonica en phy-3
Chaîne de Markov d'ordre 2

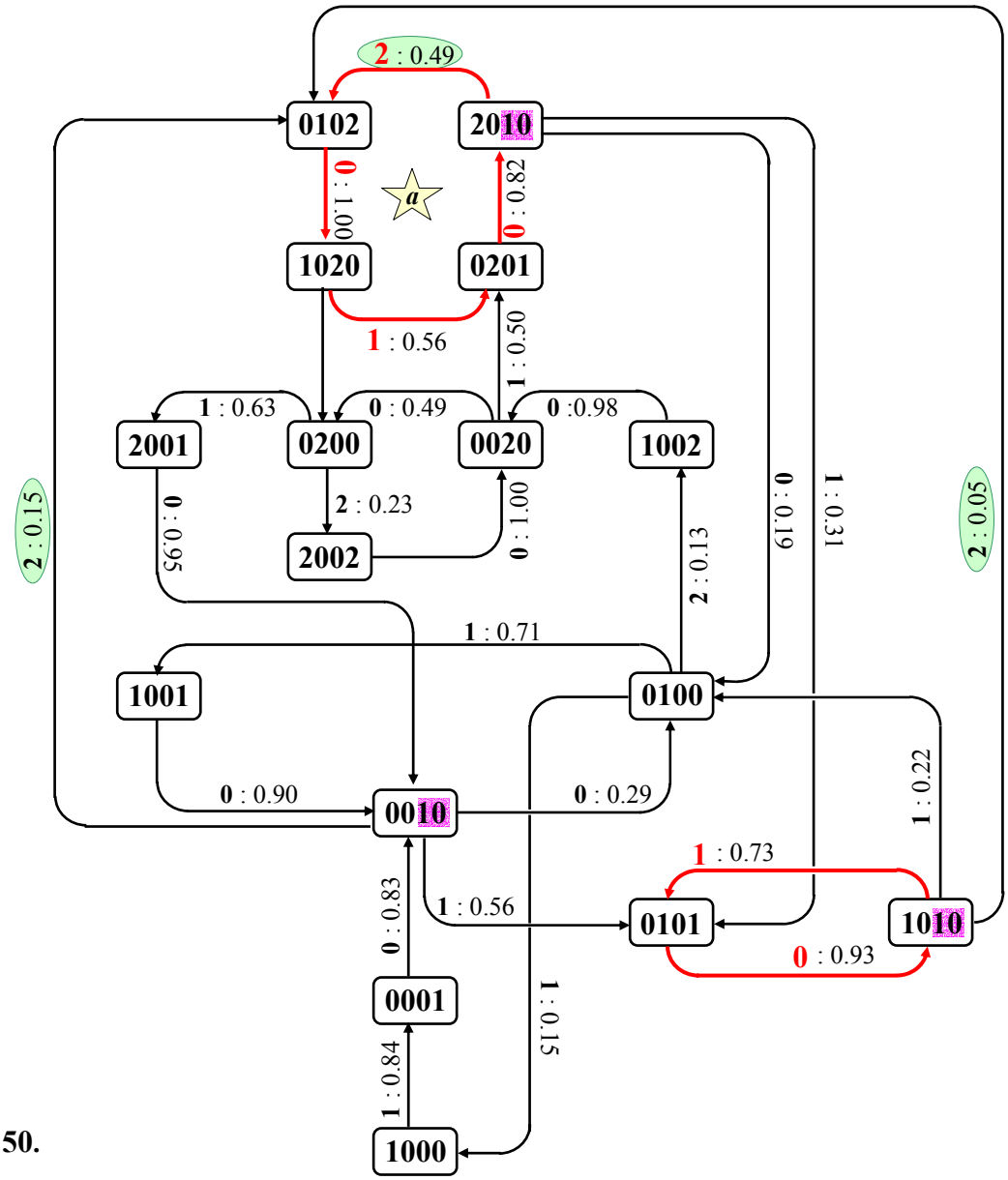


tab. 1

Ordre 1 : Bic (1) = -5249.1	
Ordre 2 : Bic (2) = -5237.2	
Ordre 3 : Bic (3) = -5346.7	
Ordre 4 : Bic (4) = -5210.4	

fig. 2

C. arizonica en phy-3
Chaîne de Markov d'ordre 4



L'ajustement médiocre obtenu pour le temps de retour de l'état **3** est le résultat d'un biais induit par la longueur des séquences (**pl. 49, fig. 2d**). Les temps de retour théoriques sont calculés pour des séquences de longueur infinie. La longueur moyenne des séquences mesurées étant de 26 nœuds, les valeurs des temps de retour observés ne peuvent aller au-delà de la longueur des séquences. Par ce fait, les temps de retours courts sont sur-représentés et les temps de retour longs sont sous-représentés sur les séquences observées par rapports aux séquences théoriques. Ce biais se manifeste lorsque l'ordre de grandeur des temps de retour est équivalent à celui des séquences. Son effet peut se vérifier en simulant un grand nombre de séquence de longueur moyenne équivalente à l'échantillon mesuré (**pl. 49, fig. 2i**). Lorsque l'on compare les valeurs observées de l'échantillon avec celles provenant de la simulation on remarque que l'ajustement est amélioré.

3.1.2.1.2 Organisation de la ramification chez C. arizonica en phyllotaxie verticillée par 3

Pour rendre compte des motifs de ramification en phyllotaxie verticillée par 3, le meilleur compromis entre ajustement et nombre de paramètres indépendants se fait par l'estimation d'une chaîne de Markov d'**ordre 4**. On note cependant, que le *BIC* est amélioré de l'ordre 1 vers l'ordre 2, qu'il diminue pour l'ordre 3 avant d'obtenir sa valeur maximale pour l'ordre 4 (Une différence de *BIC* de plus de 10 unités étant significative) ; (**pl. 50, tab. 1**). Nous comparerons ici dans un premier temps l'information apportée par l'ordre 2 (**pl. 50, fig. 1**) à celle apportée par l'ordre 4 (**pl. 50, fig. 2**). Bien que prise en compte dans les modèles, la modalité 3 rameaux ne sera pas décrite car elle est peu représentée (12 occurrences sur 3982).

L'automate traduisant la chaîne de Markov d'ordre 2 dévoile une alternance très marquée entre les états **0** et **1** ($p_{101} = 0.91$, $p_{010} = 0.62$) conduisant à une succession **0-1-0-1-0…**
Le développement de 2 rameaux sur un nœud (état **2**) ne peut se produire qu'à la suite de un ou deux nœuds non ramifiés ($p_{102} = 0.14$, $p_{202} = 0.06$, $p_{002} = 0.16$). Après un nœud portant 2 rameaux (état **2**) se succède obligatoirement un nœud non ramifié (état **0** ; $p_{020} = 0.99$) puis, à nouveau un autre nœud non ramifié (état **0** ; $p_{200} = 0.38$) ou alors un nœud portant un rameau (état **1** ; $p_{201} = 0.55$).

Planche 50. Modélisation de l'organisation des rameaux sur l'axe principal de *C. arizonica* en phyllotaxie verticillée par 3 par une chaîne de Markov d'ordre 2 ou d'ordre 4.

Tableau 1. *BIC* des chaînes de Markov d'ordre 1 à 4 estimées.

Figure 1. Automate de la chaîne de Markov d'ordre 2 estimée. Seules les probabilités de transition supérieures ou égales à 0.05 sont représentées. Les arcs de transition en rouge désignent les chemins les plus fréquents.

Figure 2. Automate de la chaîne de Markov d'ordre 4 estimée. Par souci de simplification du nombre de sommets à représenter, seules les mémoires représentées à plus de 5 % (sur l'ensemble des mémoires du modèle) sont figurées. Les arcs de transition en rouge désignent les chemins les plus fréquents. L'étoile comprenant la lettre ***a*** désigne le motif ***2-0-1-0-2.***

fig. 1 *C. arizonica* en phy-3.
Chaîne de Markov d'ordre variable
(d'ordre maximum 4)

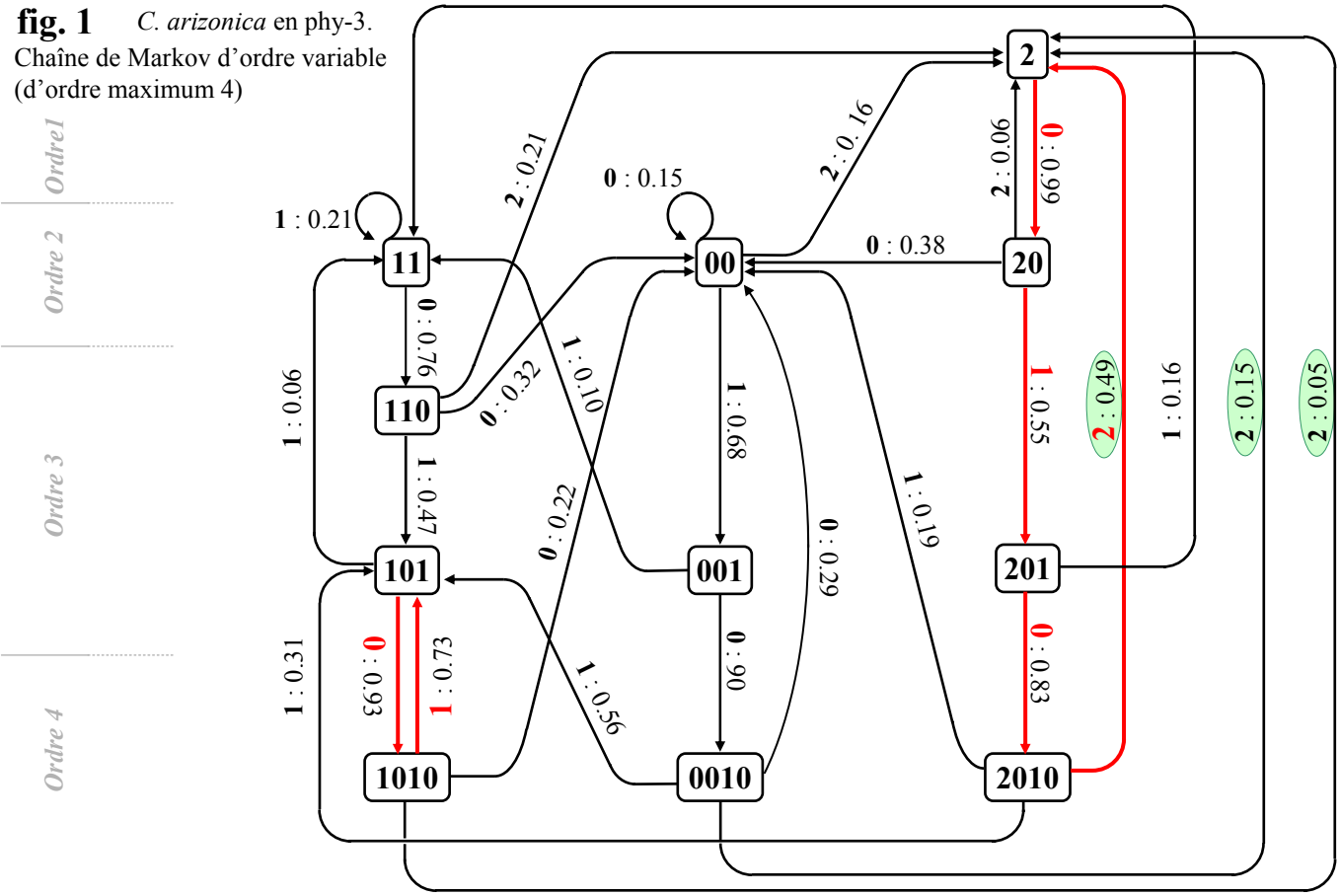


fig. 2

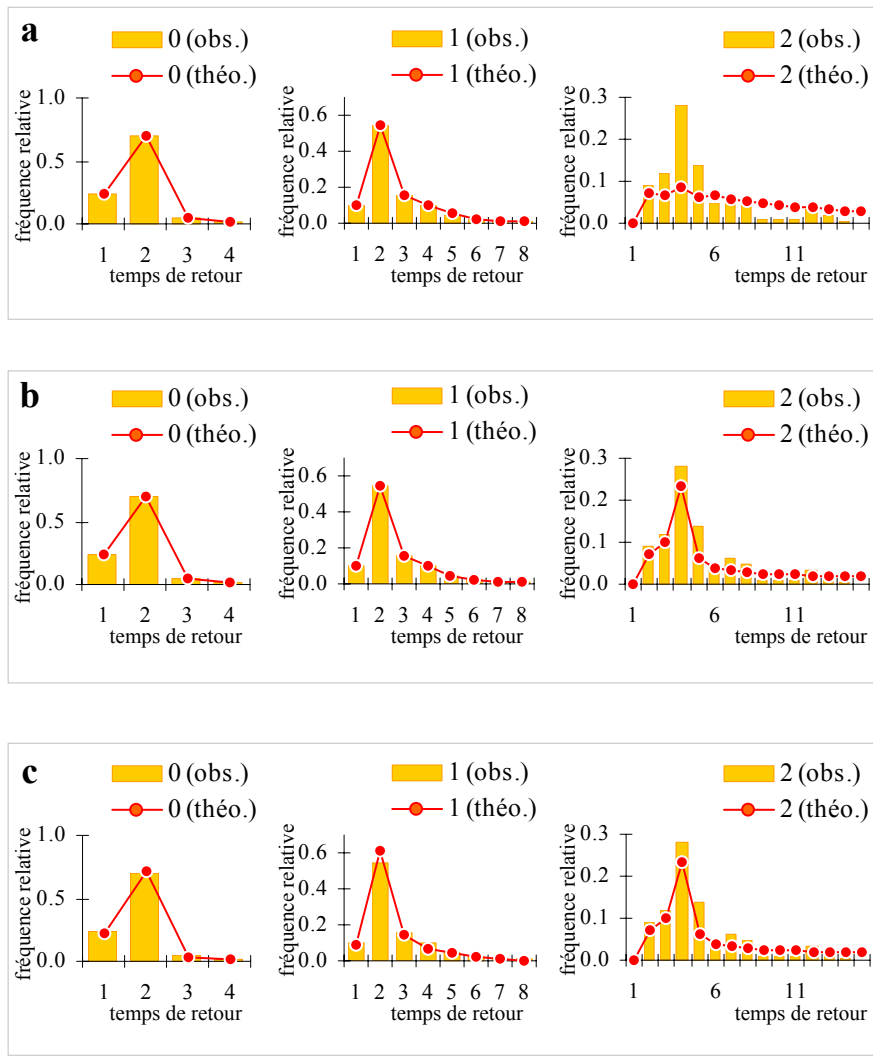


fig. 3

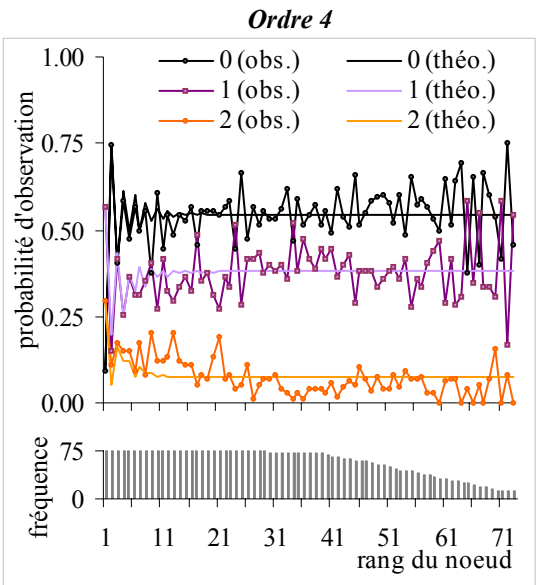


Planche 51.

Tout comme la chaîne de Markov d'ordre 2, l'automate traduisant la chaîne de Markov d'ordre 4 (**pl. 50, fig. 2**) met également en évidence une alternance très marquée entre les états **0** et **1** ($p_{01010} = 0.93$, $p_{10101} = 0.73$).

Dans le cas de la chaîne de Markov d'ordre 2, les mémoires **2010**, **0010** et **1010** étaient résumées dans l'unique mémoire **10**. Lorsque la mémoire est **2010**, la transition vers l'état **2** s'effectue avec une probabilité de 0.49 ($p_{20102} = 0.49$) tandis que lorsque la mémoire est **1010** ou **0010** la transition vers l'état ***2*** s'effectue avec une probabilité beaucoup moins élevée ($p_{10102} = 0.05$, $p_{00102} = 0.15$). L'ordre 4 révèle ainsi, en plus de la succession **0-1-0-1-0…** déjà mise en évidence par la chaîne de Markov d'ordre 2, l'existence du motif **2-0-1-0-2** qui peut se répéter au cours de la succession **0-1-0-2-0-1-0-2…** représentée sur l'automate par le cycle autour de l'étoile '***a***' ***(*****pl. 50, fig. 2*)***.

Toutes les mémoires développées à l'ordre 4 ne sont pas nécessaires et certaines simplifications peuvent s'effectuer au travers d'une chaîne de Markov d'ordre variable (**pl. 51, fig. 1**).

L'alternance entre les mémoires **101** et **1010** traduit la succession **0-1-0-1-0…** tandis que l'alternance entre les mémoires **2**, **20**, **201** et **2010** traduit la succession **2-0-1-0-2-0-1-0-2…**

Les probabilités de transition contrastées des mémoires **1010** et **2010** vers la mémoire **2** traduisent la nécessité de développer la chaîne de Markov jusqu'à l'ordre 4 ($p_{10102} = 0.05$ et $p_{20102} = 0.49$).

Lorsqu'une transition est effectuée vers l'état ***2***, alors tout le passé du processus est oublié et la mémoire devient d'ordre 1. Le développement de 2 rameaux sur un même nœud apparaît donc comme un événement suffisamment « fort » pour qu'il conditionne à lui seul la suite du processus.

Planche 51. Modélisation de l'organisation des rameaux sur l'axe principal de *C. arizonica* en phyllotaxie verticillée par 3 par une chaîne de Markov d'ordre variable (d'ordre maximum 4)

Figure 1. Automate de la chaîne de Markov d'ordre variable estimée. Seules les probabilités de transition supérieures ou égales à 0.05 sont représentées. Les arcs de transition en rouge désignent les chemins les plus fréquents.

Figure 2. Ajustement des lois du « temps de retour » pour les chaînes de Markov d'ordre 2 (**a**), d'ordre 4 (**b**) et d'ordre variable (**c**) estimées.

Figure 3. Ajustement des probabilités d'observation des différents événements (point de vue « intensité ») pour la chaîne de Markov d'ordre 4.

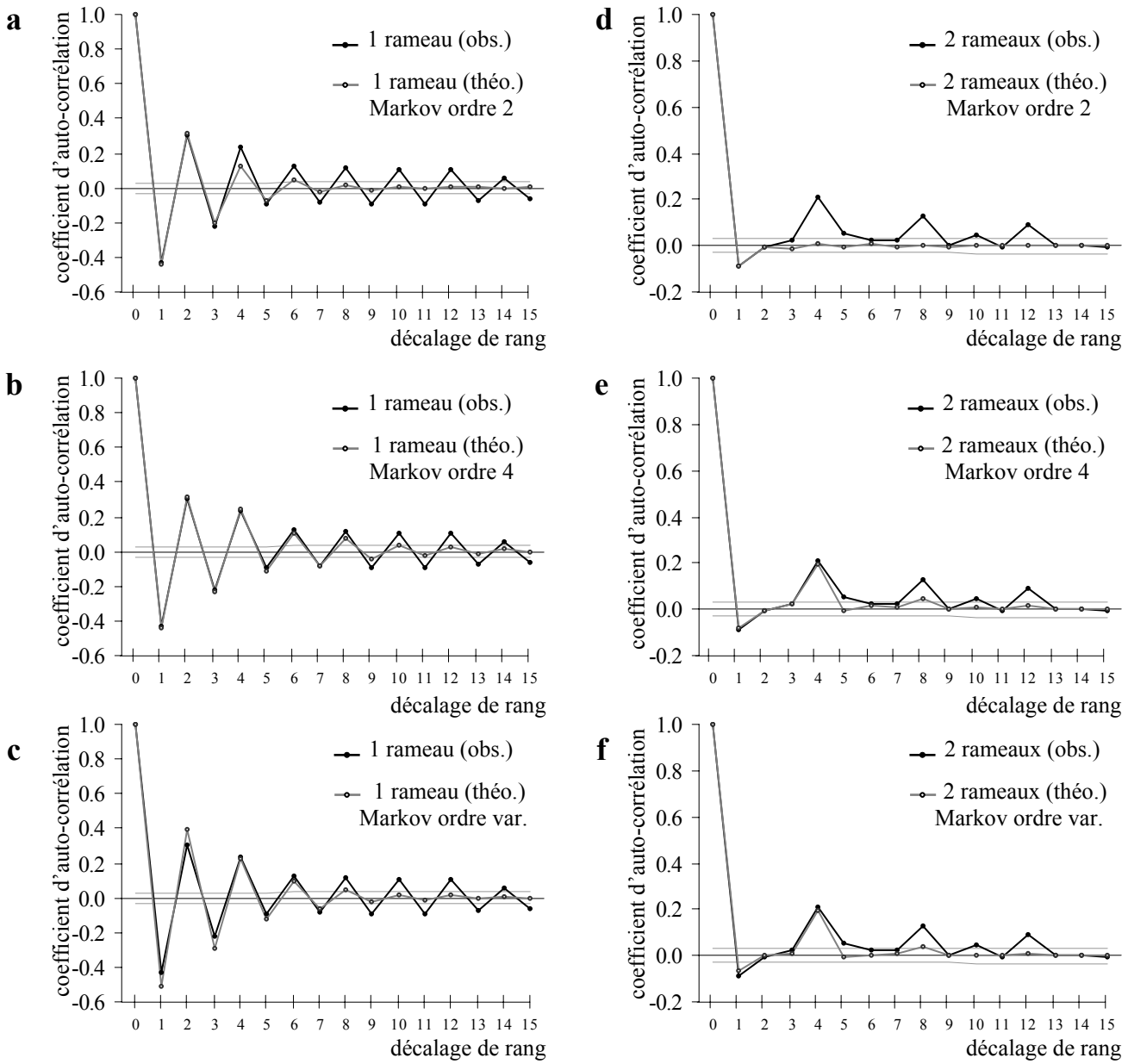


Planche 52. Fonctions d'auto-corrélation pour les observations 1 et 2 rameaux à partir des séquences mesurées sur l'axe principal d'individus de *C. arizonica* en phyllotaxie verticillée par 3. Comparaison avec les séquences simulées à partir des chaînes de Markov d'ordre 2, d'ordre 4 et d'ordre variable.

Les séquences de ramification mesurées sur *C. arizonica* en phyllotaxie verticillée par 3 sont transformées en séquences binaires. (**a**, **b** et **c**) Périodicité d'expression de l'observation « **1 rameau** ». (**d**, **e** et **f**) Périodicité d'expression de l'observation « **2 rameaux** ». Les fonctions d 'auto-corrélation sont comparées aux valeurs théoriques issues de la simulation des chaînes de Markov d'ordre 2 (**a** et **d**), d'ordre 4 (**b** et **e**) ou d'ordre variable (**c** et **f**) présentées planche 49 et 50. Les lignes grises représentent la limite significative au seuil de 95% sous l'hypothèse d'une répartition aléatoire.

Les 3 modèles (chaîne de Markov d'ordre 2, d'ordre 4 et d'ordre variable) traduisent correctement les proportions globales d'états **0**, **1** et **2** ce qui se traduit par un bon ajustement entre les valeurs observées et les valeurs théoriques du point de vue intensité (seul celui correspondant à la chaîne de Markov d'ordre 4 est représenté, **pl. 51, fig. 3**).

Le temps de retour pour les états **0** et **1** sont correctement estimés par les chaînes de Markov d'ordre 2, d'ordre 4 ou d'ordre variable (**pl. 51, fig. 2**). Pour ces deux états, le mode de la distribution se situe à la valeur 2. Pour l'état **1** cela correspond en grande partie à la succession **1-0-1** tandis que pour l'état **0** cela correspond aux successions **0-1-0** et **0-2-0**.

La distribution du temps de retour de l'état **2** présente un mode à la valeur 4 qui correspond principalement au motif **2-0-1-0-2.** Ce temps de retour est mal estimé par la chaîne de Markov d'ordre 2 contrairement aux chaînes de Markov d'ordre 4 et d'ordre variable.

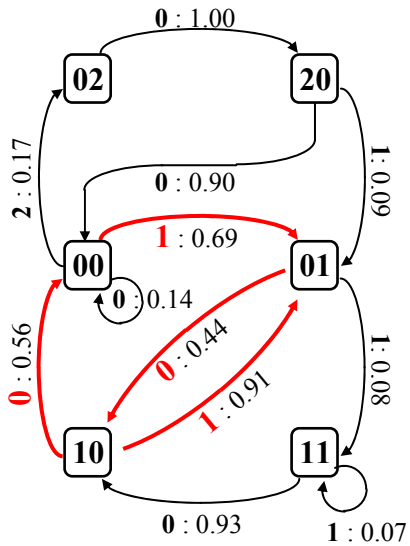
Afin d'étudier la périodicité d'expression des observations 1 ou 2 rameaux à l'aide du coefficient d'auto-corrélation, les séquences ont été transformées en séquences binaires. Par exemple, les observations 2 rameaux sont transformées en observations 0 rameaux afin de révéler la périodicité d'expression de l'observation « 1 rameau » (*cf. partie III, § 2.2.2*). Les fonctions d'auto-corrélation obtenues à partir des séquences mesurées sont comparées au fonctions d'auto-corrélation obtenues à partir de séquences simulées par les différents modèles estimés.

Pour l'état **1**, la fonction d'auto-corrélation calculée à partir des séquences mesurées présente une période de longueur 2 qui s'amortit lentement, les coefficients étant toujours significatifs au décalage de rang 12 (**pl. 52**). Cette période est principalement due à l'expression du motif **1-0-1** et l'amortissement tend à montrer que les successions **1-0-1-0-1-0-1…** sont relativement longues. Les fonctions d'auto-corrélation calculées à partir des chaînes de Markov montrent également une période de longueur 2. Cependant l'amortissement est plus rapide pour la fonction obtenue à partir de la chaîne de Markov d'ordre 2 par rapport à celle obtenue à partir des séquences observées (le coefficient d'auto-corrélation n'étant plus significatif au décalage de rang 6) ; (**pl. 52, a**). Pour les chaînes de Markov d'ordre 4 ou d'ordre variable, l'amortissement est légèrement moins rapide que pour l'ordre 2, mais reste inférieur à celui obtenu à partir des séquences observées (**pl. 52** respectivement **b** et **c**).

Pour l'état **2**, la fonction d'auto-corrélation calculée à partir des séquences observées présente une période de longueur 4 et les coefficients sont significativement positifs pour les décalages de rangs 4, 8 et 12 (**pl. 52**). La période observée est principalement due à l'expression du motif **2-0-1-0-2** et l'amortissement tend à montrer que les successions **2-0-1-0-2-0-1-0-2…** sont relativement longues. Comme pour le temps de retour, la chaîne de Markov d'ordre 2 ne

fig. 1

C. arizonica en phy-2
Chaîne de Markov d'ordre 2



tab. 1

Ordre 1 : Bic (1) =	-5247.4
Ordre 2 : Bic (2) =	-4448.8
Ordre 3 : Bic (3) =	-4464.3
Ordre 4 : Bic (4) =	-4357.5
Ordre 5 : Bic (5) =	-4356.9
Ordre 6 : Bic (6) =	-4285.0

fig. 2

C. arizonica en phy-2
Chaîne de Markov d'ordre 4

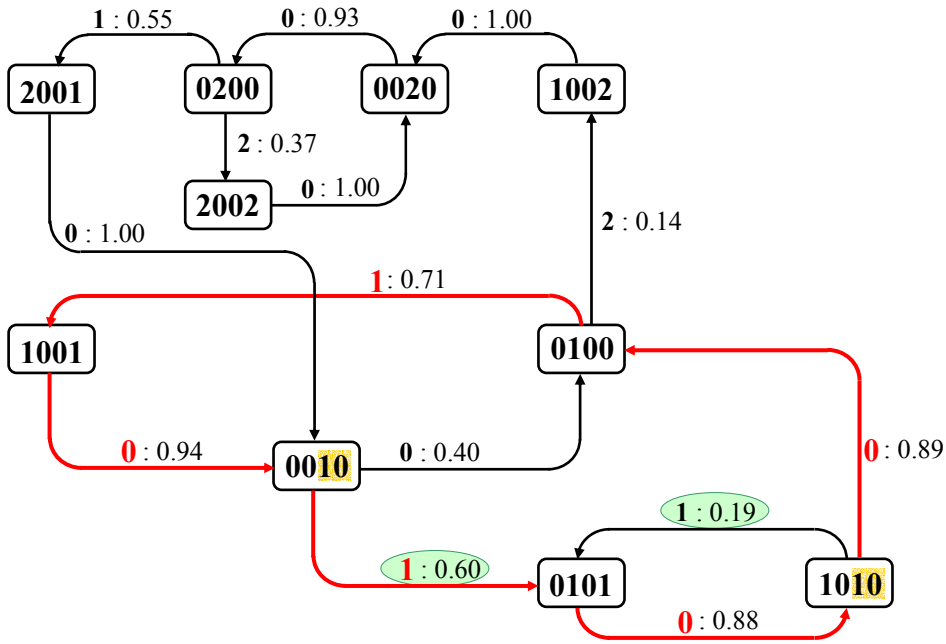


Planche 53. Modélisation de l'organisation des rameaux sur l'axe principal d'individus de *C. arizonica* en phyllotaxie opposée décussée par une chaîne de Markov d'ordre 2 ou d'ordre 4.

Tableau 1. *BIC* des chaînes de Markov d'ordre 1 à 6 estimées.

Figure 1. Automate de la chaîne de Markov d'ordre 2 estimée. Seules les probabilités supérieures ou égales à 0.05 sont représentées. Les arcs de transition en rouge désignent les chemins les plus fréquents.

Figure 2. Automate de la chaîne de Markov d'ordre 4 estimée. Par soucis de simplification du nombre de sommets à représenter, seules les mémoires représentées à plus de 5 % (sur l'ensemble des mémoires du modèle) sont figurées. Les arcs de transition en rouge désignent les chemins les plus fréquents.

permet pas de rendre compte de la période de longueur 4 (**pl. 52, d**). Les fonctions d'auto-corrélation obtenues à partir de la simulation des chaînes de Markov d'ordre 4 et d'ordre variable sont similaires a celles obtenues à partir des données observées jusqu'au décalage de rang 4 (**pl. 52, e, f**). Par la suite l'amortissement étant plus rapide, les coefficients d'auto-corrélation ne sont plus significatifs aux décalages de rangs 8 et 12.

3.1.2.1.3 Organisation de la ramification chez C. arizonica en phyllotaxie opposée décussée

Pour rendre compte des motifs de ramification en phyllotaxie opposée décussée, le meilleur compromis entre ajustement et nombre de paramètres indépendants se fait par l'estimation d'une chaîne de Markov d'**ordre 6**. On note cependant que le *BIC* est fortement amélioré pour les ordres 2, 4 et 6 tandis qu'il diminue pour les ordres intermédiaires. Nous comparerons ici l'information apportée par les ordres 2, 4 et 6 dont les automates sont respectivement représentés en **fig. 1**, **2** de la **planche 53** et en **planche 54**.

L'automate traduisant la chaîne de Markov d'ordre 2 (**pl. 53, fig. 1**) dévoile d'une part, la présence de motifs **1-0-1** ($p_{101} = 0.91$, $p_{010} = 0.44$) et de motifs **1-0-0-1** ($p_{001} = 0.69$, $p_{100} = 0.56$).

Un nœud portant 2 rameaux (état **2**) se situe obligatoirement après deux nœuds non ramifiés ($p_{102} = 0$, $p_{012} = 0$, et $p_{112} = 0$). Après celui-ci se succèdent dans la plupart des cas à nouveau deux nœuds non ramifiés ($p_{020} = 1.00$, $p_{200} = 0.90$)

Les mémoires **0010** et **1010** développées à l'ordre 4 (**pl. 53, fig. 2**) étaient résumées dans l'unique mémoire **10** dans le cas de la chaîne de Markov d'ordre 2. Lorsque la mémoire est **0010**, la transition vers l'état **1** s'effectue avec une probabilité de 0.60 ($p_{00101} = 0.60$) tandis que lorsque la mémoire est **1010** la transition vers l'état **1** s'effectue avec une probabilité beaucoup plus faible ($p_{10101} = 0.19$). Cela montre que les motifs **1-0-1** et **1-0-0-1** révélés par la chaîne de Markov d'ordre 2 sont en fait disposés la plupart du temps selon une alternance conduisant au motif plus complexe **1-0-1-0-0-1**.

De la même manière les mémoires **0200** et **0100** développées à l'ordre 4 était résumées dans la mémoire **00** dans le cas de la chaîne de Markov d'ordre 2. De ces mémoires, les probabilités de transition vers l'état **2** sont contrastées ($p_{02002} = 0.37$ contre $p_{01002} = 0.14$) ce qui tend à montrer que les motifs **2-0-0-2** ne sont pas isolés mais se répètent plutôt sous la succession **2-0-0-2-0-0-2-0-0…**

C. arizonica en phy-2
Chaîne de Markov d'ordre 6

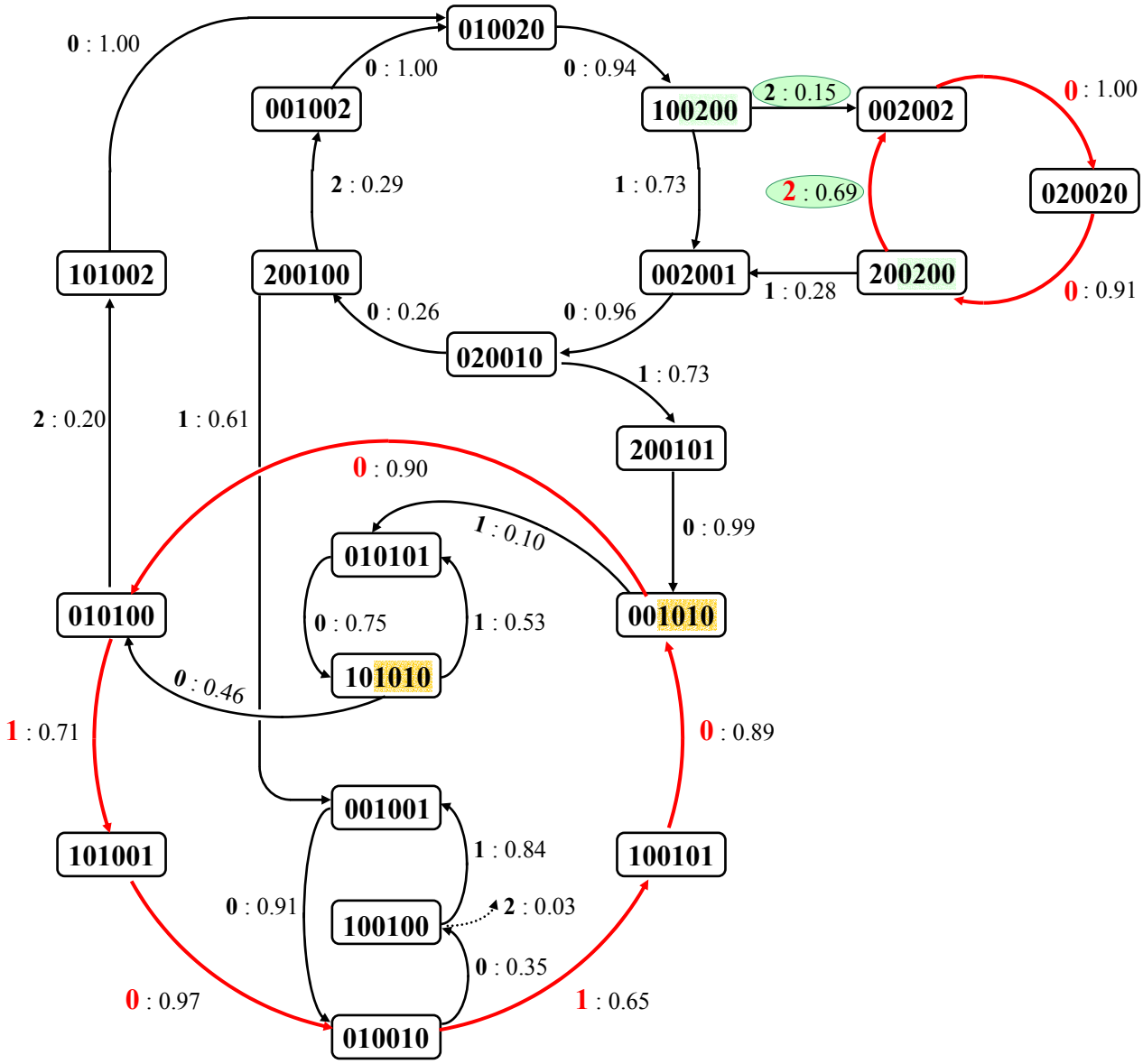


Planche 54. Modélisation de l'organisation des rameaux sur l'axe principal d'individus de *C. arizonica* en phyllotaxie opposée décussée par une chaîne de Markov d'ordre 6.
Par soucis de simplification du nombre de sommets à représenter, seules les mémoires représentées à plus de 5 % (sur l'ensemble des mémoires du modèle) sont figurées. Les arcs de transition en rouge désignent les chemins les plus fréquents.

Pour la chaîne de Markov d'ordre 6, les probabilités de transitions à partir des mémoires **010010**, **100101**, **001010**, **010100** et **101001** souligne l'expression du motif **1-0-1-0-0-1** tout comme la chaîne de Markov d'ordre 4 (**pl. 54**)

A partir des mémoires **100200** et **200200** développées à l'ordre 6 (et résumées dans la mémoire **0200** à l'ordre 4), les transitions vers l'état 2 sont très contrastées ($p_{1002002} = 0.15$ et $p_{2002002} = 0.69$). Lorsque le motif **2-0-0-2** est répété deux fois ($p_{2002002} = 0.69$), alors le processus bascule dans une classe de l'automate constituée des mémoires **002002**, **020020** et **200200** où se produit la succession **2-0-0-2-0-0-2-0-0…** sur une zone de grande taille.

Une transition vers l'état **2** s'effectue préférentiellement lorsque la mémoire est **010100** ($p_{0101002} = 0.20$) plutôt que lorsque la mémoire est **100100** ($p_{1001002} = 0.03$).
Ainsi lorsqu'un seul **2** s'intercale au milieu de l'alternance des motifs **1-0** et **1-0-0** , cela donne lieu à des successions **0-1-0-<u>1-0-0-2-0-0-1</u>-0-1-0…**

Certaines zones sont constituées d'une succession marquée de **1-0-1-0-1-0 …** les probabilités de transition des mémoires **101010** et **001010** vers l'état **1** étant également contrastées ($p_{1010101} = 0.53$ et $p_{0010101} = 0.10$).

fig. 1

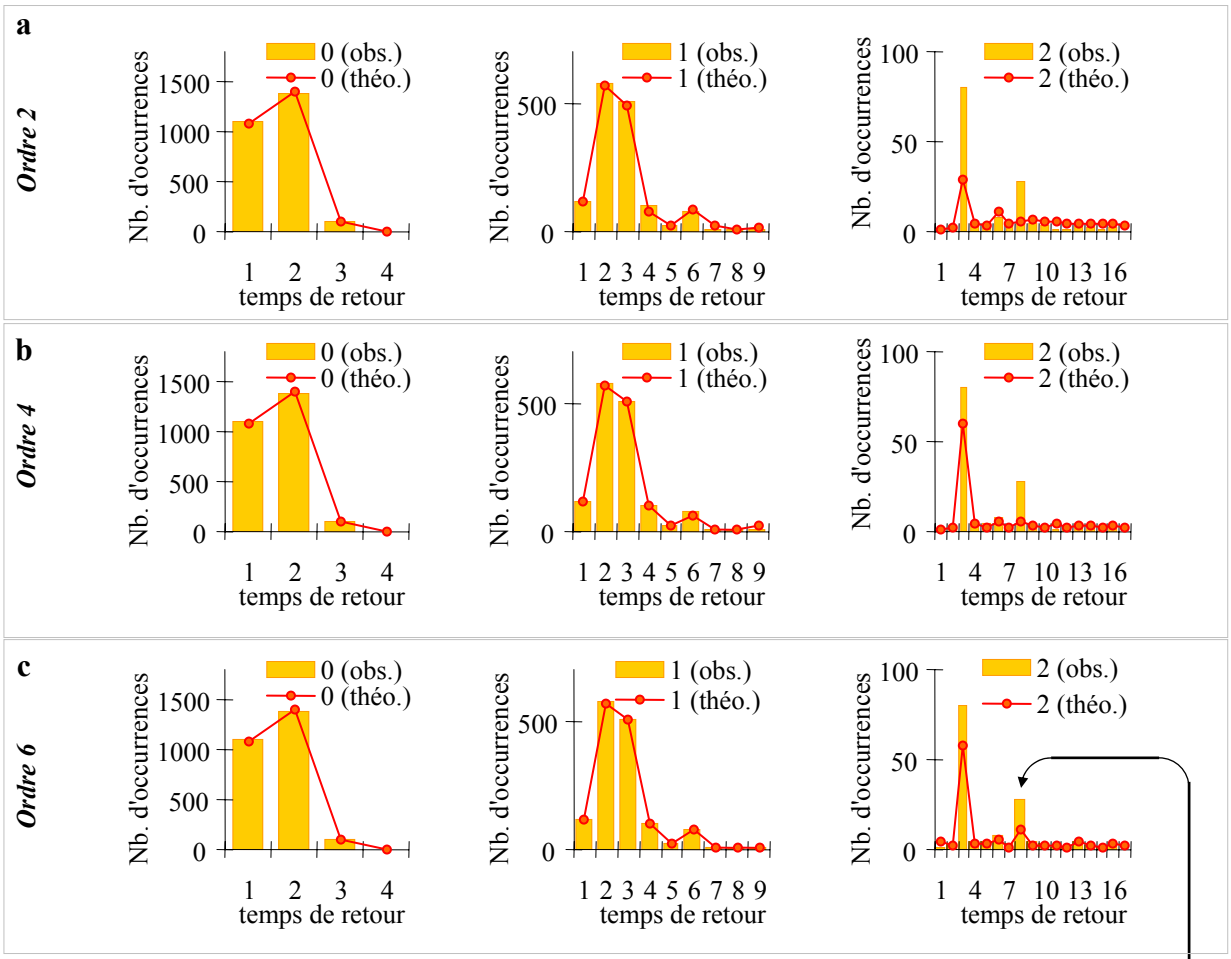


fig. 2

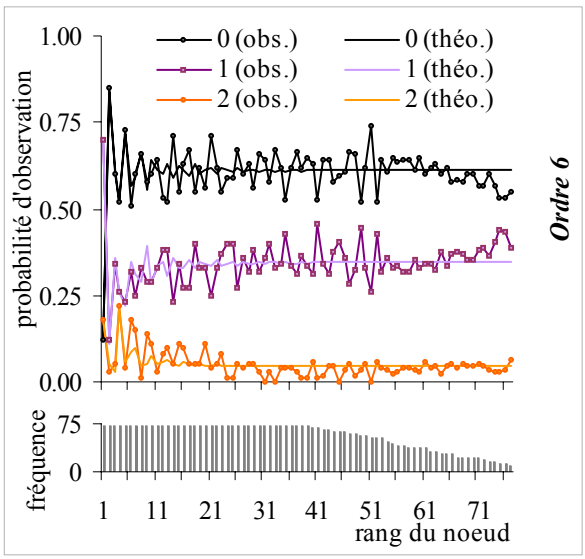


fig. 3

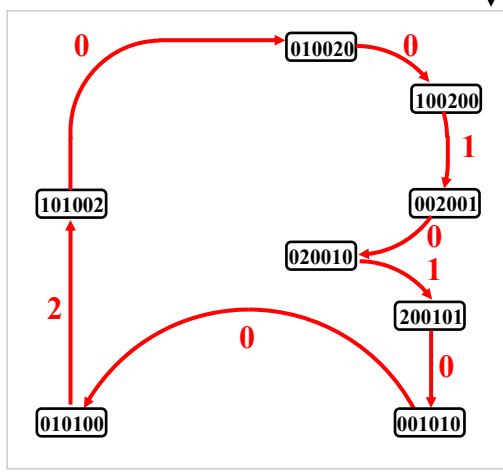


Planche 55. Évaluation des chaînes de Markov d'ordre 2, d'ordre 4 et d'ordre 6 estimées à partir des séquences de ramification mesurées sur l'axe principal de *C. arizonica* en phyllotaxie opposée décussée.

Figure 1. Ajustement des lois du « temps de retour » pour les chaînes de Markov d'ordre 2 (***a***), d'ordre 4 (***b***) et d'ordre 6 (***c***).

Figure 2. Ajustement des probabilités d'observation des différents événements (point de vue « intensité ») pour la chaîne de Markov d'ordre 6.

Figure 3. Sur l'automate représentant la chaîne de Markov d'ordre 6 (*cf.* ***pl. 54***), le chemin correspondant à la succession ***2-0-0-1-0-1-0-0-2*** a été isolé. La flèche indique sa correspondance avec un temps de retour observé de 8 pour l'état ***2***.

Pour l'état **1**, le temps de retour est de 2 ou 3 ce qui traduit les motifs **1-0-1** et **1-0-0-1** (**pl. 55, fig. 1**). Le léger pic présent pour un temps de retour de 6 pour l'état **1** correspond en grande partie aux motifs **1-0-0-2-0-0-1**. Pour ces deux états, les temps de retour sont correctement traduits par les chaînes de Markov d'ordre 2, d'ordre 4 ou d'ordre 6 (**pl. 55, fig. 1a, b, c**).

Pour l'état ***2***, la distribution des temps de retour présente un pic pour la valeur 3 ce qui correspond principalement aux motifs ***2-0-0-2.*** Largement sous-estimé par la chaîne de Markov d'ordre 2, l'ajustement est meilleur pour les chaînes de Markov d'ordre 4 ou 6 mais les valeurs théoriques restent inférieures à la valeur calculée à partir des séquences observées.

Un second pic situé pour un temps de retour de 8 ne correspond à aucun motif clairement mis en évidence par les chaînes de Markov. D'ailleurs les valeurs théoriques sous-estiment toujours la valeur observée.

Après une observation minutieuse des données, il apparaît que ce temps de retour correspond à un motif bien précis : ***2-0-0-1-0-1-0-0-2***. Le chemin correspondant à ce motif sur l'automate de la chaîne de Markov d'ordre 6 (*cf. pl. 53*) est représenté **pl. 55, fig. 3**. Une chaîne de Markov d'ordre 8 est donc nécessaire pour rendre compte de ce motif, la mémoire ***101002*** développée à l'ordre 6 étant insuffisante. Une telle chaîne de Markov ou une chaîne de Markov d'ordre variable allant jusqu'à l'ordre 8 n'a pu être estimée essentiellement pour des raisons logicielles.

Les 3 modèles estiment correctement les proportions globales d'états 0, 1 et 2, montrant un bon ajustement du point de vue « intensité » entre les valeurs observées et les valeurs théoriques (seul celui correspondant à la chaîne de Markov d'ordre 6 est représenté).

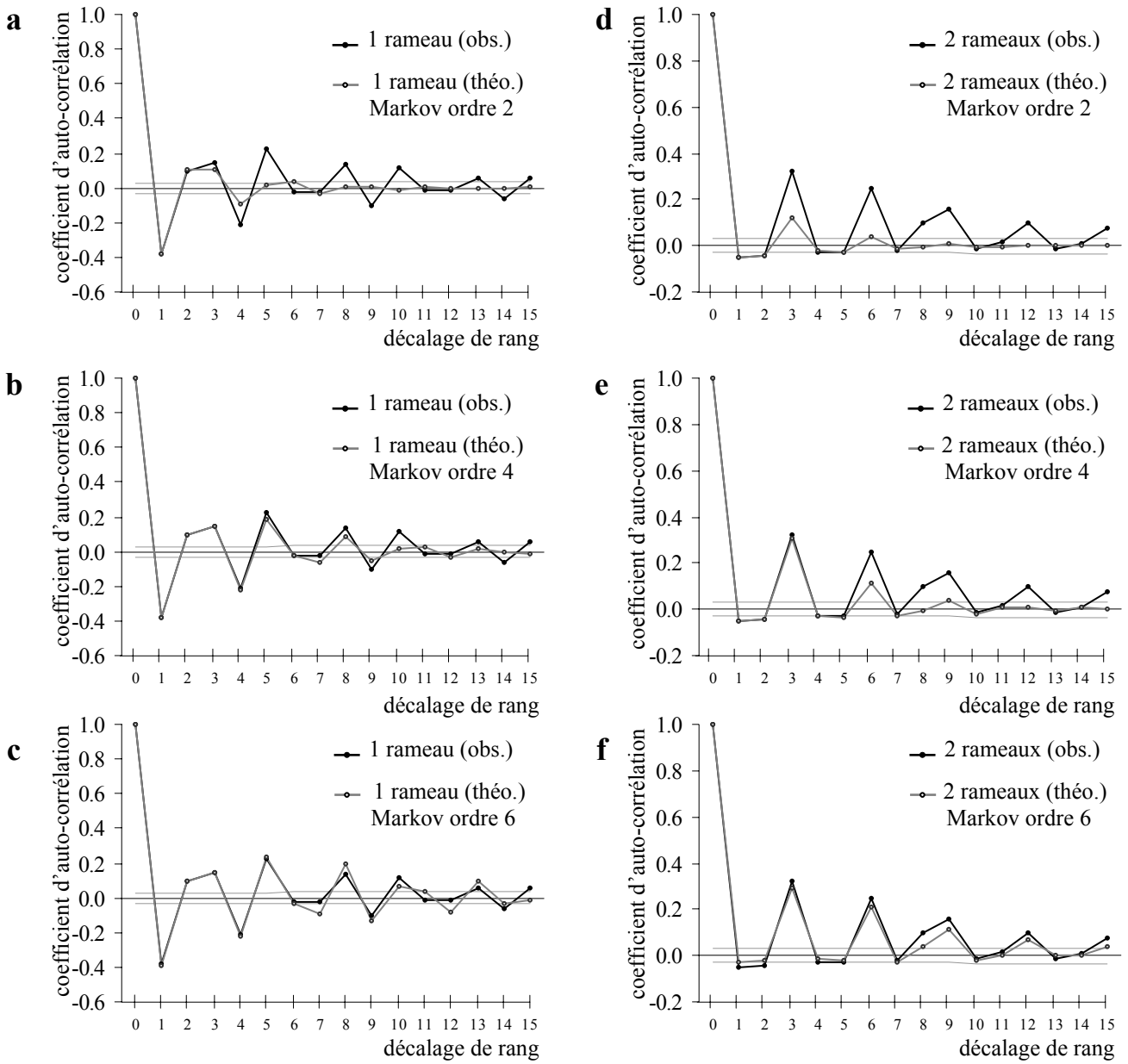


Planche 56. Fonctions d'auto-corrélation pour les observations 1 et 2 rameaux à partir des séquences mesurées sur l'axe principal d'individus de *C. arizonica* en phyllotaxie opposée décussée. Comparaison avec les séquences simulées à partir des chaînes de Markov d'ordre 2, d'ordre 4 et d'ordre 6.

Les séquences de ramification mesurées sur *C. arizonica* en phyllotaxie opposée décussée sont transformées en séquences binaires. (**a**, **b** et **c**) Périodicité d'expression de l'observation « **1 rameau** ». (**d**, **e** et **f**) Périodicité d'expression de l'observation « **2 rameaux** ». Les fonctions d 'auto-corrélation sont comparées aux valeurs théoriques issues de la simulation des chaînes de Markov d'ordre 2 (**a** et **d**), d'ordre 4 (**b** et **e**) et d'ordre 6 (**c** et **f**) présentées planche 52 et 53. Les lignes grises représentent la limite significative au seuil de 95% sous l'hypothèse d'une répartition aléatoire.

Pour l'état **1**, le coefficient d'auto-corrélation calculé à partir des séquences mesurées transformées en séquences binaires est significativement positif aux décalages de rangs 2, 3 et 5, 8 et 10 ce qui correspond respectivement à l'expression des motifs **1-0-1**, **1-0-0-1** et **1-0-1-0-0-1** (**pl. 56**).
La chaîne de Markov d'ordre 2 ne rend pas compte du coefficient d'auto-corrélation observé pour le décalage de rang 5 (**pl. 56, a**) tandis que les chaînes de Markov d'ordre 4 (**pl. 56, b**) et 6 (**pl. 56, c**) montrent dans l'ensemble un bon ajustement pour les différents décalages de rangs.

Pour l'état **2**, la fonction d'auto-corrélation calculée à partir des séquences mesurées présente une période de longueur 3 et les coefficients sont significativement positifs aux décalages de rangs 3, 6, 9, 12 et 15 ce qui tend à montrer que les successions **2-0-0-2-0-0-2-0-0…** sont relativement longues. On note également que le coefficient d'auto-corrélation est significativement positif au décalage rang 8 ce qui correspond à l'expression du motif **2-0-0-1-0-1-0-0-2** également souligné par le temps de retour.
Les chaînes de Markov estimées rendent compte de la période de longueur 3 mais l'amortissement est d'autant plus rapide que l'ordre est faible (**pl. 56, a, b** et **c**). La chaîne de Markov d'ordre 6 montre un bon ajustement et un amortissement aussi soutenu que pour les valeurs observées mais sous estime légèrement le coefficient d'auto-corrélation positif observé au décalage de rang 8.

fig. 1

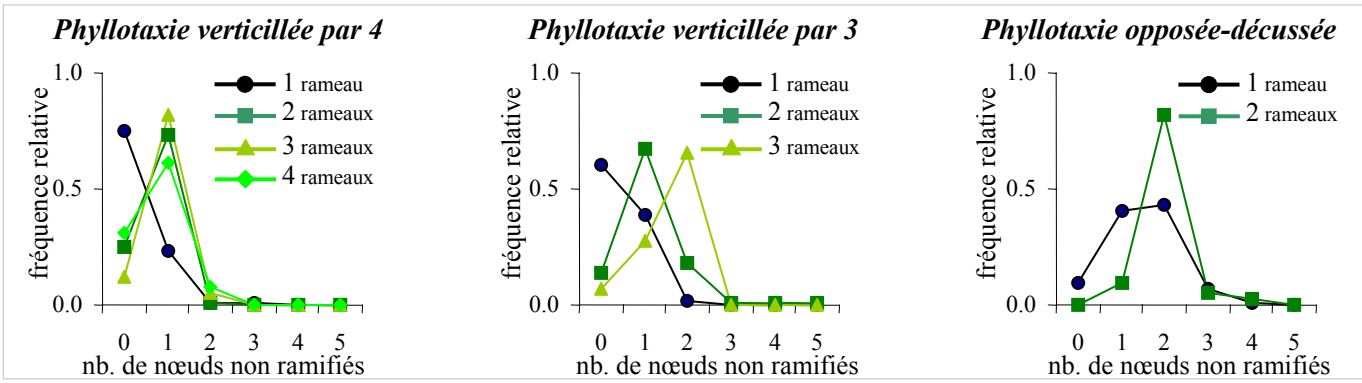


fig. 2 *Phyllotaxie verticillée par 3*

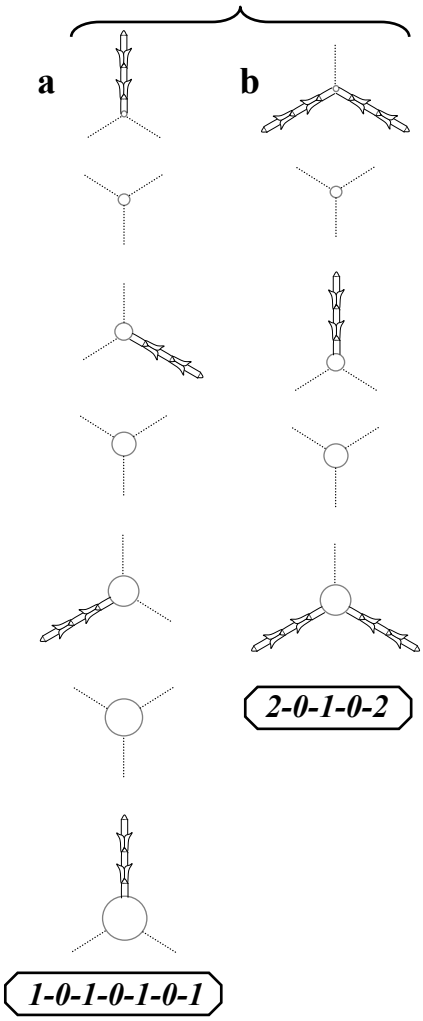


fig. 3 *Phyllotaxie verticillée par 2*

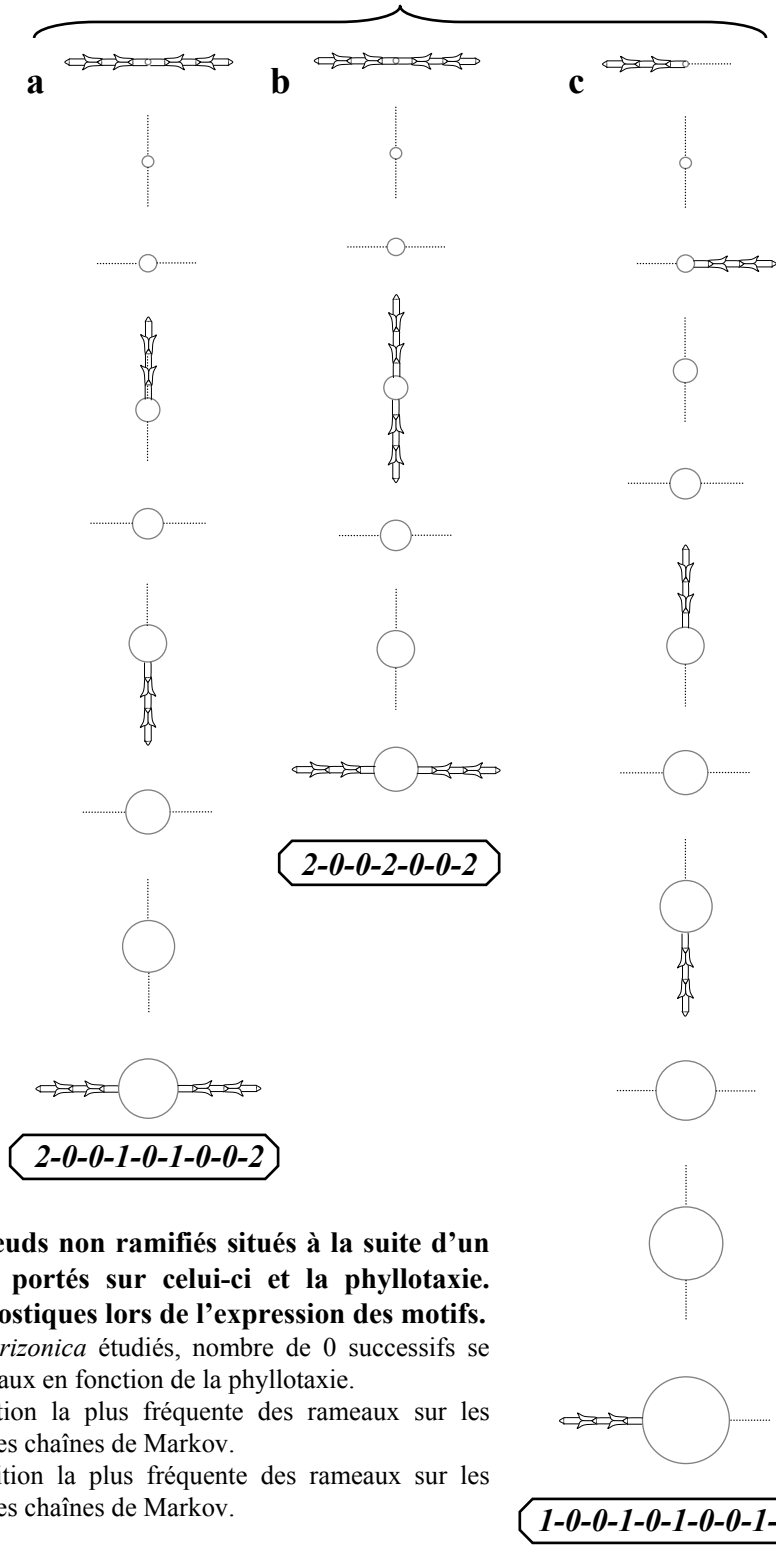


Planche 57. Pour *C. arizonica*, nombre de nœuds non ramifiés situés à la suite d'un nœud ramifié selon le nombre de rameaux portés sur celui-ci et la phyllotaxie. Disposition des rameaux sur les différents orthostiques lors de l'expression des motifs.

Figure 1. Sur l'axe principal des individus de *C. arizonica* étudiés, nombre de 0 successifs se trouvant à la suite d'un nœud portant 1, 2, 3 ou 4 rameaux en fonction de la phyllotaxie.

Figure 2. En phyllotaxie verticillée par 3, disposition la plus fréquente des rameaux sur les différents orthostiques pour les motifs isolés à l'aide des chaînes de Markov.

Figure 3. En phyllotaxie opposée décussée, disposition la plus fréquente des rameaux sur les différents orthostiques pour les motifs isolés à l'aide des chaînes de Markov.

3.1.2.1.4 Motifs de ramification et éléments de géométrie.

Pour une phyllotaxie donnée, le nombre de nœuds non-ramifiés situés juste après un nœud ramifié est d'autant plus grand que le nombre de rameaux portés sur le nœud est élevé (**pl. 57, fig. 1**). Cette tendance est d'autant plus accentuée que le nombre de feuilles par nœud est petit. En phyllotaxie verticillée par 4, on observe de longues séries de nœuds portant 1 rameau tandis qu'en phyllotaxie opposée décussée, il faut le plus souvent un ou deux nœuds non-ramifiés à la suite d'un nœud portant un rameau pour pouvoir observer à nouveau un nœud ramifié. De la même manière, en phyllotaxie 4, il y a le plus souvent un minimum de 1 nœud non ramifié à la suite d'un nœud portant 2 rameaux tandis qu'en phyllotaxie opposée décussée, le minimum de nœuds non-ramifiés est le plus souvent de 2.

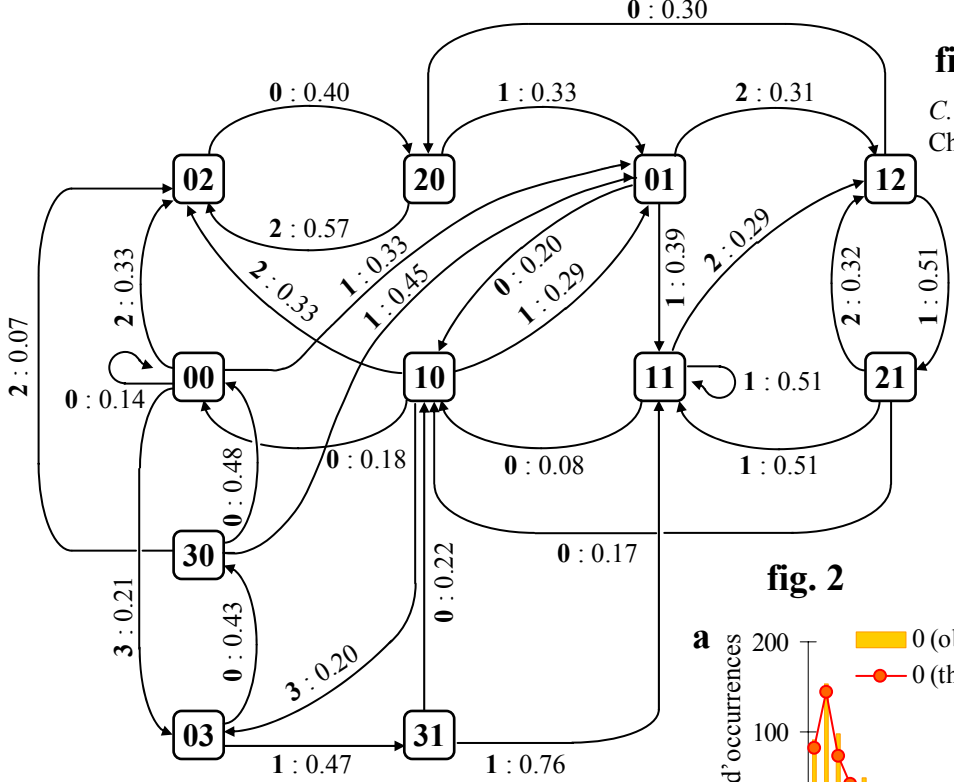
Ces tendances peuvent être mises en évidence par des « temps de retour » ou des coefficients d'auto-corrélation sur des séquences binaires. Les chaînes de Markov permettent de révéler des organisations plus complexes. Par exemple, le temps de retour de l'état **1** pour des séquences mesurées en phyllotaxie opposée décussée montre deux pics pour les valeurs 1 et 2 correspondant aux motifs **1-0-1** et **1-0-0-1.** La chaîne de Markov d'ordre 4 estimée révèle en plus que ces deux successions sont exprimées en alternance et constituent les sous parties d'un motif plus complexe : **1-0-1-0-0-1**.

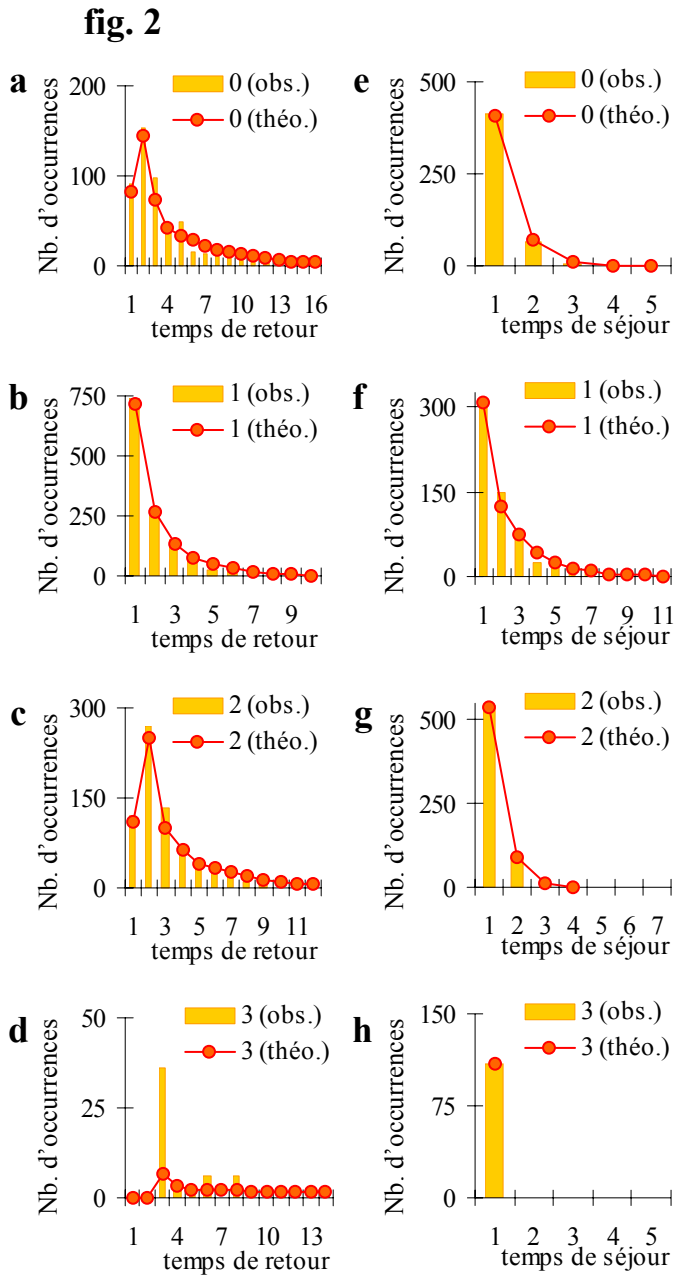
L'ordre des chaînes de Markov estimées est d'autant plus élevé que le nombre de feuilles par nœud est petit (ordre 1 en phyllotaxie verticillée par 4, ordre 4 en phyllotaxie verticillée par 3 et ordre 6 en phyllotaxie opposée décussée).

Les différents motifs présents pour chaque phyllotaxie correspondent à une certaine géométrie. Tout comme il existe une organisation nœud à nœud, il existe également une organisation au niveau des orthostiques. Les résultats qui vont suivre font partie d'observations qualitatives et représentent des tendances globales observées mais non quantifiées.

Lors des successions **1-0-1-0-1…** exprimées en phyllotaxie verticillée par 3, les rameaux ont tendance à être situés sur un orthostique différent à chaque nœud ramifié. Il faut ainsi 6 nœuds pour retrouver un rameau sur un même orthostique (**pl. 57, fig 2a**). Pour les successions **2-0-1-0-2…** également exprimées en phyllotaxie verticillée par 3, lorsque le nœud porte un rameau, celui-ci à tendance à se situer sur l'orthostique qui n'était pas occupé sur le nœud précédent qui porte 2 rameaux (**pl. 57, fig 2b**).

En phyllotaxie opposée décussée, lors d'un motif **1-0-1** les deux rameaux sont portés dans un même plan mais sur des orthostiques différents. Cela se manifeste lors des successions **2-0-0-**





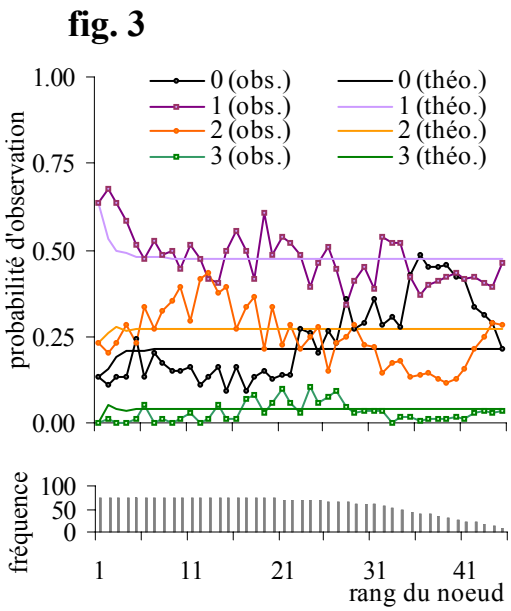


Planche 58. Modélisation de l'organisation des rameaux sur l'axe principal d'individus de *C. sempervirens* en phyllotaxie verticillée par 4 par une chaîne de Markov d'ordre 2.

Figure 1. Automate de la chaîne de Markov d'ordre 2. Par soucis de simplification du nombre de sommets à représenter, seules les mémoires représentées à plus de 5 % (sur l'ensemble des mémoires du modèle) sont figurées.

Figure 2. Ajustement des lois du « temps de retour » (**a**, **b**, **c** et **d**) et des loi du « temps de séjour » (**e**, **f**, **g** et **h**).

Figure 3. Ajustement des probabilités d'observations des différents événements (point de vue « intensité »).

1-0-1-0-0-2 (**pl. 57, fig. 3a**) ou **1-0-0-1-0-1-0-0-1** (**pl. 57, fig. 3c**). Dans ce dernier cas de figure, un changement de plan s'effectue après la mise en place de deux rameaux (les 2 rameaux sont alors portés par deux nœuds distincts) et il faut 10 nœuds pour retrouver un rameau sur un même orthostique (**pl. 57, fig 2c**)
Un changement de plan s'effectue également après le développement de 2 rameaux lors des successions **2-0-0-2-0-0-2**, mais ceux-ci sont insérés à un même nœud. Il faut alors 6 nœuds pour retrouver les rameaux sur de mêmes orthostiques.

3.1.2.2 Cupressus sempervirens

3.1.2.2.1 Organisation de la ramification chez C. sempervirens en phyllotaxie verticillée par 4

Pour rendre compte des motifs de ramification en phyllotaxie verticillée par 4, le meilleur compromis entre ajustement et nombre de paramètres indépendants se fait par l'estimation d'une chaîne de Markov d'ordre 2 dont l'automate est représenté **pl. 58, fig. 1**.

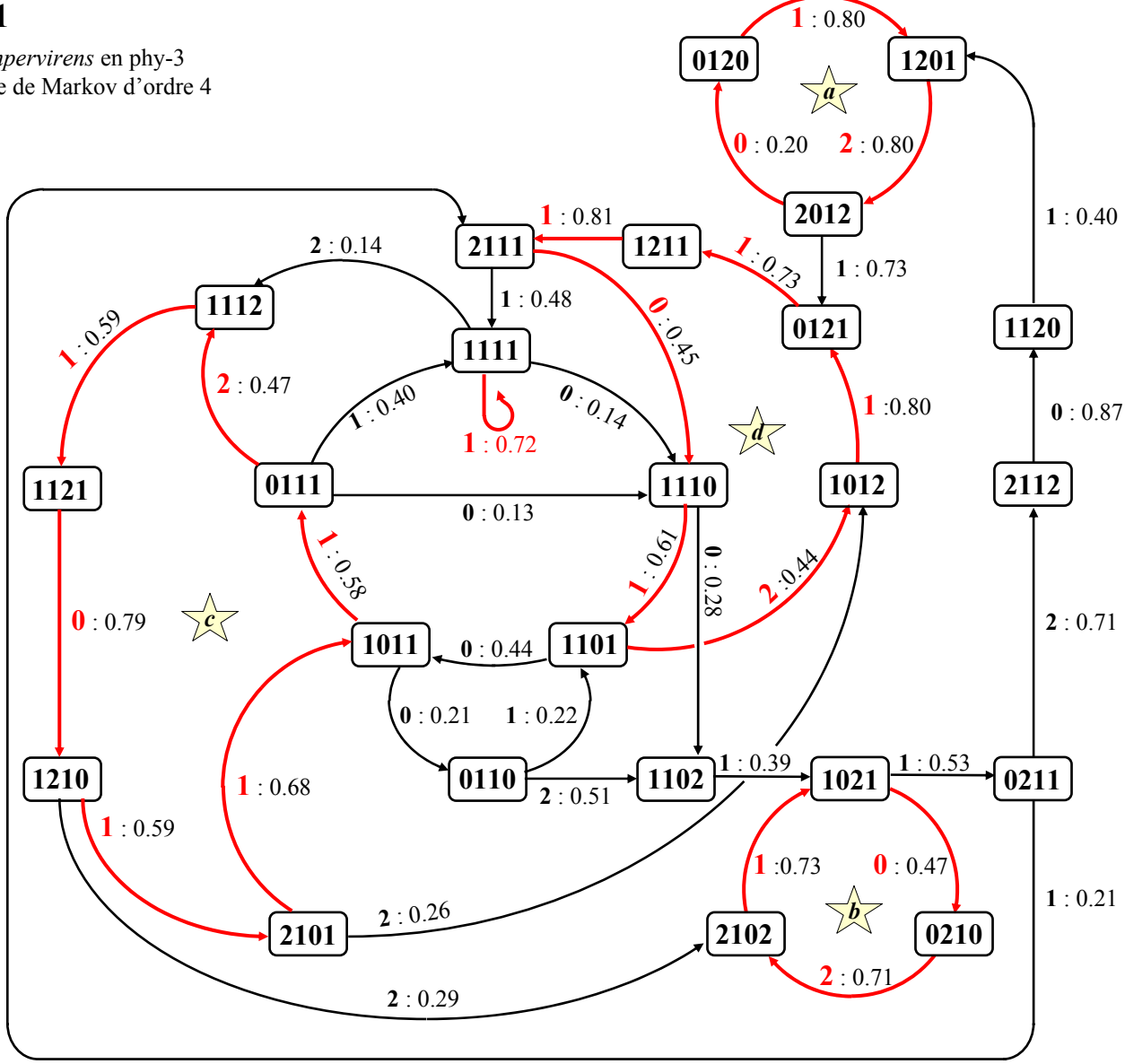
L'ordre 2 se justifie notamment lorsque l'on considère les probabilités de transition depuis les mémoires **00**, **10**, **20** et **30** qui seraient regroupées sous l'unique mémoire **0** dans le cas d'une chaîne de Markov d'ordre 1. A partir de la mémoire **30** une transition s'effectue préférentiellement vers l'état **0** ($p_{300} = 0.48$) alors que les probabilités de transition depuis mémoires **00**, **10** et **20** vers l'état **0** sont beaucoup plus faibles (respectivement, $p_{100} = 0.18$ et $p_{200} = 0.09$).
Depuis les mémoires **20** et **30** il n'existe aucune probabilité de transition vers l'état **3**, tandis que cette transition est possible depuis les mémoires **00** et **10** (respectivement, $p_{003} = 0.21$, $p_{103} = 0.20$). Pareillement, depuis la mémoire **31** il n'existe aucune probabilité de transition vers l'état 3, tandis que cette transition est possible depuis les mémoires **01**, **11** et **21** (respectivement, $p_{013} = 0.31$, $p_{113} = 0.29$ et $p_{213} = 0.32$).

Ainsi, plus le nombre cumulé de rameaux sur deux nœuds est élevé, plus la probabilité d'avoir un nœud pas ramifié ou portant peu de rameau est grande.

L'état **1** ayant une forte probabilité de transition vers lui-même, le temps de retour le plus fréquent est de 1 et le temps de séjour s'étend de 1 à 5 selon une traîne géométrique (**pl. 58, fig. 2b, f)**. Le temps de retour le plus fréquent pour les états **0** et **2** est de 2 (**pl. 58, fig. 2a, c)**. Un temps de retour de 1 est également fréquent, la probabilité de transition de ces états vers eux mêmes étant non négligeable ($p_{00} = 0.16$ et $p_{22} = 0.16$, ces fréquences étant calculées à partir d'une chaîne de Markov d'ordre 1). Ceci se traduit également par un temps de séjour de 1 (cas le plus fréquent) ou de 2 (**pl. 58, fig. 2e, g)**.

fig. 1

C. sempervirens en phy-3
Chaîne de Markov d'ordre 4



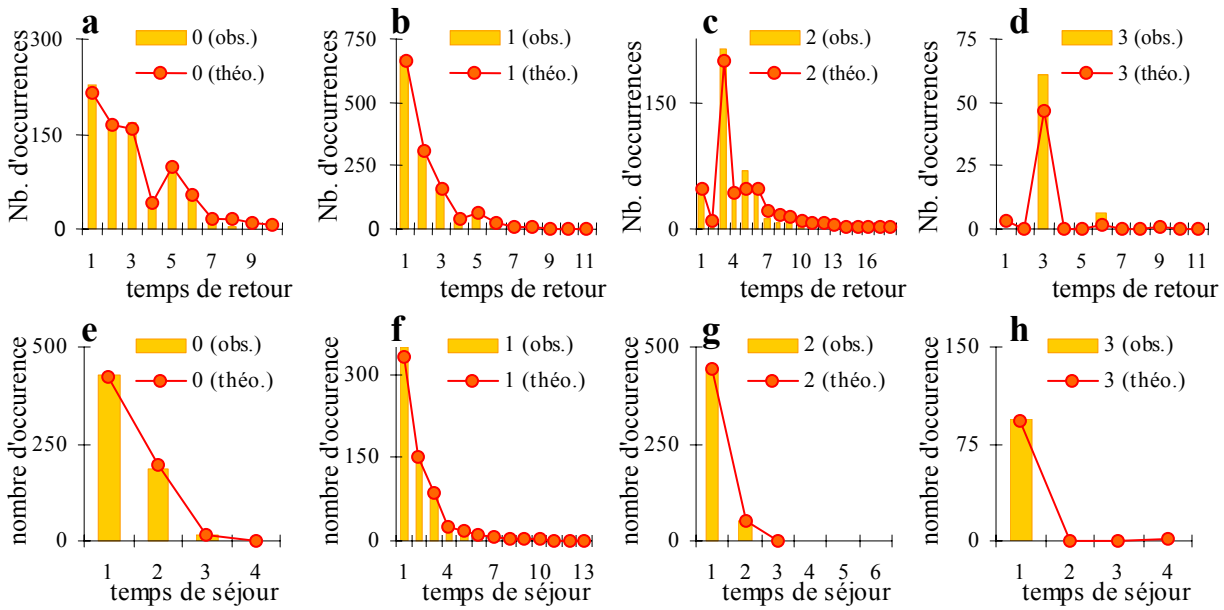


Planche 59.

On notera pour les différents points de vue, la bonne adéquation entre les distributions observées et les distributions théoriques (**pl. 58, fig. 2, fig. 3**).

3.1.2.2.2 Organisation de la ramification chez C. sempervirens en phyllotaxie verticillée par 3

Pour rendre compte des motifs de ramification en phyllotaxie verticillée par 3, le meilleur compromis entre ajustement et nombre de paramètres indépendants se fait par l'estimation d'une chaîne de Markov d'ordre 4 dont l'automate est représenté **pl. 59, fig. 1**.

De la mémoire **1111**, il existe une forte probabilité de transition vers l'état **1** donnant lieu à des séries de **1** successifs ($p_{11111} = 0.72$). Ceci se traduit par un temps de séjour de l'état **1** allant de 1 à 5 avec quelques valeurs isolées pouvant aller jusqu'à 15 (**pl. 59, fig. 2f**). L'état **2** peut survenir à la suite de l'état **0**, **1** ou **2** (respectivement $p_{02} = 0.23$, $p_{12} = 0.24$ et $p22 = 0.10$; ces valeurs étant obtenues par l'estimation d'une chaîne de Markov d'ordre 1 non représentée).
Les états **0**, **1** et **2** ayant des probabilités de transition élevées les uns envers les autres, cela se traduit par des motifs plus nombreux, plus complexes et moins bien « identifiés » que chez *C. arizonica*.

Certaines successions possèdent un équivalent symétrique. Par exemple, le cycle autour de l'étoile '***a***' traduit le motif **2-0-1-2** tandis que le cycle autours de l'étoile '***b***' traduit le motif **2-1-0-2** ce qui correspond à '***a***' dans le sens inverse. Ces motifs sont essentiellement responsables du pic du temps de retour de l'état **2** pour la valeur 3 (**pl. 59, fig. 2c**).
De la même manière le cycle '**c**' correspond au motif **2-1-0-1-1-1-2** tandis que le cycle '***d***' traduit le motif **2-1-1-1-0-1-2**.
L'état **3** n'est pas représenté sur l'automate pour des commodités de lecture. Le temps de retour de 3 observé pour l'état 3 (**pl. 59, fig. 2d**) correspond à l'expression du motif **3-0-0-3** non représentée sur l'automate ($p_{03003} = 0.92$).

Planche 59. Modélisation de l'organisation des rameaux sur l'axe principal de *C. sempervirens* en phyllotaxie verticillée par 3 par une chaîne de Markov d'ordre 4.

Figure 1. Automate de la chaîne de Markov d'ordre 4 estimée. Par soucis de simplification du nombre de sommets à représenter, seules les mémoires représentées à plus de 5 % (sur l'ensemble des mémoires du modèle) sont figurées. Les mémoires comprenant l'état ***3*** ne sont pas représentées. Les arcs de transition en rouge désignent les chemins les plus fréquents.

Figure 2. Ajustement des lois du « temps de retour » (***a***, ***b***, ***c*** et ***d***) et des lois du « temps de séjour » (***e***, ***f***, ***g*** et ***h***) pour la chaîne de Markov d'ordre 4 estimée.

fig. 1

C. sempervirens en phy-2
Chaîne de Markov d'ordre 6

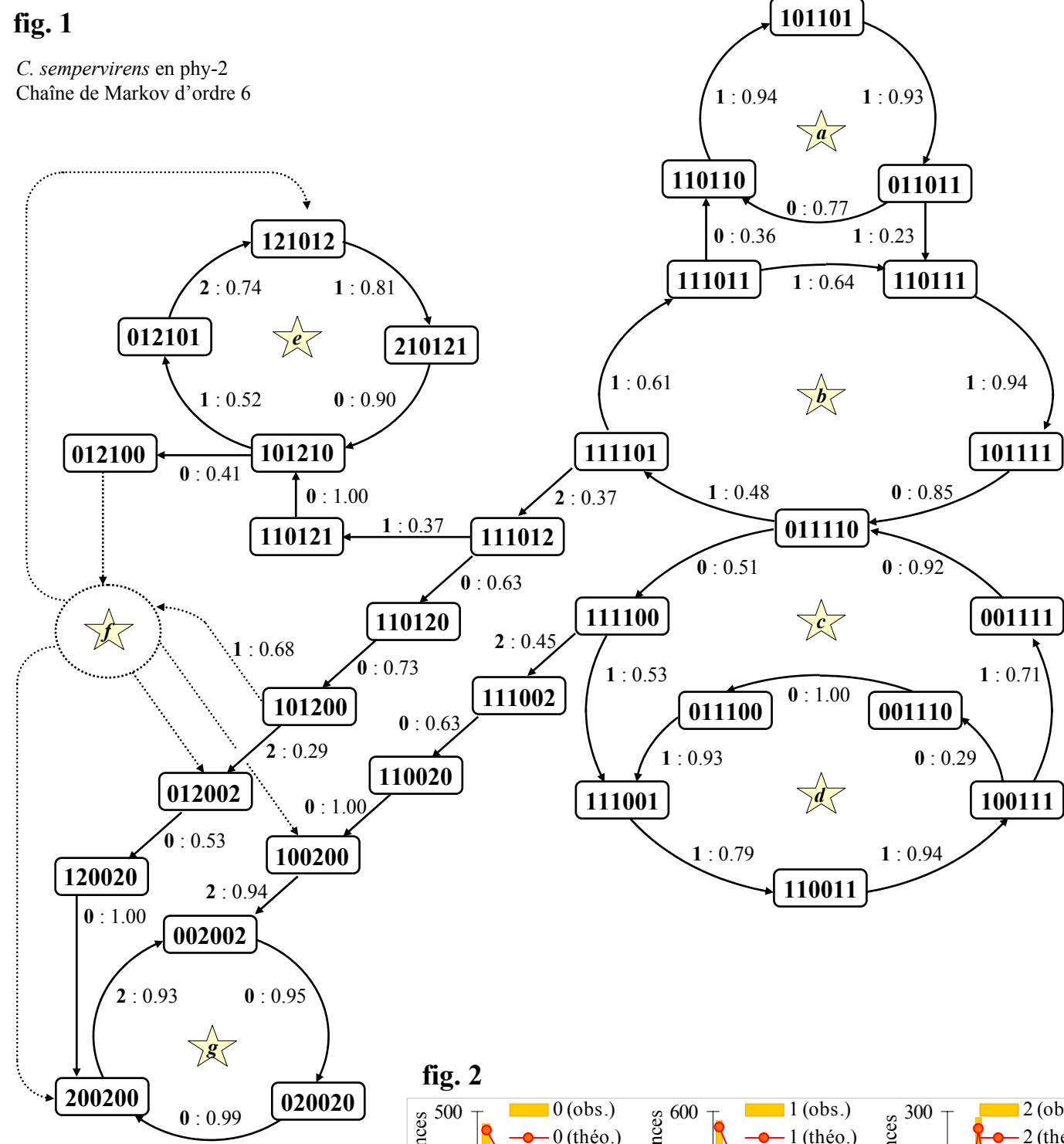


fig. 2

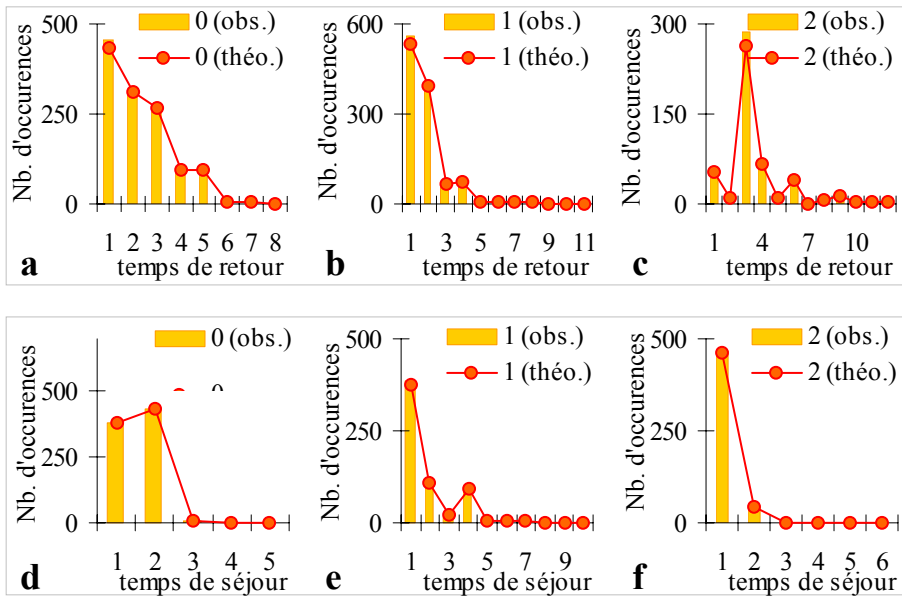


fig. 3

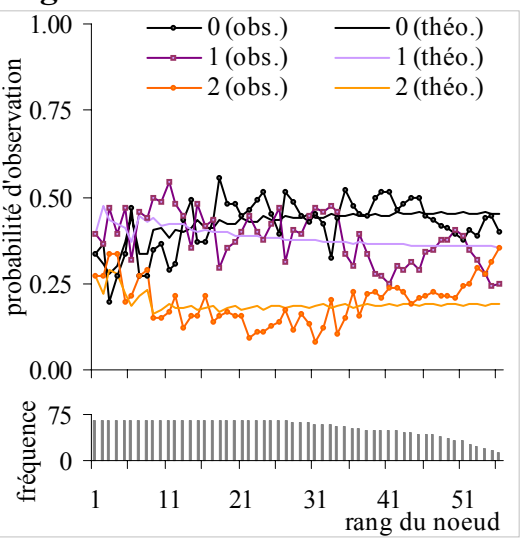


Planche 60.

3.1.2.2.3 Organisation de la ramification chez C. sempervirens en phyllotaxie opposée décussée

Pour rendre compte des motifs de ramification en phyllotaxie opposée décussée, le meilleur compromis entre ajustement et nombre de paramètres indépendants se fait par l'estimation d'une chaîne de Markov d'ordre 6 dont l'automate est représenté **pl. 60, fig. 1**.

Les étoile contenant les lettres ***a***, ***b***, ***c*** et ***d*** désignent des chemins correspondant à l'expression de plusieurs **1** successifs alternant avec des **0** successifs. Le chemin '***a***' désigne ainsi la succession **1-1-0-0-1-1-0-0…**Le chemin '**b**' désigne la succession **1-1-1-1-0-1-1-1-1-0…** Le chemin '**c**' désigne la succession **1-1-1-1-0-0-1-1-1-1-0-0…** Le chemin '***d***' désigne la succession **1-1-1-0-0-1-1-1-0-0…** Pour toutes ces successions, le nombre de 1 successifs est souvent de 2 ou de 4 mais plus rarement de 3 ce qui se retrouve au niveau du temps de séjour pour l'état 1 (**pl. 60, fig. 2e**)
Des mémoires **111101** et **111100**, il existe des fortes probabilités de transition vers l'état **2** ($p_{1111012} = 0.37$ et $p_{1111002} = 0.45$). Si deux **0** successifs sont émis puis à nouveau un **2**, alors le processus bascule dans une classe de l'automate représentée par l'étoile '***g***' et traduisant la succession **2-0-0-2-0-0-2….** ce qui correspond essentiellement au temps de retour de 3 observé pour l'état **2** (**pl. 60, fig. 2c**).
Dans d'autre cas, si un 1 est émis de la mémoire **111012** ($p_{1110121} = 0.37$) alors peut s'exprimer le motif **2-1-0-1-2** représentée par l'étoile '***e***'.

Les autres mémoires constituées d'un mélange de **0**, **1** et **2** ne sont pas figurées distinctement, elles sont juste représentées par l'étoile '***f***'. Les successions d'états sous-jacentes ne correspondent pas à des motifs précis mais ont plutôt un rôle transitoire. Les transitions vers les mémoires vers lesquelles on peut aller depuis l'ensemble des états '***f***' sont représentées par des flèches en pointillés.
On notera pour les différents points de vue présentés, la bonne adéquation entre les distributions observées et les distributions théoriques du modèle (**pl. 60, fig. 2, fig. 3)**.

Planche 60. Modélisation de l'organisation des rameaux sur l'axe principal de *C. sempervirens* en phyllotaxie opposée décussée par une chaîne de Markov d'ordre 6.

Figure 1. Automate de la chaîne de Markov d'ordre 6 estimée. Par soucis de simplification du nombre de sommets à représenter, seules les mémoires représentées à plus de 5 % (sur l'ensemble des mémoires du modèle) sont figurées. Les étoiles ***a***, ***b***, ***c***, ***d***, ***e*** et ***f*** désignent des successions fréquentes (voir le texte).

Figure 2. Ajustement des lois du « temps de retour » (***a***, ***b***, ***c***) et des lois du « temps de séjour » (***d***, ***e***, ***f***) pour la chaîne de Markov d'ordre 6 estimée.

Figure 3. Ajustement des probabilités d'observation des différents événements (Point de vue « intensité ») pour la chaîne de Markov d'ordre 6 estimée.

fig. 1 *C. sempervirens* en phyllotaxie verticillée par 3

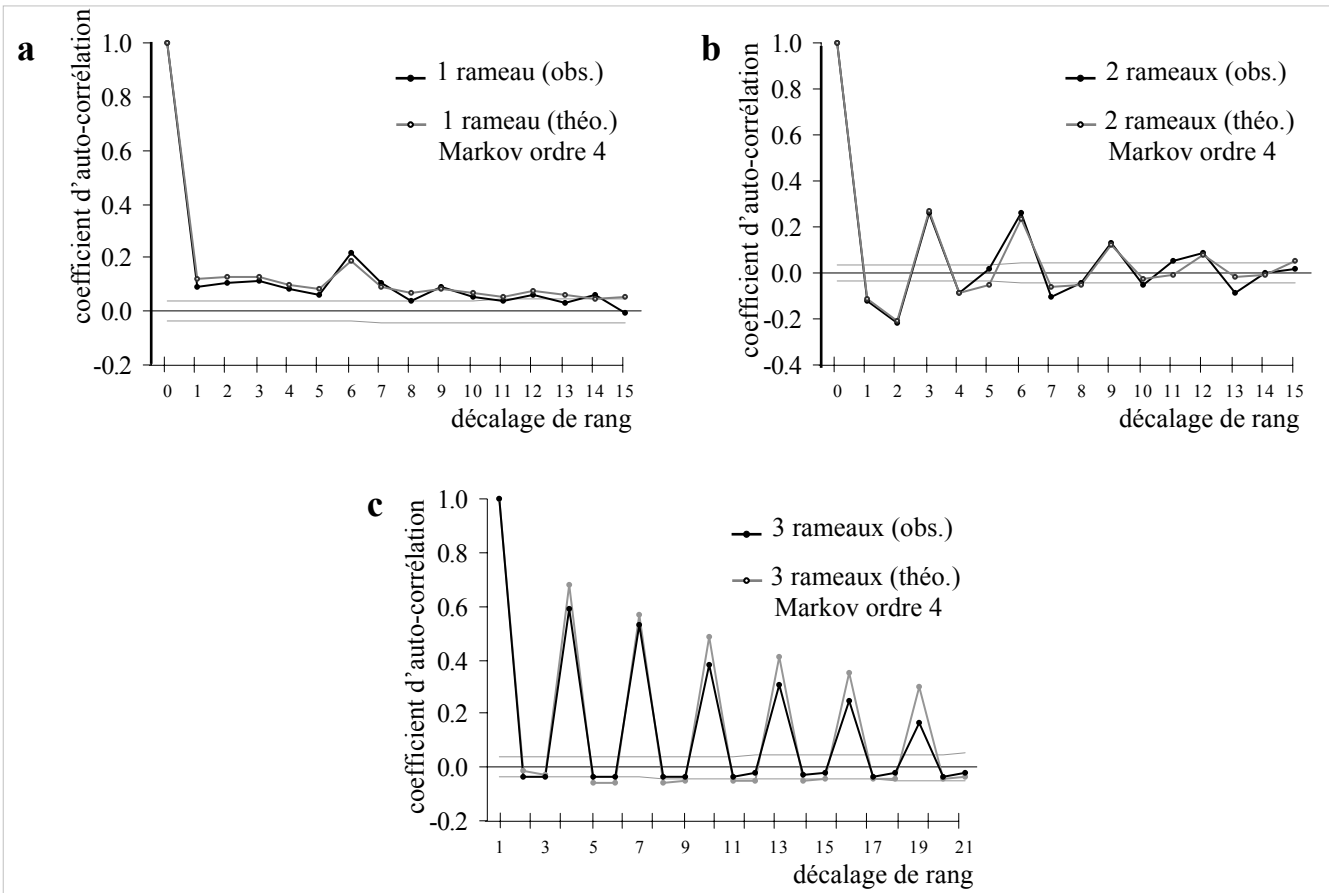


fig. 2 *C. sempervirens* en phyllotaxie opposée décussée

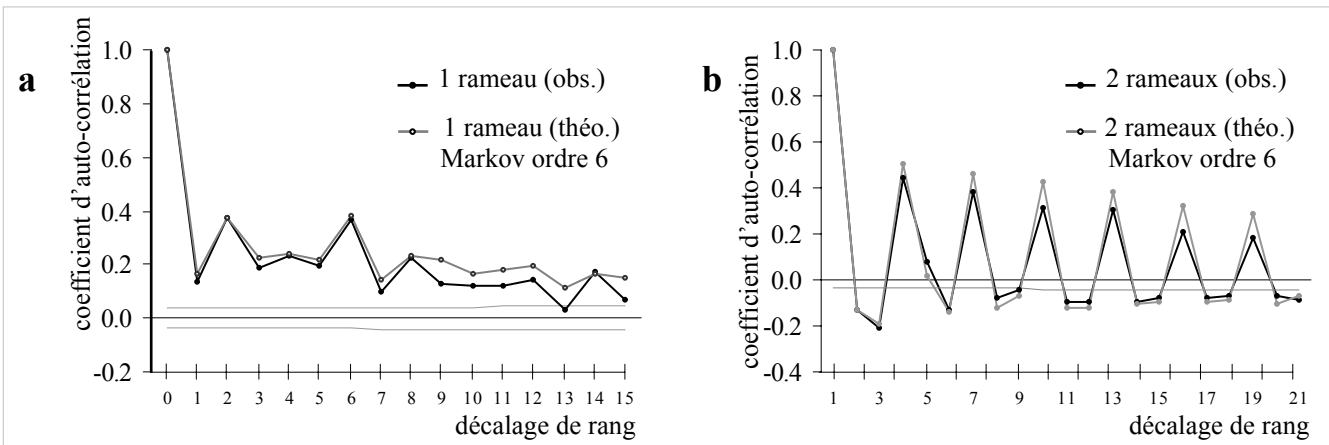


Planche 61. Fonctions d'auto-corrélation pour les observations 1, 2 ou 3 rameaux à partir des séquences mesurées sur l'axe principal d'individus de *C. sempervirens* en phyllotaxie verticillée par 3 ou opposée décussée. Comparaison avec les séquences simulées à partir des chaînes de Markov d'ordre 4 ou d'ordre 6 respectivement estimées.

Figure 1. Les séquences de ramification mesurées sur *C. arizonica* en phyllotaxie verticillée par 3 sont transformées en séquences binaires. (**a**) périodicité d'expression de l'observation « **1 rameau** ». (**b**) périodicité d'expression de l'observation « **2 rameaux** ». (**c**) périodicité d'expression de l'observation « **3 rameaux** ». Les fonctions d 'auto-corrélation sont comparées aux valeurs théoriques issues de la simulation de la chaîne de Markov d'ordre 4 estimée présentées planche 58. Les lignes grises représentent la limite significative au seuil de 95% sous l'hypothèse d'une répartition aléatoire.

Figure 2. Les séquences de ramification mesurées sur *C. arizonica* en phyllotaxie opposée décussée sont transformées en séquences binaires. (**a**) périodicité d'expression de l'observation « **1 rameau** ». (**b**) périodicité d'expression de l'observation « **2 rameaux** ». Les fonctions d 'auto-corrélation sont comparées aux valeurs théoriques issues de la simulation de la chaîne de Markov d'ordre 6 estimée présentées planche 59. Les lignes grises représentent la limite significative au seuil de 95% sous l'hypothèse d'une répartition aléatoire.

Que ce soit en phyllotaxie verticillée par 3 ou opposée décussée, la fonction d'auto-corrélation calculée pour l'état **1** est positivement significative pour l'ensemble des décalages de rangs et aucune période aussi marquée que pour *C. arizonica* n'est mise en évidence (**pl. 61, fig. 1, 2**).

Pour l'état **2**, La fonction d'auto-corrélation montre une période de longueur 3 quelle que soit la phyllotaxie (**pl. 61, fig 1a, 2a**).
En phyllotaxie verticillée par 3, le fort coefficient observé au décalage de rang 3 (**pl. 61, fig 1b**) correspond essentiellement à l'expression des motifs **2-1-0-2** ou **2-0-1-2** (associées à quelques successions **2-1-1-2**). Le fort coefficient observé au décalage de rang 6 correspond à la répétition de ces deux motifs mais aussi à l'expression des motifs **2-1-0-1-1-1-2** ou **2-1-1-1-0-1-2** révélées par la chaîne de Markov d'ordre 4. La fonction d'auto-corrélation traduisant l'ensemble de ces motifs, il est difficile d'interpréter le caractère répétitif de ceux-ci par l'amortissement de la courbe.
En phyllotaxie opposée décussée, la période de longueur 3 (**pl. 61, fig 2b**) traduit essentiellement les successions **2-0-0-2** et le faible amortissement montre le caractère répétitif de ce motif.

En phyllotaxie verticillée par 3, la fonction d'auto-corrélation pour l'état **3** montre une période de longueur 3 qui est due à l'expression du motif **3-0-0-3 (pl. 61, fig. 1c)**. Le faible amortissement traduit le caractère répétitif de ce motif.

On notera, pour l'ensemble des fonctions d'auto-corrélation, la bonne adéquation entre les valeurs observées et les valeurs théoriques des modèles.

fig. 1

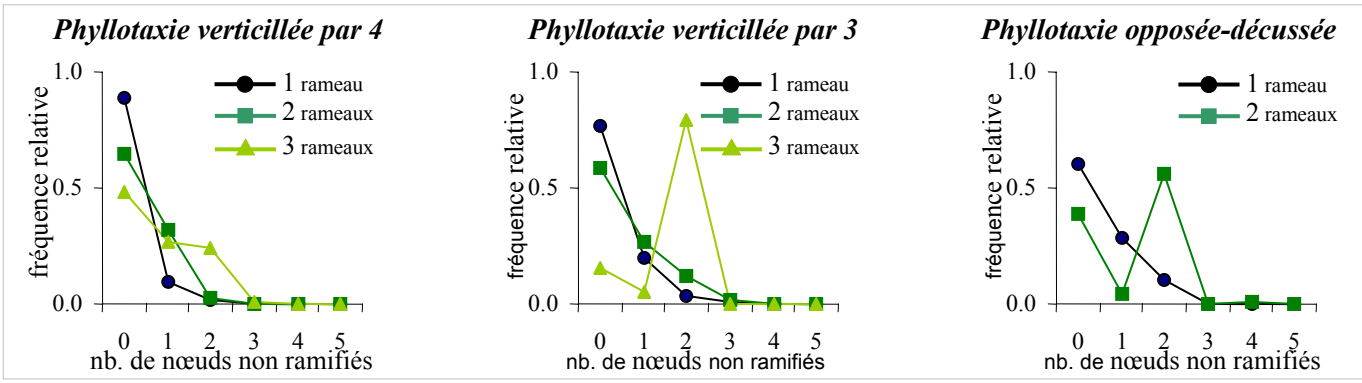


fig. 2 *Phyllotaxie verticillée par 4*

fig. 3 *Phyllotaxie verticillée par 3*

fig. 4 *Phyllotaxie opposée décussée*

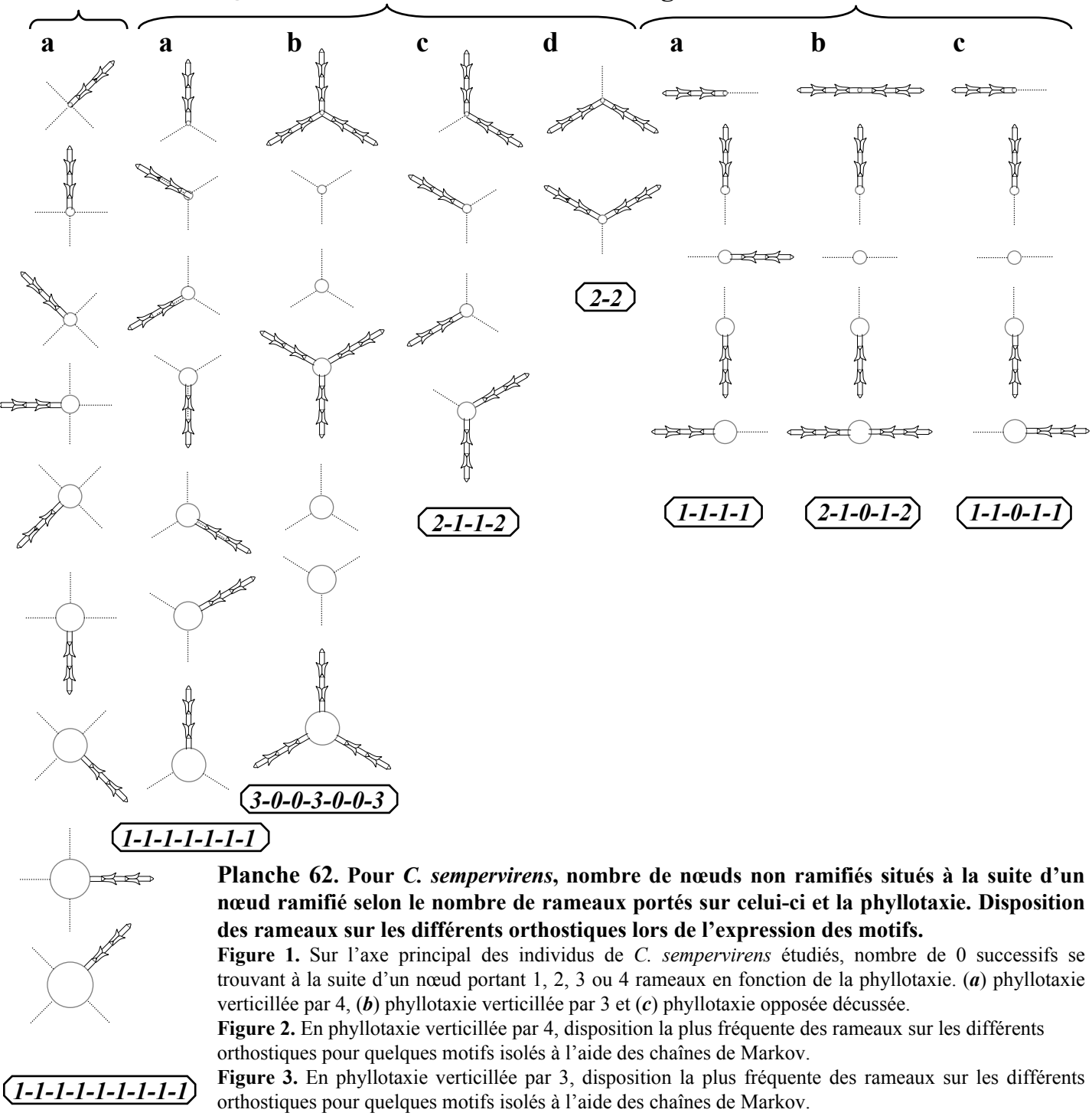


Planche 62. Pour *C. sempervirens*, nombre de nœuds non ramifiés situés à la suite d'un nœud ramifié selon le nombre de rameaux portés sur celui-ci et la phyllotaxie. Disposition des rameaux sur les différents orthostiques lors de l'expression des motifs.

Figure 1. Sur l'axe principal des individus de *C. sempervirens* étudiés, nombre de 0 successifs se trouvant à la suite d'un nœud portant 1, 2, 3 ou 4 rameaux en fonction de la phyllotaxie. (***a***) phyllotaxie verticillée par 4, (***b***) phyllotaxie verticillée par 3 et (***c***) phyllotaxie opposée décussée.

Figure 2. En phyllotaxie verticillée par 4, disposition la plus fréquente des rameaux sur les différents orthostiques pour quelques motifs isolés à l'aide des chaînes de Markov.

Figure 3. En phyllotaxie verticillée par 3, disposition la plus fréquente des rameaux sur les différents orthostiques pour quelques motifs isolés à l'aide des chaînes de Markov.

Figure 4. En phyllotaxie opposée décussée, disposition la plus fréquente des rameaux sur les différents orthostiques pour quelques motifs isolés à l'aide des chaînes de Markov.

3.1.2.2.4 Motifs de ramification et éléments de géométrie.

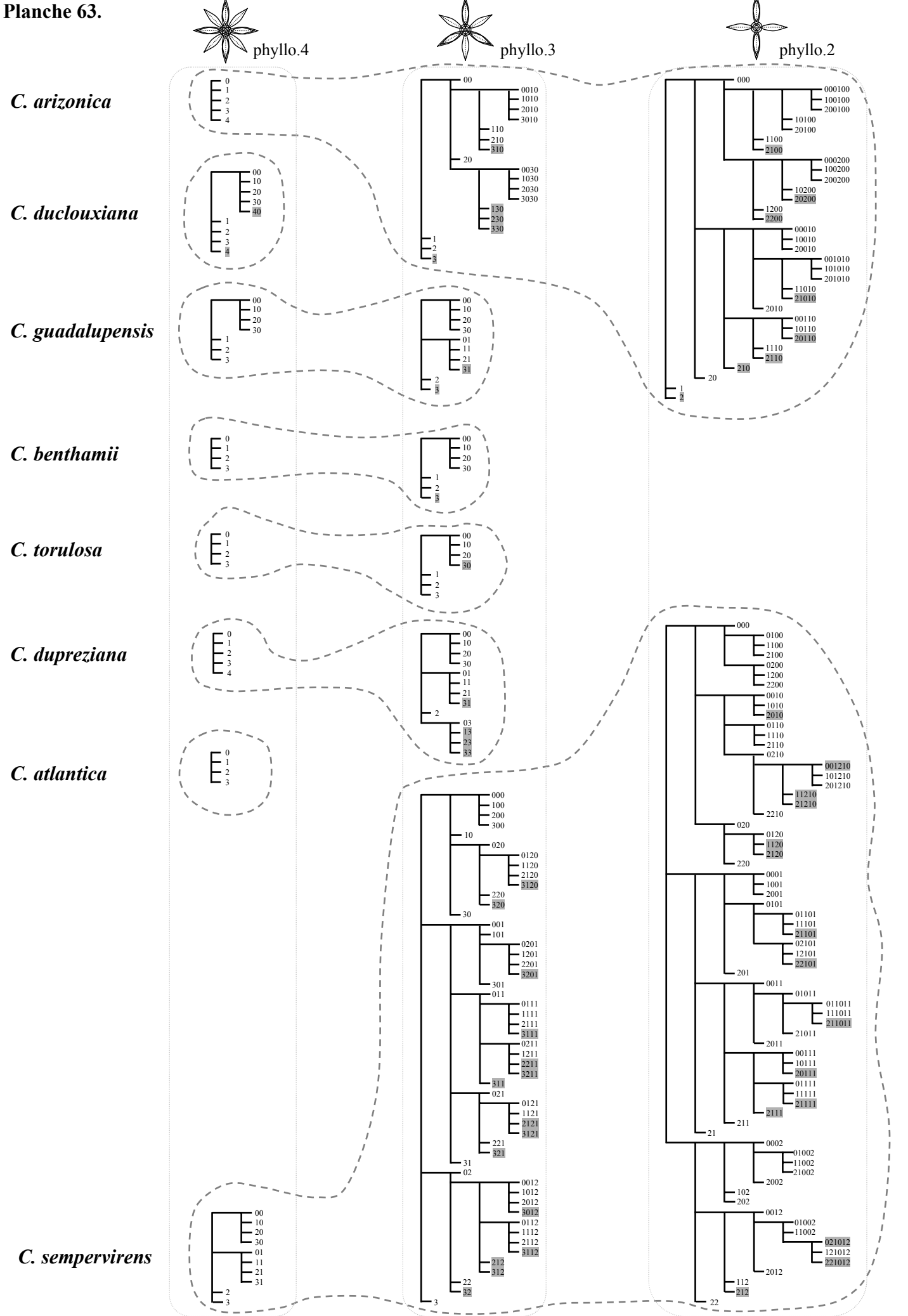
Tout comme chez *C. arizonica*, pour une phyllotaxie donnée, le nombre de nœuds non ramifiés situés juste après un nœud ramifié est d'autant plus grand que le nombre de rameaux portés sur le nœud est élevé (**pl. 62, fig. 1**). Cette tendance est d'autant plus accentuée que le nombre de feuilles par nœud est petit.

Les fonctions d'auto-corrélation apportent pour l'état 1 peu d'éléments de réponse sur le caractère répétitif de certains motifs car elles intègrent la plupart du temps l'expression d'un ensemble complexe de successions différentes.

L'ordre des chaînes de Markov estimées est d'autant plus élevé que le nombre de feuilles par nœud est petit (ordre 2 en phyllotaxie verticillée par 4, ordre 4 en phyllotaxie verticillée par 3 et ordre 6 en phyllotaxie opposée décussée).

Certaines régularités ont également pu être observées quant à la disposition des rameaux sur les différents orthostiques.
Quelle que soit la phyllotaxie, lorsque plusieurs rameaux sont portés à la suite, chacun se trouve sur un orthostique différent si bien que leurs dispositions apparaît comme « spiralée » (**pl. 62, fig. 2a, 3a, 4a**)
En phyllotaxie verticillée par 3, lors des successions ***2-2***, les deux rameaux portés sur le second nœud sont situés de part et d'autre de l'orthostique ne portant pas de rameau sur le premier nœud (**pl. 62, fig. 3d)**. Lors de l'expression des motifs ***2-1-1-2***, ***2-1-0-1-2*** ou ***1-1-0-1-1***, on observe également une tendance ou les rameaux sont portés sur des orthostiques différents d'un nœud à l'autre (**pl. 62,** respectivement **fig. 3c, 4b, 4c)**.

Planche 63.


phyllo.4
phyllo.3
phyllo.2
C. arizonica
C. duclouxiana
C. guadalupensis
C. benthamii
C. torulosa
C. dupreziana
C. atlantica
C. sempervirens

3.1.2.3 Les autres espèces de Cupressus étudiées

3.1.2.3.1 Ordre des chaînes de Markov estimées selon la phyllotaxie

Pour l'ensemble des espèces de Cyprès étudiées, l'ordre des chaînes de Markov estimées pour rendre compte de la disposition des rameaux le long de l'axe principal a tendance à augmenter avec la diminution du nombre de feuilles par nœuds (**tab. 9**). Cela s'accompagne d'une augmentation du nombre de mémoires ayant une réelle contribution dans le modèle.

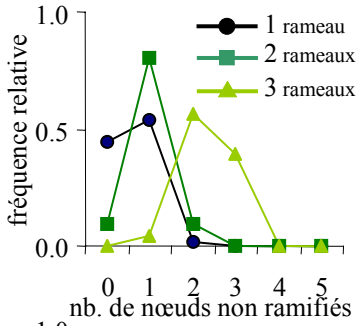
Tableau 9. Ordre, *BIC*, nombre de paramètres indépendants et nombre total de mémoires ou nombre de mémoires avec contribution (contrib.) des chaînes de Markov d'ordre fixe et d'ordre variable estimées selon la phyllotaxie (phy.) des axes des différentes espèces de *Cupressus* étudiées.

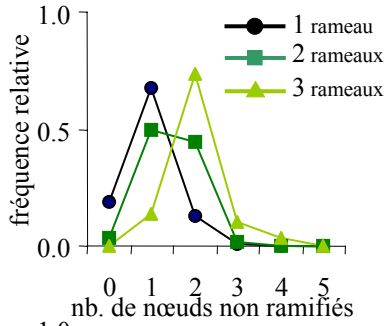
Espèce/phyllotaxie	Ordre fixe					Ordre variable			
	Ordre de la chaîne de Markov d'ordre fixe estimée	*BIC*	Nb. de paramètres indépendants	Nb. de mémoires		*BIC*	Nb. de paramètres indépendants	Nb. de mémoires	
				total	*Avec contrib*			*total*	*Avec contrib.*
C. arizonica –phy.4	1	-2607.6	15	5	5	-	-	-	-
C. arizonica –phy.3	4	-5210.6	64	256	37	-5077.7	23	19	14
C. arizonica –phy.2	6	-4285.0	61	729	71	-4135.0	41	33	25
C. duclouxiana –phy.4	1	-6819.3	29	16	13	-	-	-	-
C. guadalupensis –phy.4	2	-8677.4	30	16	13	-8651.7	21	7	7
C. guadalupensis –phy.3	2	-7616.5	23	16	9	-7606.8	21	10	8
C. benthamii –phy.4	1	-2142.7	7	4	3	-	-	-	-
C. benthamii –phy.3	2	-755.1	12	16	7	-754.7	11	7	6
C. torulosa –phy.4	1	-1001.2	6	4	3	-	-	-	-
C. torulosa –phy.3	2	-1112.1	11	9	6	-1104.9	9	5	5
C. dupreziana –phy.4	1	-1359.2	19	5	5	-	-	-	-
C. dupreziana –phy.3	2	-3286.0	21	16	11	-3278.9	19	13	9
C. atlantica –phy.4	1	-3676.2	9	4	4	-	-	-	-
C. sempervirens –phy.4	2	-6025.9	36	16	15	-5980.3	27	10	10
C. sempervirens –phy.3	4	-5014.9	144	256	81	-4820.9	74	53	37
C. sempervirens –phy.2	6	-3044.4	115	729	87	-2860.8	76	69	54

Planche 63. Arborescences des mémoires sélectionnées pour les différentes espèces et selon la phyllotaxie. Les mémoires en grisé n'apportent aucune contribution au modèle.

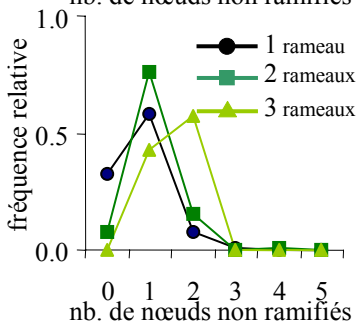
Phyllotaxie verticillée par 4 *Phyllotaxie verticillée par 3*

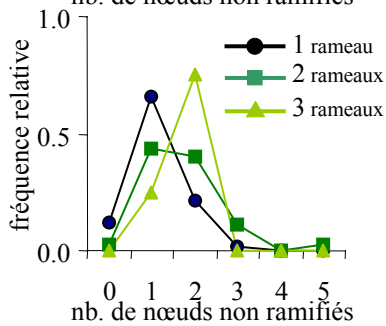
C. guadalupensis



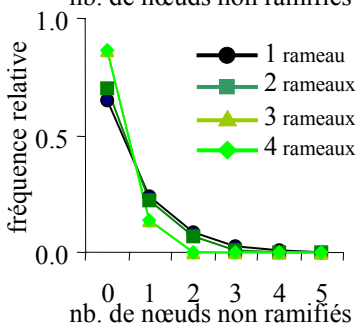


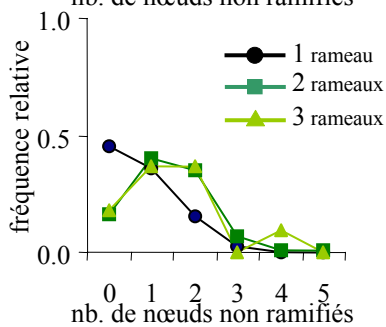
C. benthamii



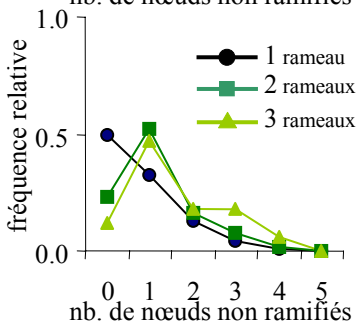


C. dupreziana

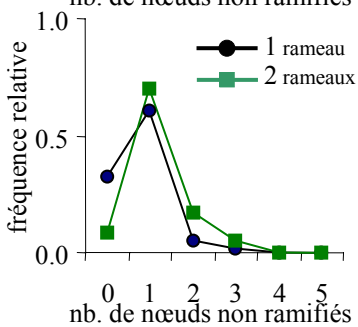


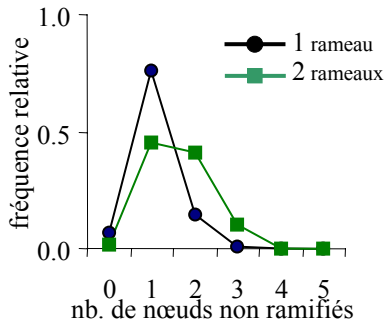


C. atlantica



C. torulosa





C. duclouxiana

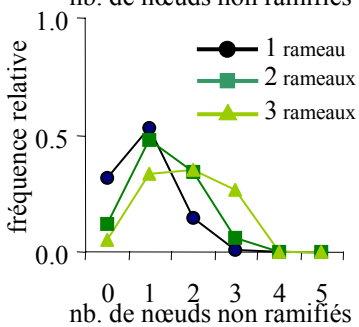


Planche 64.

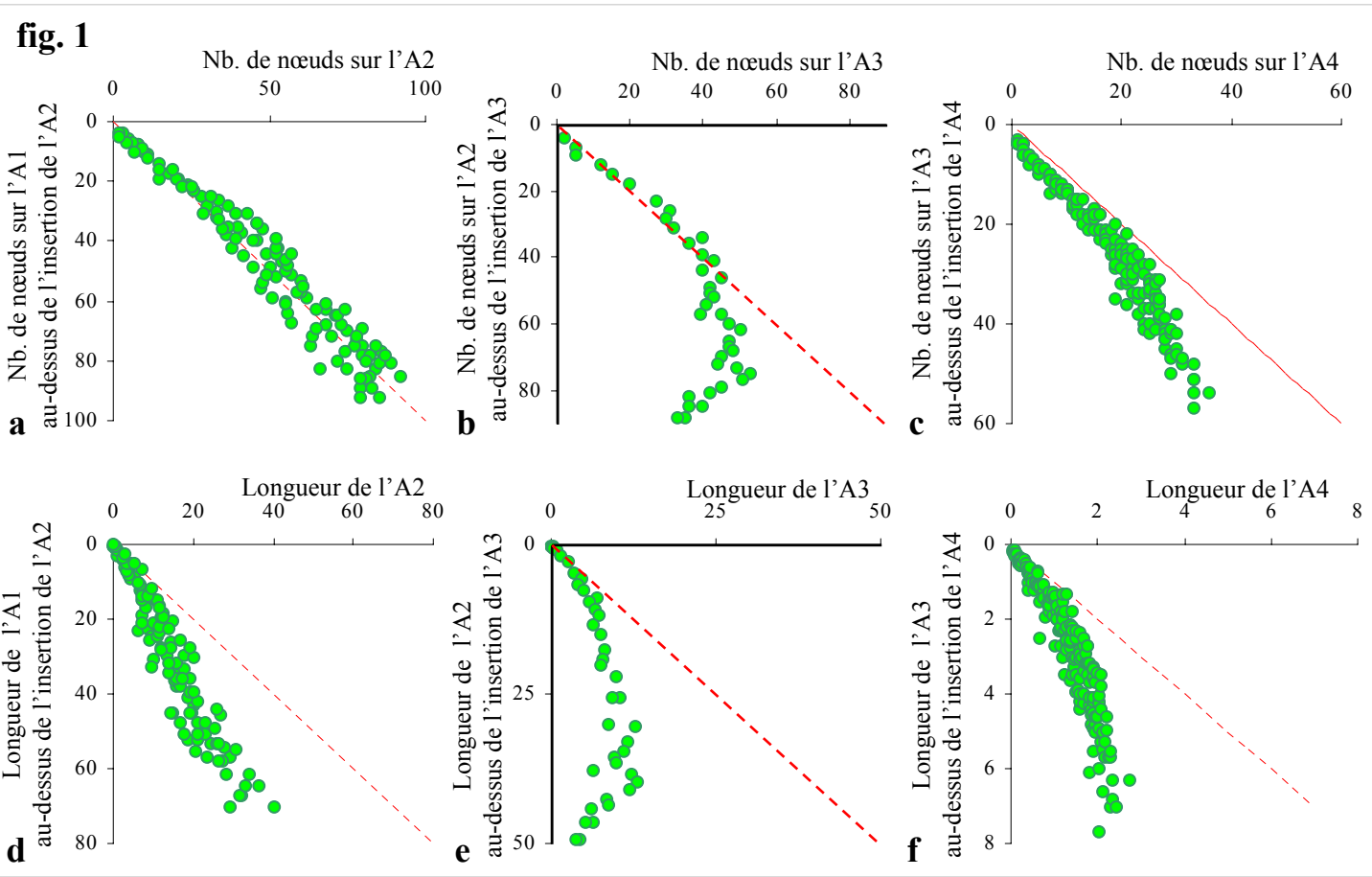
Tous ces modèles (sauf les chaînes de Markov d'ordre 1) peuvent être simplifiés par une chaîne de Markov d'ordre variable qui permet d'augmenter le *BIC* et de diminuer le nombre de paramètres indépendants et de mémoires ayant une contribution. Les arborescences sélectionnées restent tout de même de plus en plus complexes lorsque le nombre de feuilles par nœud diminue (**pl. 63**).

En règle générale, pour l'ensemble des espèces, le nombre de nœuds non ramifiés situés juste après un nœud ramifié est, pour une phyllotaxie donnée, d'autant plus grand que le nombre de rameaux portés sur le nœud est élevé (**pl. 64**). Cette tendance est d'autant plus accentuée que le nombre de feuilles par nœud est petit. Ce phénomène s'exprime le plus nettement chez *C. guadalupensis*.

C. dupreziana se distingue des autres espèces avec une forte probabilité de ramifier à nouveau après un nœud ramifié quel que soit le nombre de rameaux portés. Tout comme *C. sempervirens*, le nombre de nœuds non ramifiés entre les nœuds ramifiés est plus petit que chez les autres espèces. *C. atlantica* montre une tendance similaire.

C. torulosa ne porte que 1 ou 2 rameaux même lorsque la phyllotaxie est verticillée par 4 ou par 3. En dehors de ce fait, les valeurs obtenues pour l'observation 1 ou 2 rameaux sont très proches de celles obtenues pour *C. guadalupensis* ou *C. benthamii*.

Planche 64. Pour *C. guadalupensis*, *C. benthamii*, *C. dupreziana*, *C. atlantica*, *C. torulosa* et *C. duclouxiana*, nombre de nœuds non ramifiés situés à la suite d'un nœud ramifié selon le nombre de rameau porté sur celui-ci et la phyllotaxie.



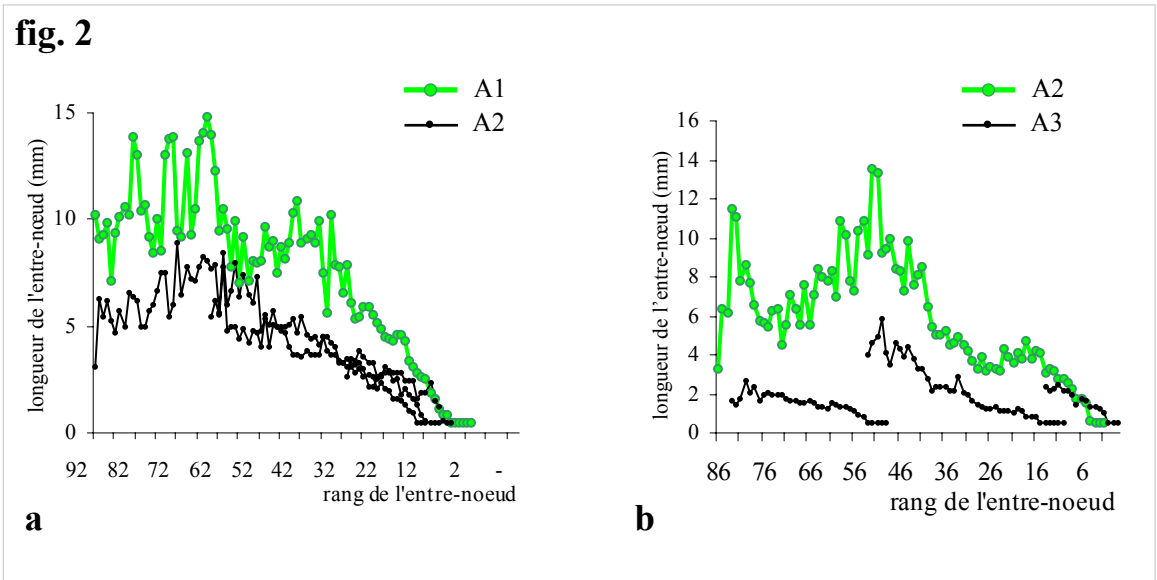


Planche 65. Relation entre le nombre de nœuds et la longueur des entre-nœuds d'un axe porteur et d'un axe porté.

Figure 1. Relation entre le nombre de nœuds (***a***, ***b***, ***c***) ou la longueur (***d***, ***e***, ***f***) d'un axe (ordre n) et respectivement le nombre de nœuds ou la longueur de l'axe porteur (ordre n-1) au-dessus de son insertion. Cette comparaison est effectuée pour les A2 en fonction des A1 (***a***, ***d***), les A3 en fonction des A2 (***b***, ***e***) et les A4 en fonction des A3 (***c***, ***f***). La droite en pointillée correspond à un rapport 1:1.

Figure 2. Longueur des entre-nœuds successifs sur un A1 et sur les A2 portés par celui-ci à la base, en position moyenne ou au sommet (***a***) et sur un A2 pour les A3 portés à la base, en position médiane, et au sommet de celui-ci (***b***).

3.2 Comparaison des motifs de ramification sur différentes catégories d'axes de *C. arizonica* au stade de l'unité architecturale

Sur des individus au stade de l'unité architecturale, différentes catégories d'axes ont été décrites sous forme de séquences d'événements où le nœud constitue le paramètre d'index et le nombre de branches et de feuilles par nœud les variables mesurées. L'axe principal est décrit sur une soixantaine de nœuds tandis que les autres axes ont été décrits depuis leur insertion sur l'axe porteur. La répartition spatiale des rameaux sur ces différentes catégories d'axes est comparée.

3.2.1 Rapport entre le nombre de nœuds ou la longueur d'un axe et le nombre de nœuds ou la longueur de son axe porteur au-dessus de son insertion

Les A2 portés sur une centaine de nœuds sous l'apex des jeunes arbres au stade de l'unité architecturale possèdent un nombre de nœuds équivalent à l'A1 porteur au-dessus de leur insertion (**pl. 65, fig. 1a**). Les entre-nœuds successifs des A2 étant plus courts que ceux de l'A1 (**pl. 65, fig. 2a**), la longueur des branches est moins grande que celle du tronc au dessus de leur insertion (**pl. 65, fig. 1d**). Que ce soit sur les branches ou sur le tronc, on observe une diminution progressive de la taille des 30 derniers entre-nœuds environ.
Le rythme de croissance des premiers A3 apparus sur les branches se désynchronise très vite de celui de leur axe porteur si bien que seuls les A3 situés sur les 40 derniers nœuds possèdent un nombre de nœuds équivalent à la portion d'axe porteur située au-dessus de leur insertion (**pl. 65, fig. 1b**). Ceci se traduit également par une longueur plus faible des rameaux situés à la base des branches, les A3 les plus longs se situant sur la partie médiane des A2 (**pl. 65, fig. 1e**). Lorsque l'on considère les relation entre la longueur et le nombre de nœuds des A3 et des A4 les mêmes tendances que celle observées entre les A2 et les A3 sont observées, de manière légèrement moins marquée (**pl. 65, fig. 1c, 1f**).

3.2.2 Caractéristiques et dynamique des séquences mesurées sur les différentes catégories d'axes.

De manière générale, la longueur moyenne des entre-nœuds est d'autant plus faible que l'ordre de ramification de l'axe considéré est élevé (**tab. 10**). La longueur moyenne des entre-nœuds diminue également lorsqu'on considère les A2 de la base vers le sommet de l'arbre. Pour un type d'A3 donnée (*base*, *25* ou *med*) la même tendance s'observe en fonction de la position de leur A2 porteur. Le long d'un A2 donné, la longueur moyenne des entre-nœuds des A3 est stable quelle que soit leur position. Les différents A4 ont, en moyenne, des entre-nœuds de longueur similaire.
Les A1 et les A2 ont globalement le même pourcentage de nœuds ramifiés (entre 39 et 40 %). Par contre, si l'on distingue les nœuds portant 1 ou 2 rameaux, il apparaît que les branches

possèdent presque deux fois plus de nœuds portant 2 rameaux que n'en possède le tronc (en moyenne 9.3 au lien de 5.4).

Les A3 sont globalement légèrement moins ramifiés que le tronc et les branches tandis que les A4 se distinguent clairement des autres catégories d'axes avec un faible pourcentage de nœuds ramifiés (en moyenne 12.4 %). Les A4 ne possèdent par ailleurs quasiment jamais de nœuds portant 2 rameaux.

Tableau 10. Nombre de séquences, longueur moyenne des séquences et écarts types, longueur moyenne des entre-nœuds en centimètres (associé à l'intervalle de confiance au seuil de 95 %), pourcentage de nœuds ramifiés (les modalités ramifié avec 1 rameau ou ramifié avec 2 rameaux sont différenciées) et longueur cumulée des séquences pour les différentes catégories d'axes échantillonnées chez les individus de *C. arizonica* au stade de l'unité architecturale.

Catégories d'axes	Nombre de séquences	Longueur moyenne des séquences	Écart-type	Longueur moyenne des entre-nœuds	% de nœuds ramifiés			Longueur cumulée des séquences
					1 rameau	2 rameaux	total	
A1	73	60.3	13.6	0.60 ± 0.04	34.1	5.4	39.5	4403
A2.sup	38	64.0	9.2	0.30 ± 0.02	30.7	8.5	39.2	2431
A2.med	38	76.7	11.0	0.40 ± 0.02	30.8	9	39.8	2914
A2.inf	28	75.8	10.5	0.50 ± 0.02	29.4	10.5	39.9	2122
A3.base.sup	73	37.1	7.6	0.10 ± 0.01	21.7	6.2	27.9	2705
A3.base.med	105	38.1	7.3	0.13 ± 0.01	20.1	10.2	30.3	3999
A3.base.inf	73	38.3	7.8	0.17 ± 0.01	27.9	8.2	36.1	2798
A3.25.sup	65	32.6	7.2	0.11 ± 0.01	25.6	10.9	36.5	2116
A3.25.med	67	53.1	7.2	0.14 ± 0.01	23.5	12.3	35.8	3557
A3.25.inf	59	51.6	9.9	0.20 ± 0.01	24.8	12.3	37.1	3046
A3.med.sup	101	37.8	8.5	0.11 ± 0.01	22.1	10.2	32.3	3821
A3.med.med	97	55.7	6.1	0.14 ± 0.01	23.1	12.5	35.6	5399
A3.med.inf	106	58.7	10.3	0.17 ± 0.01	23.7	12.9	36.6	6219
A4.med.med.sup	30	13.0	2.4	0.10 ± 0.01	10.0	0.1	10.1	390
A4.med.med.med	96	29.4	5.0	0.07 ± 0.01	12.6	0.1	12.7	2825
A4.med.med.inf	109	30.7	9.1	0.09 ± 0.01	14.5	0.1	14.6	3346

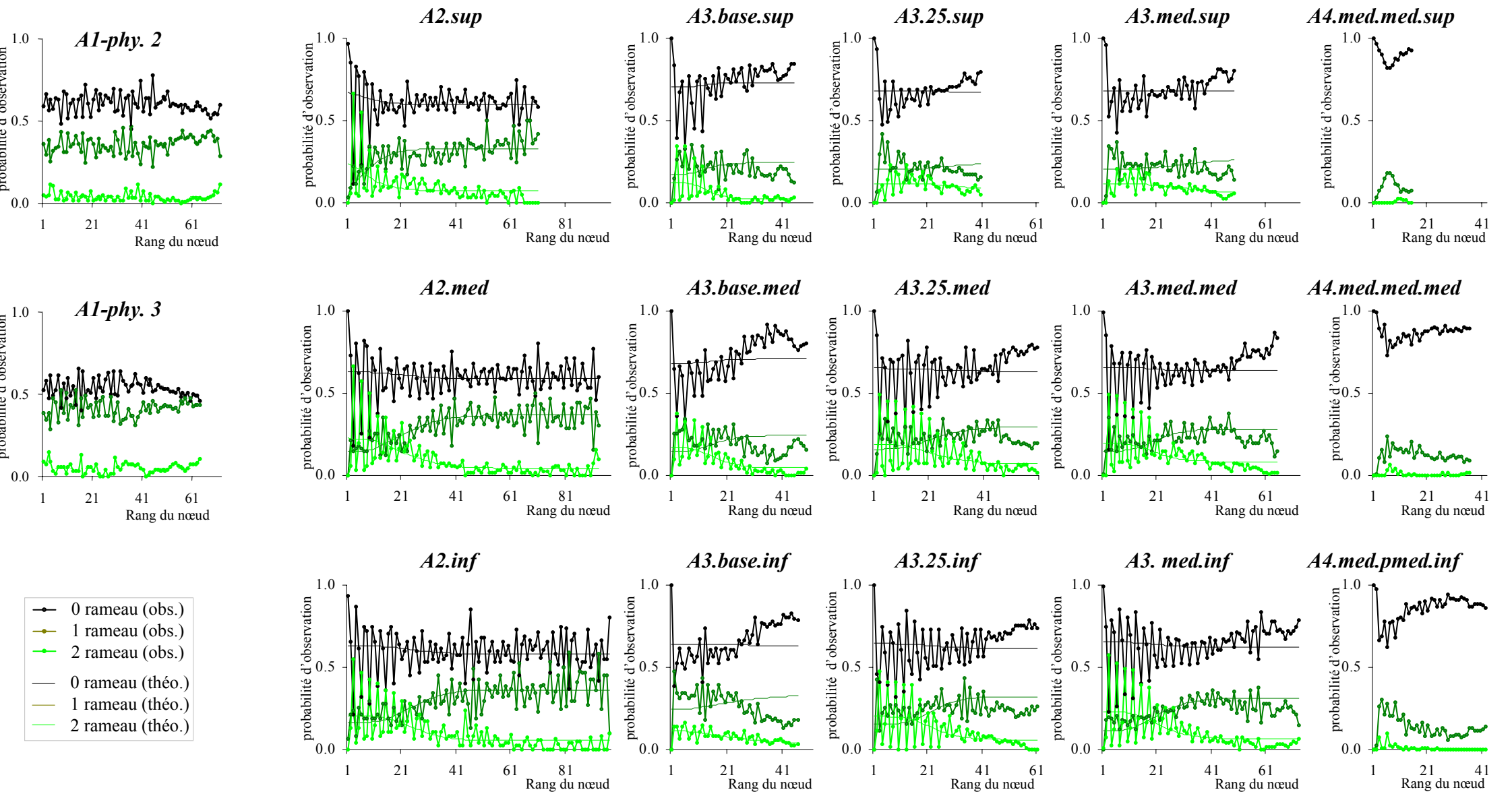


Planche 66. Nombre de rameaux par nœud en fonction du rang du nœud pour les différentes catégories d'axes échantillonnées chez les individus de *C. arizonica* au stade de l'unité architecturale.

Les valeurs observées et théoriques obtenues à partir de la semi-chaîne de Markov cachée estimée (*cf. p. 99*) sont représentées.

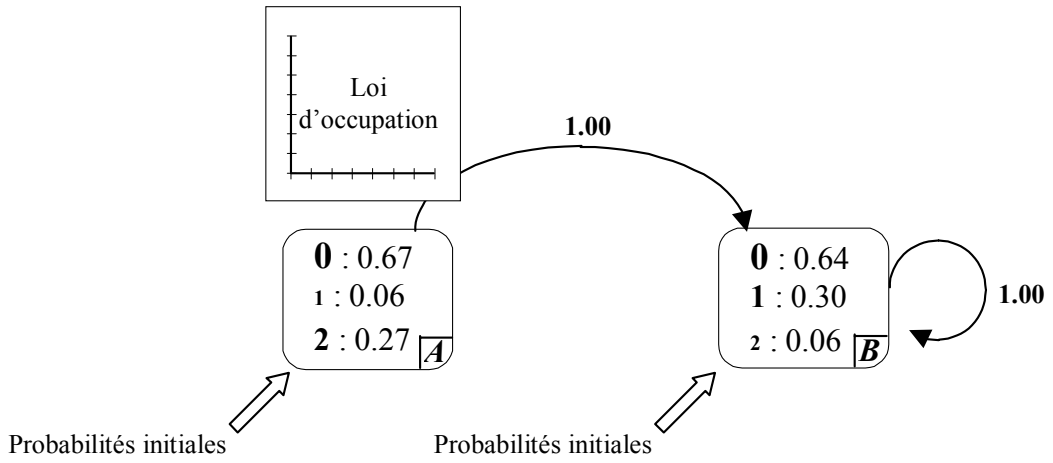
Pour les *A3.base* et les *A3.med* le pourcentage de nœuds ramifiés a tendance à diminuer de la base vers le sommet de l'arbre tandis qu'aucune tendance ne se dégage pour les *A3.25*.
Le long d'un A2, la proportion de nœuds ramifiés des A3 a tendance à augmenter. Les A3.*base* possèdent également légèrement moins de nœuds avec 2 rameaux que les A3 situés plus loin sur la branche.
Au moment de l'échantillonnage, l'axe principal présentait soit une phyllotaxie verticillée par 3, soit une phyllotaxie opposée décussée. Tous les nœuds des autres catégories d'axes échantillonnées étaient en phyllotaxie opposée décussée. Les séquences sont stationnaires dans le cas de l'A1. Par contre, le point de vue intensité révèle une proportion plus élevée de nœuds portant 2 rameaux vers la base des A2 que vers leurs sommets (**pl. 66**). Cette tendance est également vraie mais en moindre proportion sur certains types d'A3. Les A4 ne portent quasiment jamais 2 rameaux à un même nœud. Quelle que soit la catégorie d'axe considérée (hormis l'A1), le premier nœud n'est jamais ramifié.

En regard du coté non stationnaire de certaines séquences, deux méthodes d'analyse sont retenues :

- Dans le premier cas, les séquences non stationnaires (A2 et certains A3) sont segmentées *via* une semi-chaîne de Markov cachée à deux états. Le premier état correspondant à une première zone constituée d'un mélange de ***2*** et de ***0*** tandis que le second état est absorbant et composé d'un mélange de ***0***, de ***1*** et de quelques ***2***. Lorsque cette seconde zone est isolée, la dynamique des séquences est alors stationnaire. La répartition des rameaux est analysée à l'aide de chaînes de Markov d'ordre fixe ou d'ordre variable.
- Dans le second cas, les séquences de ramification sont analysées dans leur globalité et modélisées par une chaîne de Markov d'ordre fixe ou d'ordre variable.

3.2.3 Caractéristiques des parties segmentées

Pour les séquences issues des A2 et des A3, les états de la semi-chaîne de Markov cachée estimée et ayant servie à la segmentation sont associés à des probabilités d'observation de ***0***, ***1*** et ***2*** très stables. D'une catégorie d'axe à une autre, seules les probabilités initiales et les lois d'occupation changent si bien que l'on peut résumer les différents modèles par cet automate :



Il n'est pas nécessaire d'estimer une chaîne de Markov pour caractériser les motifs de la première zone isolée. En effet, les 67 % de 0 et les 27 % de 2 s'organisent de façon très marquée en une succession ***2-0-0-2-0-0…***
Les probabilités initiales traduisent alors la proportion de séquences possédant cette première zone tandis que la loi d'occupation associée à l'état ***A*** traduit la longueur de cette zone en terme de nombre de nœuds. Les deux zones sont toujours parfaitement segmentées sur les A2. Par contre, sur les autres catégories d'axes, certaines successions très courtes situées au début des séquences ne sont pas isolées et d'autres sont abusivement isolées. Les propriétés de la première zone des A3 sont à considérer avec plus de réserves.

Sur les A2, cette première zone constituée d'une alternance ***2-0-0-2-0-0…*** est de plus en plus courte de la base vers le sommet de l'arbre (en moyenne respectivement 25.8, 23.1 et 9.9 nœuds pour les *A2.inf*, *A2.med* et *A2.sup*), (**tab. 11**). Cette même tendance s'exprime pour les *A3.base* (en moyenne respectivement 24.7, 16.8 et 13.9 nœuds pour les *A3.base.inf*, *A2.base.med* et *A2.base.sup*). Par ailleurs, cette zone semble respectivement plus longue sur les *A3.25* et *A3.med* portés par les *A2.sup* que ceux portés par les *A2.med* ou *inf*.
Cette première zone est présente en moyenne dans 70% des cas sur les A2. La proportion d'A3 possédant cette zone a tendance à augmenter de la base vers le sommet de L'*A2.inf* porteur tandis qu'elle reste stable (environ 50%) pour les autres A3.

Tableau 11. Probabilités initiales et moyennes de la loi d'occupation associées au premier état de la semi-chaîne de Markov cachée ayant servit à la segmentation des séquences de ramification des différentes catégories d'axes échantillonnées sur des individus de *C. arizonica* au stade de l'unité architecturale.

			A2	A3.base	A3.25	A3.med
Position de l'A2 (porteur)	sup	Probabilité initiale	0.72	0.47	0.58	0.57
		Longueur moyenne	9.9	13.9	28.6	30.0
	med	Probabilité initiale	0.78	0.51	0.53	0.49
		Longueur moyenne	23.1	16.8	24.1	22.4
	inf	Probabilité initiale	0.60	0.39	0.57	0.73
		Longueur moyenne	25.8	24.7	23.1	22.3

Les chaînes de Markov estimées à partir des séquences mesurées des A2 sont à l'ordre 6 (**tab. 12**). Tout comme l'axe principal (*cf. § 3.1.2.3*), ces chaînes de Markov traduisent la présence des motifs ***1-0-1-0-0-1*** et ***2-0-0-2*** ainsi que le caractère répétitif des motifs ***1-0-1*** et ***2-0-0-2***.
Cela ce traduit également par des arborescences des mémoires sélectionnées très proches (**pl. 67**). L'ordre 6 se retrouve également pour les *A3.med.med*, *A3.25.inf* et *A3.med.inf* tandis que

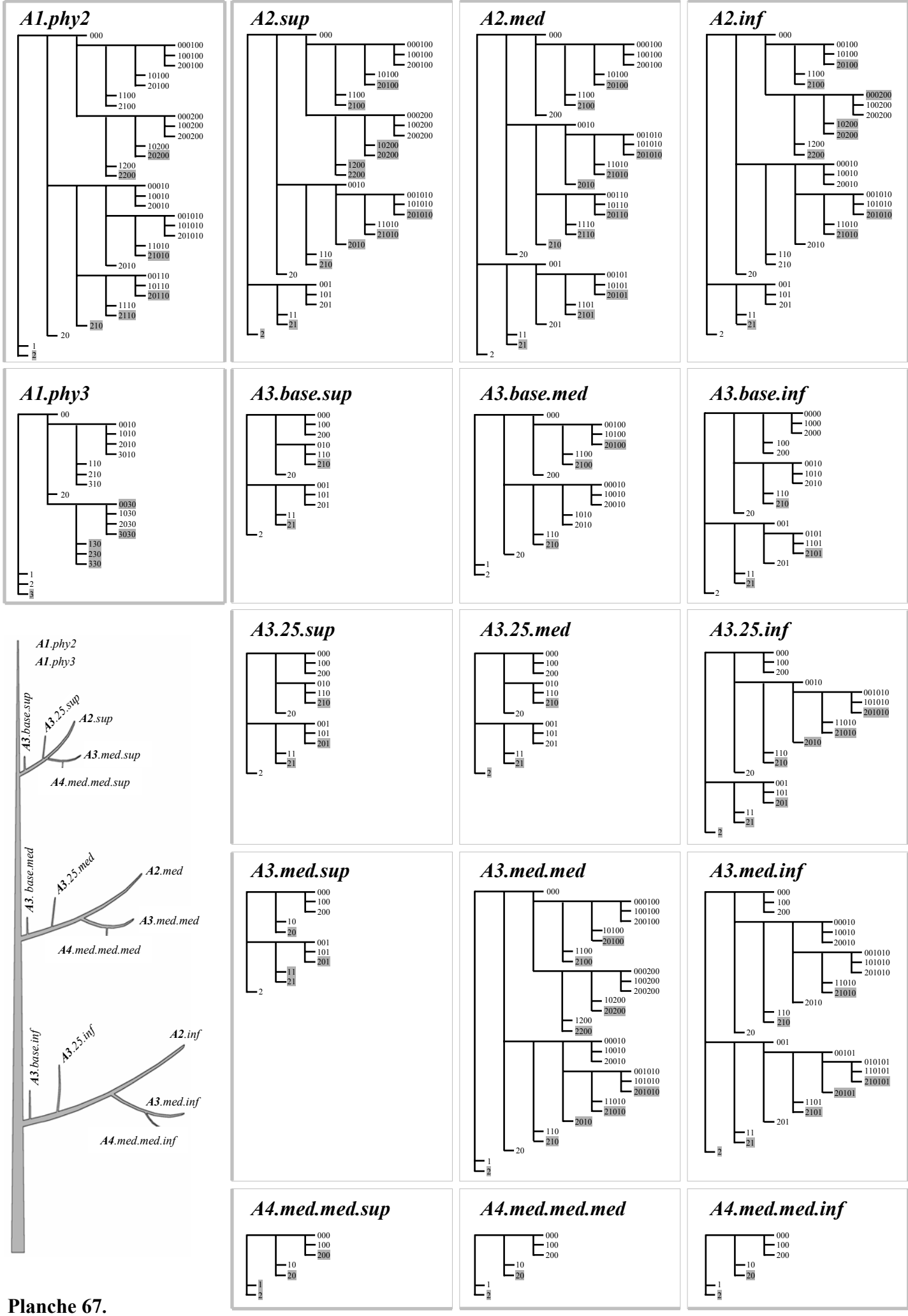

A1.phy2
A2.sup
A2.med
A2.inf
A1.phy3
A3.base.sup
A3.base.med
A3.base.inf
A3.25.sup
A3.25.med
A3.25.inf
A3.med.sup
A3.med.med
A3.med.inf
A4.med.med.sup
A4.med.med.med
A4.med.med.inf
A1.phy2
A1.phy3
A3.base.sup
A3.25.sup
A2.sup
A3.med.sup
A4.med.med.sup
A3. base.med
A3.25.med
A2.med
A3.med.med
A4.med.med.med
A3.base.inf
A3.25.inf
A2.inf
A3.med.inf
A4.med.med.inf

Planche 67.

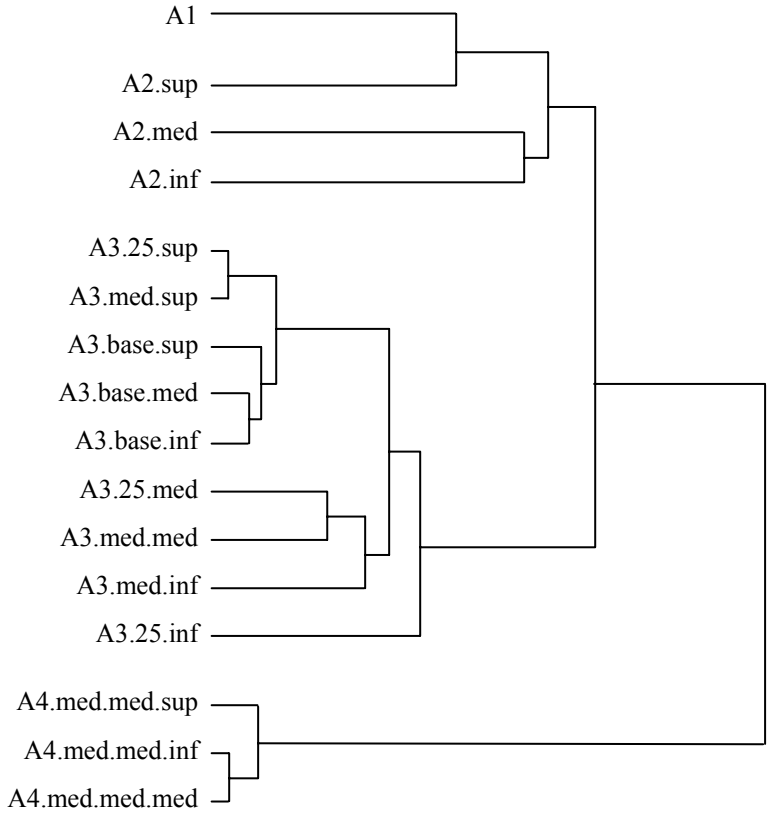
l'ordre est plus faible sur les autres A3 et toujours de 3 pour les A4. Le nombre global de mémoires (avec contribution) développées au niveau des arborescences à tendance à diminuer avec l'augmentation de l'ordre de ramification sauf pour les A3 situés vers la base de l'arbre au milieu des branches (*A3.25.inf*, *A3.med.med* et *A3.med.inf*).

Tableau 12. Ordre, BIC(r), nombre de paramètres indépendants et nombre de mémoires des chaînes de Markov d'ordre fixe et d'ordre variable estimées pour les différentes catégories d'axes échantillonnées chez les individus de *C. arizonica* au stade de l'unité architecturale.

Catégories d'axes	Ordre fixe					Ordre variable			
	Ordre de la chaîne de Markov d'ordre fixe estimée	BIC (r)	Nb. de paramètres indépendants	Nb. de mémoires		*BIC*	Nb. De paramètres indépendants de	Nb. de mémoires	
				total	*Avec contrib.*			*total*	*Avec contrib.*
A1.phy.2	6	-4285.0	61	729	71	-4135.0	41	33	26
A1.phy.3	4	-5210.6	64	256	37	-5077.7	23	19	14
A2.sup	6	-1946.5	55	729	44	-1875.2	28	31	19
A2.med	6	-1831.5	48	729	42	-1813.1	30	33	22
A2.inf	6	-1615.1	53	729	43	-1584.0	29	31	22
A3.base.sup	3	-2417.4	19	27	12	-2380.7	17	13	11
A3.base.med	5	-2824.0	46	243	34	-2718.4	23	17	14
A3.base.inf	4	-1918.6	22	81	18	-1928.0	21	19	16
A3.25.sup	3	-1984.6	16	27	10	-1985.1	16	13	10
A3.25.med	3	-2743.0	15	27	12	-2743.9	15	13	10
A3.25.inf	6	-2117.9	58	729	44	-2008.1	18	19	12
A3.med.sup	3	-2126.1	12	27	8	-2125.0	11	11	7
A3.med.med	6	-3981.1	66	729	45	-3871.7	33	29	20
A3.med.inf	6	-4150.7	76	729	55	-4028.9	33	27	20
A4.med.med.sup	3	-221.4	4	27	3	-221.4	4	7	3
A4.med.med.med	3	-2014.5	8	27	5	-2014.9	8	7	5
A4.med.med.inf	3	-2442.1	10	27	7	-2434.4	8	7	5

Planche 67. Arborescences des mémoires des chaînes de Markov d'ordre variable développées pour l'ensemble des catégories d'axe au stade de l'unité architecturale. Les mémoires en grisé n'ont aucune contribution.

a



b

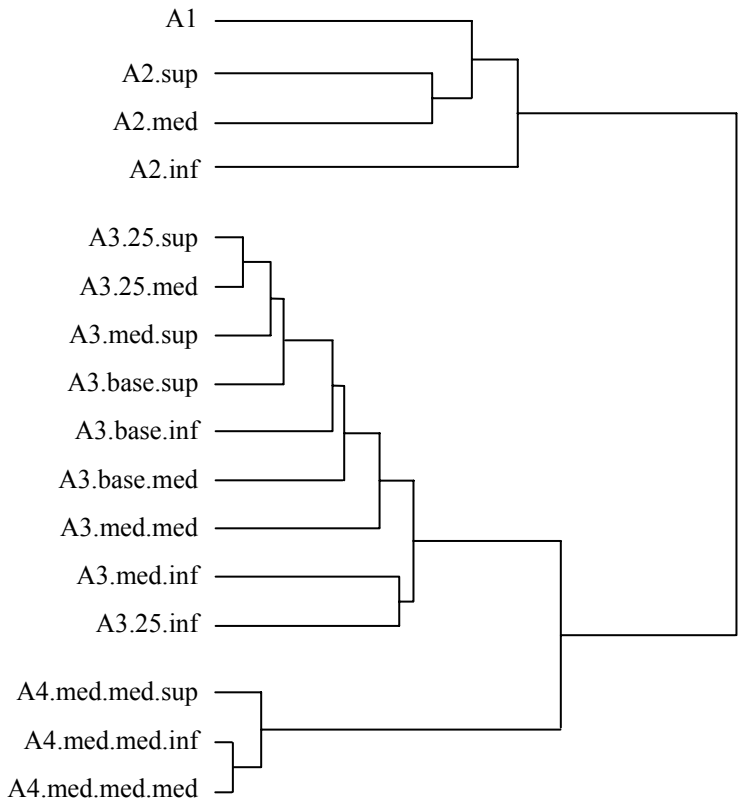


Planche 68. Dendogrammes issus de la comparaison des modèles estimés à partir des différentes catégories d'axes échantillonnées sur *C. arizonica* au stade de l'unité architecturale.

(**a**) comparaison des modèles estimé à partir des séquences globales mesurées ; (**b**) comparaison des modèles estimés à partir de la seconde partie segmentée par la semi-chaîne de Markov cachée (état ***B*** ; *cf. p. 99*).

Si l'on estime les chaînes de Markov à partir de la totalité des séquences sans aucune segmentation préalable, alors l'ordre des chaînes de Markov estimées change par rapport au cas précédent. Les *A2*, *A3.25.med* ou *inf* et les *A3.med.med* ou *inf* nécessitent l'ordre 6 tandis que les chaînes de Markov estimées a partir des autres catégories d'axes sont estimées a l'ordre 3.

Les chaînes de Markov d'ordre fixe estimées à partir des séquences complètes (**pl. 68, a**) ou uniquement de la seconde zone segmentée (**pl. 68, b**) ont été comparées (*cf. partie III, §. 2.3.4.1*).
Dans les deux cas, la matrice des « divergences » entre modèles isole trois groupes qui correspondent aux ordres de ramification. Le premier groupe comprend les A1 et les différents A2 tandis que le second et le troisième groupe correspondent respectivement aux A3 et aux A4.

Sur le dendrogramme obtenu à partir des séquences complètes (**pl. 68, a**), les *A3.med.sup* sont très proche des *A3.p25.sup*, ces deux catégories d'axe étant insérées non loin l'une de l'autre.
Les A3.base sont très proches quel que soit l'A2 par lesquels ils sont portés.
Les *A3.25* ou *med* insérés sur les branches médianes (*A2.med)* ou basses (*A2.inf*) sont également très proches.

Le dendrogramme obtenu à partir des séquences segmentées (**pl. 68, b**) est quasiment identique à celui obtenu à partir des séquences globales. La principale différence est que le groupe des A4 se raccorde d'abord au groupe des A3 tandis qu'il se raccorde au groupe des A1/A2 dans le cas des séquences non segmentées.

fig. 1

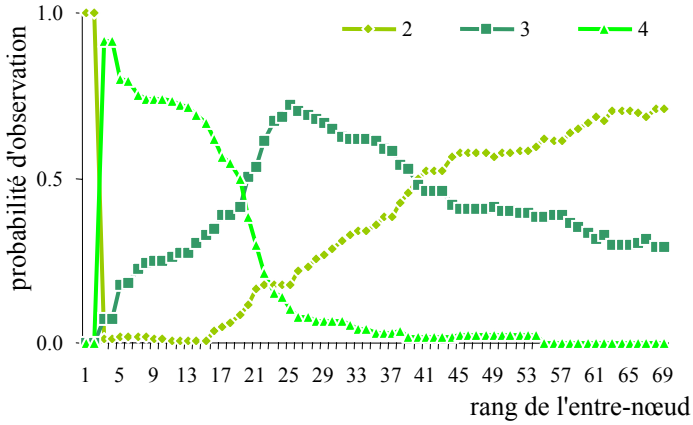


fig. 2

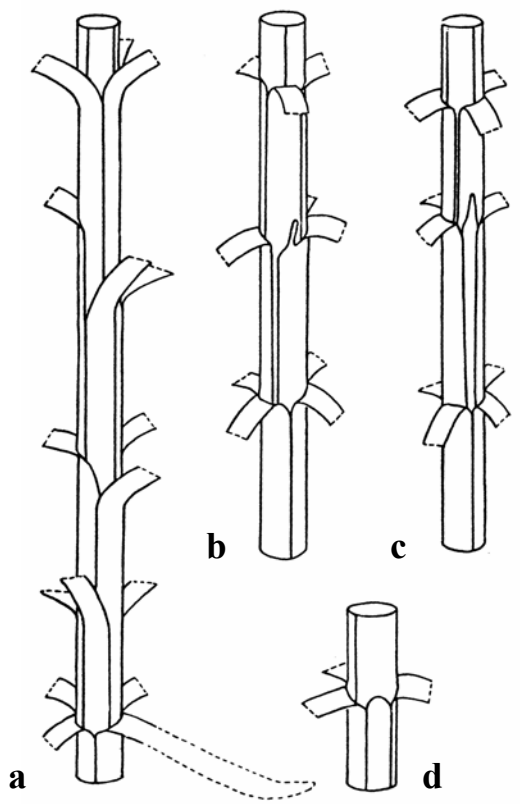


Planche. 69. Évolution de la phyllotaxie chez *C. sempervirens* selon Rouane (1973) et modalités de transition d'une phyllotaxie à une autre (d'après Camefort, 1956).

Figure 1. Probabilité d'observation du nombre de feuilles par nœud en fonction du rang du nœud sur l'axe principal d'individus de *C. sempervirens* (d'après Rouane, 1973).

Figure 2. Modalités de transition d'une phyllotaxie verticillée par 4 à une phyllotaxie verticillée par 3 (d'après Camefort, 1956). (**a**) Disparition d'une feuille par verticille ; (**b**, **c** et **d**) divers types de « feuilles réduites » dans les verticilles de 4 feuilles.

3.3 Interprétation des résultats

3.3.1 Nombre de cotylédons et phyllotaxie

En dehors de *C. torulosa*, le nombre de cotylédons observé chez les différentes espèces est conforme aux observations précédentes effectuées par Camefort (1956) et Rouane (1973). Les individus d'un premier groupe comprenant les espèces européennes, nord-africaines et asiatiques possèdent 2 cotylédons tandis que les individus d'un second groupe comprenant les espèces américaines possèdent de 3 à 6 cotylédons. Dans le cadre de notre étude, les plantules de *C. torulosa* possèdent 3 ou 4 cotylédons et, malgré une aire d'origine se rattachant au premier groupe, montrent un comportement semblable aux cyprès américains. Cette différence est conforme aux observations de Allemand (1979) mais contraire à celle de Camefort (1956) qui observe dans tous les cas 2 cotylédons chez cette espèce. Ces différences ne sont guères interprétables sauf si l'on admet une erreur dans la caractérisation d'un lot de graines dans une de ces études. La complexité de la classification du genre *Cupressus* et les remaniements fréquents au sein de ce genre peuvent être à l'origine de telles confusions.

Durant le siècle passé, divers auteurs se sont intéressés à l'évolution de la phyllotaxie au cours de l'ontogénie sur plusieurs espèces de la famille des Cupressaceae (Bertrand, 1874 ; Daguillon, 1899 ; Hickel, 1905 ; Cités par Rouane, 1973). A partir d'observations portant sur dix espèces[1] de cette famille, Camefort, (1956) dégage les faits suivants : (*i*) le premier nœud situé à la suite des cotylédons porte un nombre de feuilles équivalent au nombre de cotylédons ; (*ii*) sur les nœuds suivants le nombre de feuilles peut être identique, le double ou moins du double ; (*iii*) si on excepte *C. sempervirens*, *B. orientalis* et *C. lawsoniana* et *J. thurifera*, les autres espèces présentent des individus dont le nombre de feuilles par verticille subit une réduction dès la première année de développement.

Les observations réalisées par Rouane (1973) sur 7 espèces de Cupressaceae[2] confirment globalement ces règles mais cet auteur observe des individus de *C. sempervirens* qui changent de phyllotaxie dès la première année (**pl. 69, fig. 1**). Dans la plupart des travaux, le passage d'une phyllotaxie à une autre est qualifié le plus souvent d'imprévisible (Camefort, 1956 ; Rouane, 1973 ; Bouroulet, 1994).

Dans le cas de notre étude, les deux premières règles proposées par Camefort se vérifient mais nous distinguons deux comportements quant au mode de transition d'une phyllotaxie à une autre durant les premières années de croissance. Certaines espèces de Cyprès comme *C.*

---

[1] *Cupressus sempervirens* L., *C. goveniana* Gord, *C. macrocarpa* Hartw., *C. torulosa* Don., *C. arizonica* Green., *C. lusitanica* Mill., *C. benthamii* Endl., *Biota orientalis* Endl., *Chamaecyparis lawsoniana* Parl., *Juniperus thurifera* L.

[2] *Cupressus sempervirens* L., *C. goveniana* Gord., *C. duclouxiana* B. Hickel, *Tetraclinis articulata* Mast., *Calocedrus decurrens* (Torr.) Florin, *Thuya dolabrata* L., *Juniperus thurifera* L.

atlantica, *C. torulosa*, *C. guadalupensis* et *C. arizonica* ont un nombre de feuilles par verticille qui diminue dès la première année de croissance et à des rangs de nœuds variés. Par contre chez *C. duclouxiana*, *C. benthamii* et *C. dupreziana*, le changement de phyllotaxie se fait juste après l'arrêt de croissance hivernal (celui-ci étant souvent marqué par une série d'entre-nœuds courts). Chez *C. dupreziana*, seule une certaine proportion d'individus change de phyllotaxie chaque année ce qui se traduit, lorsqu'on considère les probabilités d'observation du nombre de feuilles par nœud en fonction du rang du nœud (point de vue « intensité »), par des « paliers » successifs correspondants aux années. *C. sempervirens* présente un comportement intermédiaire aux deux situations précédentes. 20 % d'individus passent d'une phyllotaxie verticillée par 4 à une phyllotaxie verticillée par 3 dès la première année de croissance entre le 4ème et le 7ème nœud suivant les cotylédons et 70 % des individus effectuent cette transition juste après l'arrêt inter-annuel.
Une mort d'apex provoque toujours un changement de phyllotaxie sur l'axe relais, celui-ci commençant par deux préfeuilles et se poursuivant par un nombre de feuille inférieur à celui de l'axe porteur (Barthélémy *et al*., 1999). Certains traumatismes comme l'ablation d'une feuille ou d'*initiums* foliaires peuvent provoquer un changement durable de la phyllotaxie sans que le méristème terminal édificateur ne meure (Camefort, 1956). En regard de l'absence de pièces foliaires spécialisées pour la protection du méristème lors de l'hiver, le fait que les températures basses hivernales puissent affecter le fonctionnement du méristème et provoquer un changement de phyllotaxie paraît plausible, les différences entre espèces pouvant être dues à des différences de sensibilité aux conditions extérieures.
Les observations de Rouane (1973) sur *C. sempervirens*, où le passage à la phyllotaxie opposée décussée se fait dès le 15ème nœud, nous paraissent douteuses et pourraient être dues à la présence de mort d'apex, souvent difficile à discerner et d'une confusion entre l'axe porteur et l'axe relais (le doute est d'autant plus grand que ce phénomène de transition de phyllotaxie lors d'une mort d'apex n'est pas soulignée par l'auteur dans ce travail).

Le passage d'un type de phyllotaxie à un autre peut être brutal ou progressif. Dans ce dernier cas les nœuds intermédiaires présentent des feuilles soudées, réduites ou décalées lorsque les feuilles d'un même verticille sont insérées à des niveaux différents (Camefort, 1950, 1951, 1953, 1956 ; Flamant, 1996 ; Mazurek, 1996 ; Grosfeld, 2001) ; (**pl. 69, fig. 2**). Aucune dilatation ou rétrécissement de l'anneau initial n'est observé au niveau du méristème lors du passage d'une phyllotaxie à une autre si bien que cette transition semble résulter d'un changement du fonctionnement physiologique propre au point végétatif (Camefort, 1953, 1956).
Lorsque le changement de phyllotaxie est provoqué par une mort d'apex, celui-ci n'est parfois pas durable et le nombre de feuilles par nœud peut augmenter de telle sorte que la phyllotaxie redevient identique à celle de l'axe porteur avant sa mort. Par exemple, chez *C. sempervirens*, plusieurs axes en phyllotaxie verticillée par 3 ont mis en place un axe relais en phyllotaxie

opposée décussée à la suite d'une mort d'apex. Au bout d'un certain temps celui-ci revenait à une phyllotaxie verticillée par 3.

La phyllotaxie pourrait être ainsi un marqueur du stade de différenciation de la plante et un arbre qui présente une phyllotaxie donnée provoquée par une mort d'apex peut voir son nombre de feuilles par nœud augmenter si cela ne correspond pas à son stade de développement. Chez *C. sempervirens*, il a été noté par ailleurs que les individus qui passaient très tôt d'une phyllotaxie verticillée par 4 à une phyllotaxie verticillée par 3 étaient constitués à l'âge d'un an d'un plus grand nombre de nœuds et étaient plus grands que ceux qui présentaient une phyllotaxie verticillée par 4 tout au long de leur axe principal. Le même phénomène a été mis en évidence chez *C. dupreziana* par Guédon *et al.* (2001b).

Chez les espèces dont le changement de phyllotaxie se fait à la suite de l'hiver, les conditions extérieures ne feraient que synchroniser le passage d'une phyllotaxie à une autre sur l'ensemble des individus. Cette transition, correspondant à un changement inéluctable dû à la maturation de la plante, aurait sans doute eu lieu même sans hiver mais de manière désynchronisée sur l'ensemble des individus. L'expérimentation en conditions contrôlées, où différents facteurs seraient testés (température, luminosité, densité de plantation, ablation du bourgeon terminal) permettrait de mieux comprendre la trame endogène de changement de la phyllotaxie et la manière dont elle peut être modulée par l'environnement.

3.3.2 Processus de ramification

Pour l'ensemble des espèces de Cyprès étudiées, deux tendances principales ont été mises en évidence quant à la répartition des rameaux sur l'axe porteur :

- Pour une phyllotaxie donnée, le nombre de nœuds non ramifiés situés juste après un nœud ramifié est d'autant plus grand que le nombre de rameaux portés sur le nœud ramifié est élevé.
- Pour un nombre donné de rameaux présents sur un nœud, le nombre de nœuds non ramifiés situés à la suite est d'autant plus grand que le nombre de feuilles par nœud est petit.

L'analyse par les chaînes de Markov nous a permis de montrer que ces deux règles simples s'exprimaient dans la réalisation de motifs plus ou moins complexes qui pouvaient se répéter sur des zones plus ou moins étendues. L'expression de ces deux règles est en partie responsable de l'augmentation de l'ordre de la chaîne de Markov corrélée à la diminution du nombre de feuilles par verticille. Afin d'expliquer certains motifs observés sur différentes espèces de Cupressaceae, Baillaud et Courtot (1960), Courtot et Baillaud (1961b) et Rouane (1968, 1973 et 1979) émettent l'hypothèse que cette organisation est déterminée par l'expression de deux facteurs antagonistes : (*i*) un champ d'inhibition présent autour de

fig. 1

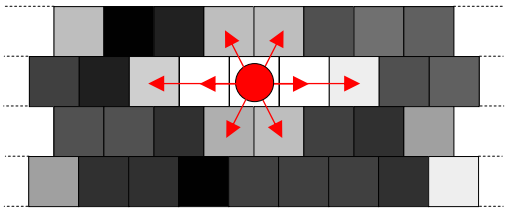
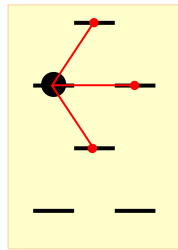


fig. 2



Champ d'inhibition d'égale étendue au-dessus de chaque rameau

fig. 3

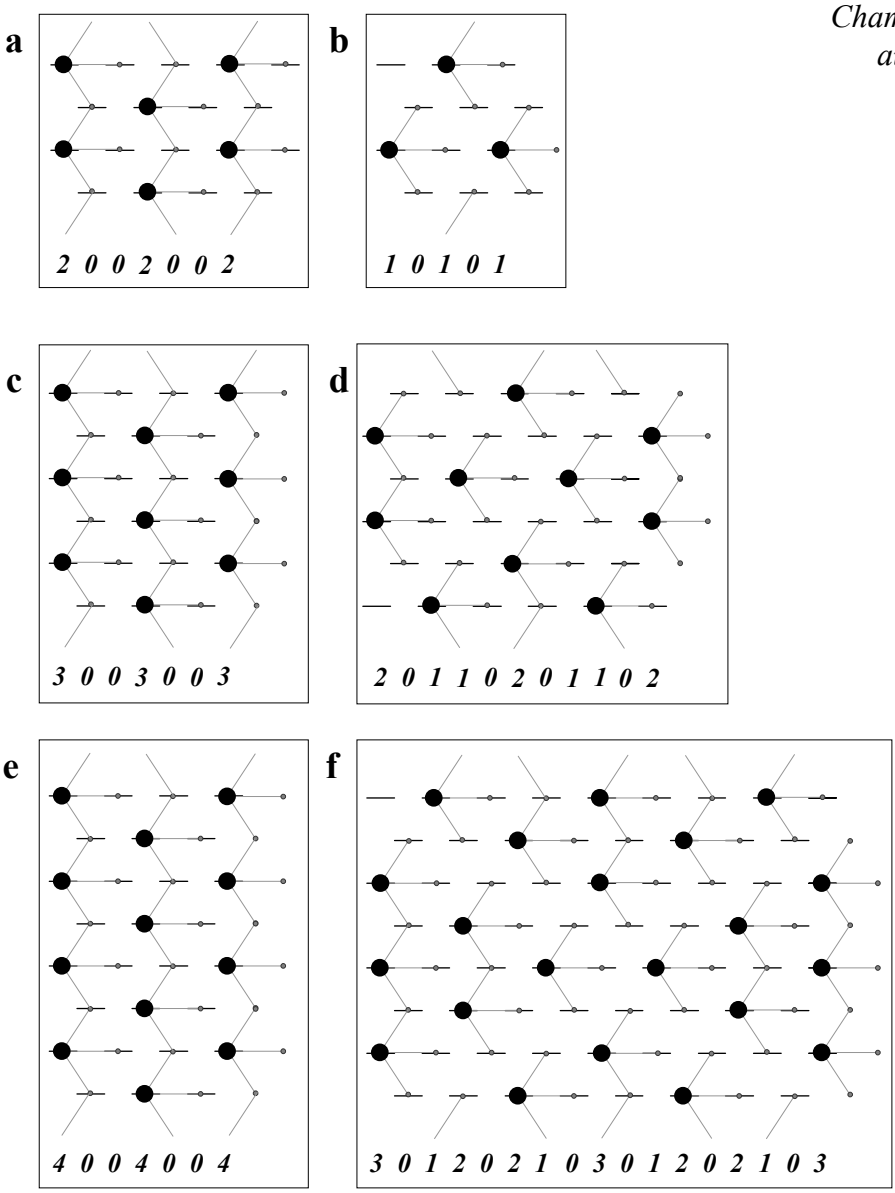


Planche. 70. Représentation schématique de la position théorique des rameaux sur les différents orthostiques et pour les différentes phyllotaxies sous l'hypothèse de champs d'inhibitions.

Figure 1. En phyllotaxie opposée décussée, chaque rameau situé le long d'un axe est pris comme référentiel (point central) et les probabilités de porter un rameau sont calculées pour les orthostiques voisins et représentées par des cases colorées avec différents niveaux de gris. Plus le niveau de gris est foncé, plus la probabilité d'observer un rameau est élevée et inversement.

Figure 2. Représentation schématique du champ d'inhibition présent autours d'un rameau tel que définit par Rouane (1973) sur *C. arizonica*.

Figure 3. Pour les phyllotaxies opposée décussée (**a**, **b**), verticillée par 3 (**c**, **d**) et verticillée par 4 (**e**, **f**) dispositions théoriques des rameaux sous l'hypothèse d'un champ d'inhibition d'étendue égale autour de chaque rameau. Les points noirs représentent les rameaux tandis que les point gris plus petits représentent les positions inhibées. Celles-ci sont reliées par des traits au rameau responsable du champ d'inhibition.

chaque rameau et (*ii*) un facteur de stimulation de la ramification produit par les feuilles ou le méristème apical.
Nous allons dans un premier temps décrire précisément ces hypothèses et voir comment elles permettent d'expliquer les régularités observées dans la disposition des rameaux sur les différentes espèces de Cyprès.

Lors d'une étude sur *C. macrocarpa* var. *guadalupensis*, Courtot et Baillaud (1961b) s'intéressent à la position relative des rameaux sur les différents orthostiques en phyllotaxie opposée décussée. En adoptant un mode de représentation où chaque rameau est pris comme origine et en calculant pour chaque position voisine la probabilité que celle-ci porte un rameau (**pl. 70, fig. 1**), ils en arrivent à la conclusion suivante : « *tout se passe comme si chaque ramification était le centre d'un champ d'inhibition qui affecterait fortement les deux aisselles immédiatement supérieures et les deux immédiatement inférieures de l'orthostique, et qui affecterait faiblement les 2 aisselles les plus proches de chacune des orthostiques voisines ; l'orthostique opposée n'étant pas nettement affectée.* ».
Pour ces auteurs, le champ d'inhibition serait de nature active et dû à la diffusion d'inhibiteurs de croissance par le méristème d'un rameau axillaire en croissance. En effet, plusieurs expérimentations sur la dominance apicale ont montré ainsi que des inhibiteurs de croissance comme l'AIA (Acide Indole Acétique) sont produits par les méristèmes en croissance et diffusent vers les méristèmes axillaires qui restent ainsi en phase de repos (Fulford, 1965 ; Lyndon, 1998). L'intervention d'autres inhibiteurs de croissance comme l'acide abscissique (Tamas, 1987, cité par Cline, 1997) ou l'éthylène (Black *et al.*, 1980, cité par Cline 1997) est également avancée sur la base d'application directe de ces substances sur les bourgeons. Les origines de cette inhibition entre deux rameaux successifs peuvent également être passives. Par exemple, au cours d'une compétition trophique, les limitations locales en diverses substances nutritives dues au développement d'un rameau pourraient empêcher le développement d'un autre rameau dans une zone trop proche. Certaines expérimentations ont montré l'influence de la nutrition sur le fonctionnement du méristème. Par exemple, chez *Agropyron repens* (Poaceae), Rogan et Smith, (1975) montrent que la concentration locale en nitrate influe sur la taille du méristème par une augmentation du nombre de cellules. D'autres types d'inhibitions passives sont envisageables comme des contraintes biophysiques (Green et Lang, 1981 ; cité par Nougarède, 2001) ou des contraintes de conduction. Il est probable que ces deux modes d'inhibition, passive et active, coexistent.

L'hypothèse de présence d'un champ d'inhibition a été par la suite approuvée par divers auteurs (Rouane, 1973 ; Bouroulet, 1994 ; Grosfeld, 2001 ; Guédon *et al.,* 2001a). Pour Rouane (1973), il existe chez *C. arizonica* un champ d'inhibition d'égale étendue autour de chaque rameau responsable de positions « interdites », sur certains orthostiques (**pl. 70, fig. 2**). Nous proposons ici d'étudier comment cette simple hypothèse de champs d'inhibition peut

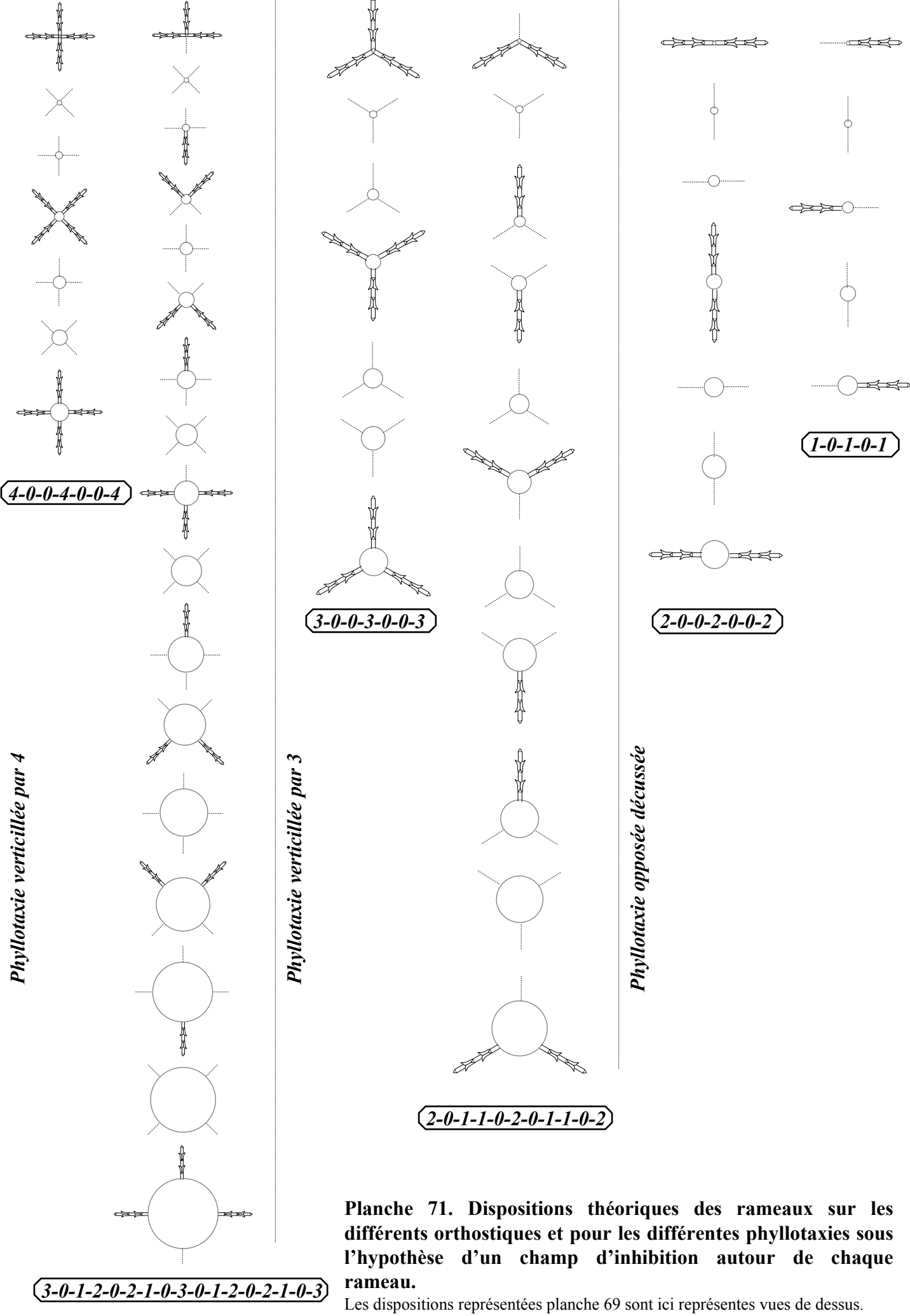


Planche 71. Dispositions théoriques des rameaux sur les différents orthostiques et pour les différentes phyllotaxies sous l'hypothèse d'un champ d'inhibition autour de chaque rameau.

Les dispositions représentées planche 69 sont ici représentes vues de dessus.

permettre d'expliquer certains motifs et certaines géométries pour des phyllotaxies distinctes (**pl. 70, fig. 3**).

Si l'on retient l'unique hypothèse d'un champ d'inhibition tel que défini par Rouane (1973) dans le cas de *C. arizonica*, les motifs exprimés en phyllotaxie opposée décussée sont **2-0-0-2** ou **1-0-1**. En phyllotaxie verticillée par 3, les motifs sont **3-0-0-3** ou **2-0-1-1-0-2**. En phyllotaxie verticillée par 4, les motifs sont **4-0-0-4** ou **3-0-1-2-0-2-1-0-3**.

A partir de l'hypothèse d'un champ d'inhibition d'égale étendue autour de chaque rameau il est possible de récréer plusieurs phénomènes observés sur les séquences mesurées :

- Tout d'abord, comme pour les séquences observées, le nombre de nœuds non ramifiés situés juste après un nœud ramifié est, pour une phyllotaxie donnée, d'autant plus grand que le nombre de rameaux portés sur le nœud ramifié est élevé et ce phénomène est accentué avec la diminution du nombre de feuilles par verticille (**tab. 13**).

Tableau 13. Nombre théorique de nœuds non ramifiés situé après un nœud portant 1, 2, 3 ou 4 rameaux en fonction de la phyllotaxie, sous l'hypothèse d'un champ d'inhibition d'égale étendue autour de chaque rameau.

		Nombre de rameaux			
		1	**2**	**3**	**4**
	Verticillée par 4	0 ou 1	0 ou 1	1	2
phyllotaxie	Verticillée par 3	0 ou 1	1	2	-
	Opposée décussée	1	2	-	-

- Par cette hypothèse, des motifs se forment naturellement. Ceux-ci peuvent être relativement longs, comme par exemple le motif **3-0-1-2-0-2-1-0-3** en phyllotaxie verticillée par 4. Certains motifs comme **1-0-1**, **2-0-0-2** ou **3-0-0-3** ont été réellement observés sur les séquences mesurées.

- Une régularité dans la disposition géométrique des rameaux est également naturellement exprimée sous cette hypothèse. Les rameaux sont disposés de manière à occuper l'ensemble de l'espace (**pl. 71**). On observe également l'expression de 2 motifs avant de retrouver un rameau sur un même orthostique : lors de l'expression du motif **2-0-1-1-0-2**, sur les nœuds portant 2 rameaux, ces derniers sont sur des orthostiques différents. Ce n'est qu'au cours de la succession **2-0-1-1-0-2-0-1-1-0-2** qu'on retrouve les deux rameaux sur les mêmes orthostiques.

Par contre, beaucoup de motifs observés sur les séquences de ramification de *C. arizonica* et des autres espèces étudiées ne sont pas expliqués par cette seule hypothèse. Sur les schémas théoriques présentés **pl. 71**, la proportion de nœuds portant un nombre élevé de rameaux est beaucoup plus élevée que sur les séquences observées. Pour différentes espèces et pour des phyllotaxies variées, nous avons pu remarquer une disposition « spiralée » des rameaux (**pl. 72, fig. 1**), ce phénomène ayant déjà été souligné par Raciborski (1901) puis Rouane (1973) qui le qualifièrent de cladoxie hélicoïdale. L'hypothèse de champ d'inhibition, telle que formulée par Courtot et Baillaud (1961) ou par Rouane (1973), ne permet pas de rendre compte de cette régularité. Il en est de même pour les motifs **1-0-1-0-0-1** qui correspondent à une disposition des rameaux dans les quatre directions de l'espace possibles pour une phyllotaxie opposée décussée. Si le méristème peut potentiellement faire **1-0-1** pourquoi fait-il parfois **1-0-0-1** et pourquoi ces deux motifs alternent-ils préférentiellement sur certaines catégories d'axe comme l'A1 ou les A2 de *C. arizonica* axes ou sont-ils mélangés de façon plus aléatoire comme sur les A3 par exemple ?

Il est possible que l'action inhibitrice cumulée de deux rameaux ne soit pas la somme des actions inhibitrices de deux rameaux considérés séparément. Pour reprendre l'exemple du motif **1-0-1-0-0-1**, lorsque le contexte est **1-0-1-0,** alors le nœud suivant ne peut pas se ramifier car il se trouve sous l'influence des deux rameaux précédents qui sont alors proches et en développement actif. Par contre, si le contexte est **0-1-0-0** ou **0-0-1-0** alors l'influence du rameau est insuffisante et le nœud suivant peut être ramifié. Cette hypothèse de contexte local est notre hypothèse de départ dans la formulation des chaînes de Markov ; cependant la considération du nombre de rameaux par feuille sans différencier les différents orthostiques ne permet pas d'envisager la caractérisation de champs d'inhibition en regard d'une géométrie. L'analyse de séquences multivariées où les variables correspondraient au nombre de rameaux par nœud et à leurs positions respectives sur les différents orthostiques devrait permettre de mieux aborder ce problème. Une certaine variabilité dans l'intensité des champs d'inhibition pourrait permettre d'expliquer la variabilité observée dans les enchaînements de motifs exprimés sur les axes des différents individus d'une même espèce.

Une seconde hypothèse soulevée par Baillaud et Courtot (1961) et reprise par Rouane (1973) est la production par les feuilles ou le méristème terminal de l'axe d'un facteur X nécessaire à la ramification. La nature physique ou physiologique de ce facteur n'est pas précisée. Le développement d'un rameau prélèverait une quantité de ce facteur qui aurait besoin d'un certain temps pour se régénérer et atteindre à nouveau un seuil nécessaire à la ramification. Cette notion pourrait expliquer la présence de motifs **1-0-1** et **1-0-0-1** : au cours de l'expression du motif **1-0-0-1** le second **0** ne correspond pas à une aisselle foliaire inhibée mais le méristème terminal ne produirait pas une quantité suffisante de « *facteur nécessaire* » pour la formation d'un rameau. L'alternance systématique de ces deux motifs reste toutefois

fig. 1

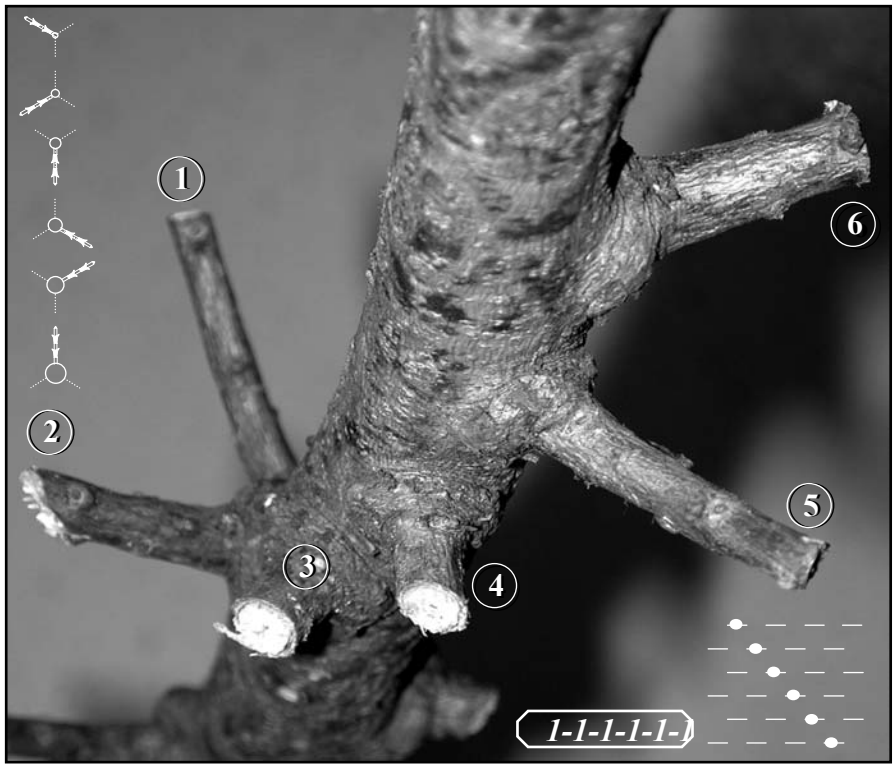


fig. 2

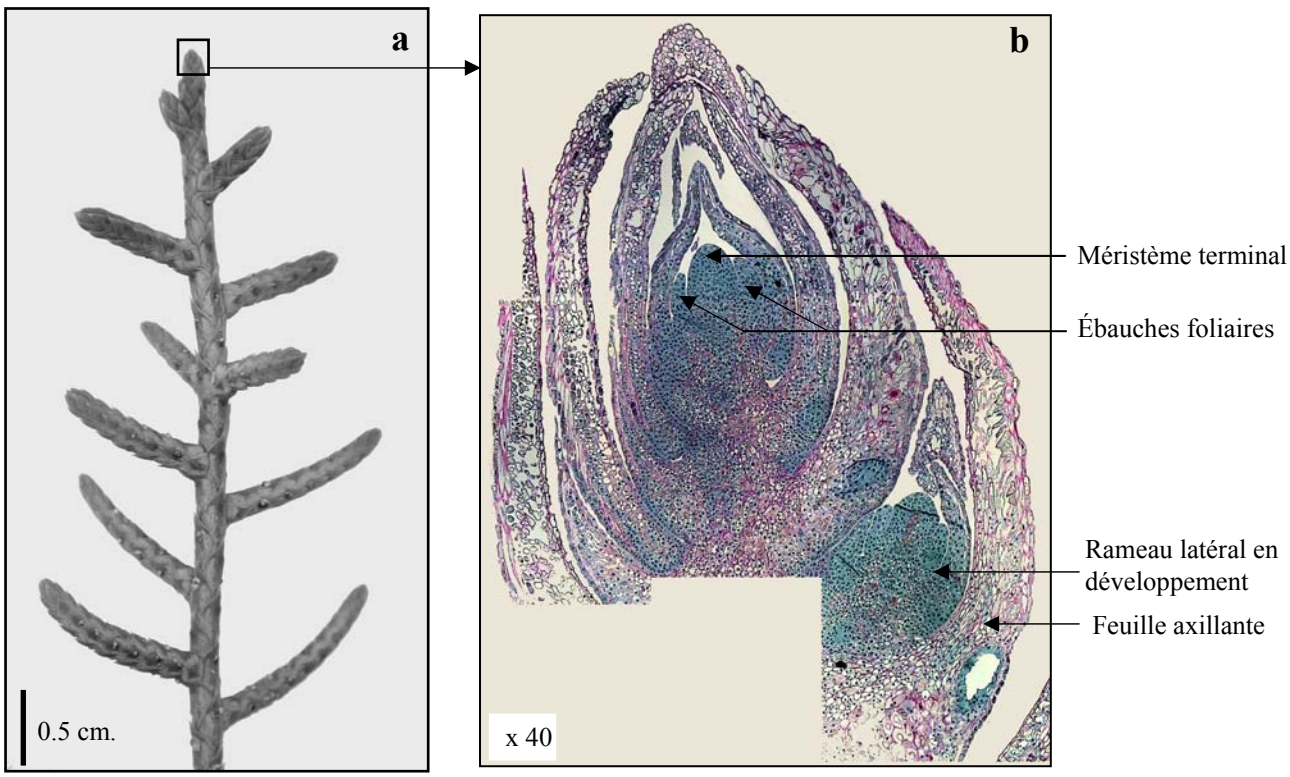


Planche. 72. Cladoxie hélicoïdale et précocité du développement des méristèmes axillaires.

Figure 1. Sur l'axe principal en phyllotaxie verticillée par 3 d'un individu de *C. arizonica*, photographie de la disposition hélicoïdale des rameaux successifs.

Figure 2. (**a**) Photographie de l'extrémité d'une branche de *C. arizonica*. (**b**) vue de détail de l'apex. Coloration shift+naphtol blue-black. En bleu apparaissent les territoires cellulaires à forte activité mitotique.

sans explication. Cette hypothèse n'est donc pas contradictoire mais complémentaire à l'hypothèse de la présence d'un champ d'inhibition. Parfois aucun rameau ne se développerait à une aisselle foliaire, non pas parce que celle-ci serait inhibée, mais parce que le méristème n'en aurait pas la capacité. Guédon *et al.* (2001b) proposent une interprétation physique de la théorie du facteur nécessaire de Baillaud et Courtot. Le méristème apical doit avoir une taille donnée avant de pouvoir perdre une partie de sa masse pour produire un ou deux méristèmes axillaires capables de donner un rameau. Le nombre de nœuds non ramifiés présents après un nœud ramifié serait alors proportionnel au temps requis par le méristème apical pour retrouver une taille suffisante à un nouveau fractionnement. Cette hypothèse physique ne nous paraît pas satisfaisante de la manière dont elle est formulée. En effet Camefort (1956) montre que s'il y a perte de masse et régénération de l'anneau initial après la formation d'ébauche foliaire, il n'y a pas perte de masse lors de la formation des méristèmes axillaires. Pour cet auteur, « *malgré la précocité du développement des bourgeons axillaires, il est net que les méristèmes qui les édifient ne sont pas des fragments du méristème apical ayant retenu, au contraire des cellules voisines, les caractères méristématiques originels. Ce sont des cellules qui ont d'abord subi la même évolution que leurs voisines et qui, secondairement, se dédifférencient pour constituer ces méristèmes* ». A notre connaissance, aucune autre interprétation concrète de l'hypothèse de facteur nécessaire à la cladogenèse n'a été proposée dans la littérature et celle-ci apparaît moins plausible que celle du champ d'inhibition.

Lors d'expérimentations physiques pour caractériser la disposition des feuilles dans l'espace, Douady et Couderc (1996a, 1996b et 1996c) formulent un ensemble d'hypothèses de nature similaire à celles du « champ d'inhibition » et du « facteur nécessaire ». Ces hypothèses reposent essentiellement sur les travaux de Hofmeister (1868) et Snow et Snow (1962) dans leurs recherches sur la phyllotaxie. Le développement des rameaux étant très précoce (**pl. 72, fig. 2**), la détermination du devenir d'un méristème axillaire se fait lorsque les différentes pièces foliaires (primordium et ébauches) et méristèmes sont très proches dans l'espace. Les hypothèses faites sur les interactions entre les ébauches foliaires en développement peuvent alors s'extrapoler aux interactions entre les méristèmes axillaires en développement.

A partir de la dissection de bourgeons, Hofmeister (1868) propose une règle mécanique simple pour expliquer les régularités observées pour l'agencement des feuilles autours de l'axe : « *les primordia foliaires apparaissent périodiquement et chaque primordium se place au bord de l'apex dans l'espace le plus grand laissé par les précédents* ». Snow et Snow (1962) modifient légèrement l'hypothèse de Hofmeister et suppose qu'« *un nouveau primordium foliaire se forme lorsqu'il existe un espace suffisant pour sa formation* ».

Afin de tester cette hypothèse, Douady et Couderc (1996a) réalisent une série d'expériences tout d'abord physiques/mécaniques puis des simulations informatiques.

fig. 1

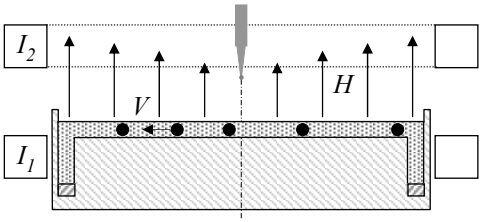


fig. 2

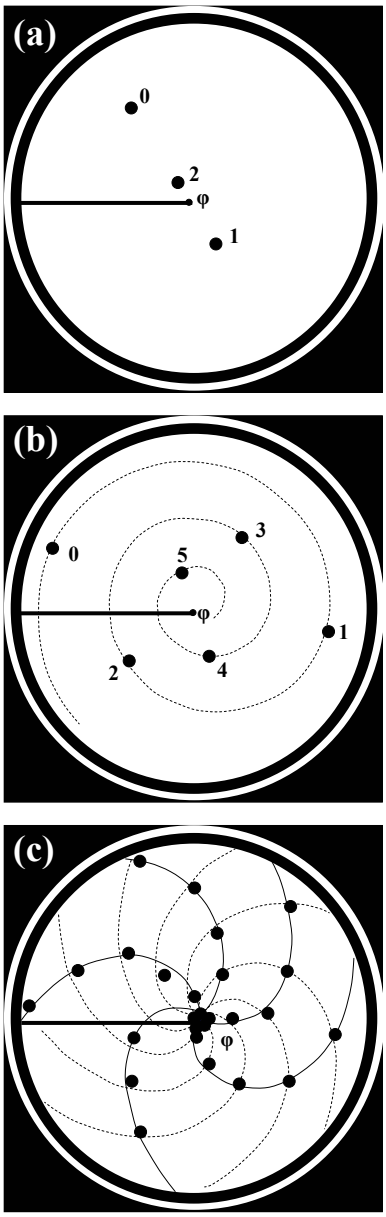


fig. 3

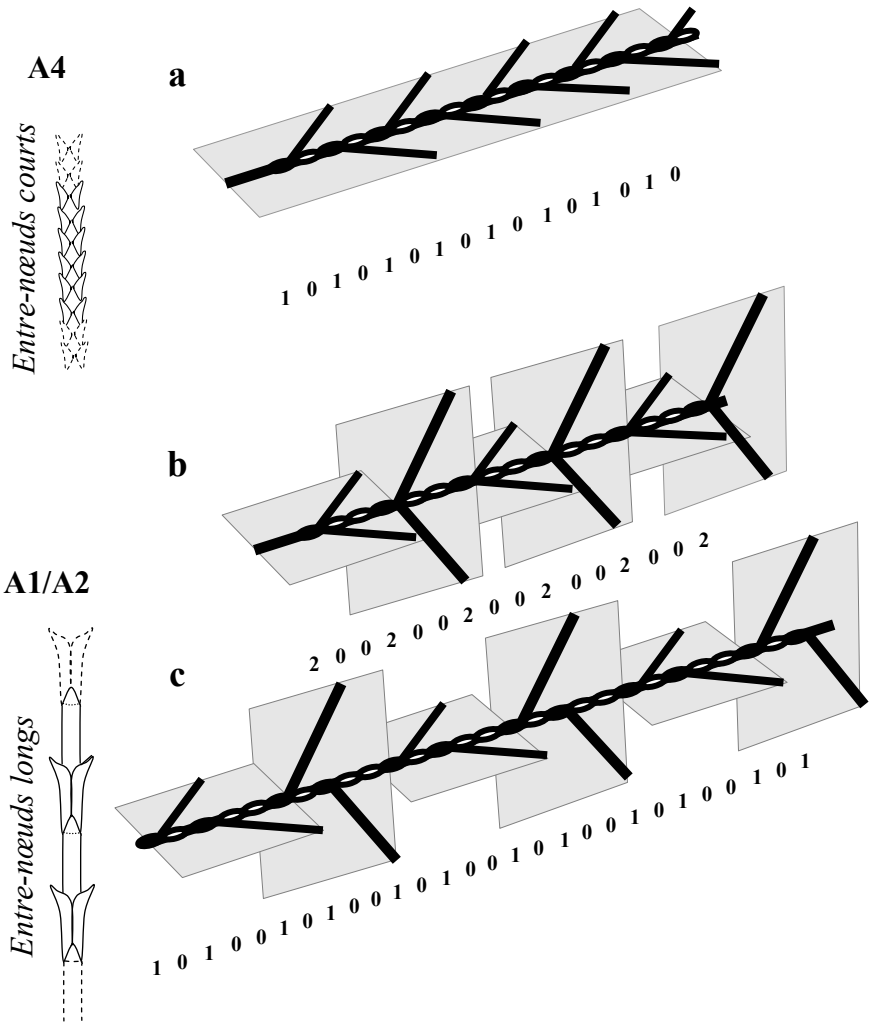


Planche. 73. Expérience de Douady et Couderc (1996a) et analogie avec la disposition de rameaux.

Figure 1. Dispositif expérimental de l'expérience de Douady et Couderc pour simuler la disposition des primordiums foliaires. des gouttes de ferrofluide (de volume v ≈ 10 mm^3) sont déposées avec une périodicité *T* sur le centre d'un disque en téflon. Soumises à un champs magnétique *H*, les gouttes s'éloignent du centre avec une vitesse *V* et se repoussent mutuellement. Les gouttes tombent dans une rainure située à la périphérie pour éviter toute accumulation.

Figure 2. Représentation de la disposition des gouttes sur le disque de téflon selon le rythme d'émission *T* (d'après les clichés de Douady et Couderc, 1996a). En augmentant le paramètre *T*, l'angle **φ** entre les positions que prennent deux gouttes successives passe de 180° (**a**) à 150° (**b**) puis à 139° (**c**) traduisant respectivement une phyllotaxie alterne distique, alterne spiralée suivant une seule spirale et alterne spiralée suivant 5 spirales ou parastiques.

Figure 3. Plans de symétrie dans la disposition des rameaux suivant la catégorie d'axe chez la majorité des Cupressaceae. (**a**) sur les A4 les rameaux se situent généralement dans un plan (représentée par une succession de motifs 1-0-1 comme chez *C. sempervirens* par exemple, Grosfeld, 2001) ; (**b** et **c**) sur le tronc ou les branches, disposition des rameaux selon une symétrie radiale (représentée par les motifs 1-0-1-0-0-1 ou 2-0-0-2 comme chez *C. arizonica* par exemple).

Pour tester l'hypothèse de Hofmeister, ils réalisent l'expérience suivante. Un plat en téflon rempli d'huile est placé dans un champ magnétique vertical crée par deux bobinages (**pl. 73, fig. 1**). Des gouttes de ferrofluides sont déposées avec une périodicité *T* au centre du plat. Le champ magnétique, minimum au centre du plat et maximum à la périphérie, entraîne la goutte vers la périphérie avec une vitesse *V* limitée par la friction visqueuse de l'huile. Ce mouvement radial simule la croissance. Chaque goutte de ferrofluide est aussi polarisée par le champ magnétique, ce qui fait que deux gouttes se repoussent entre elles. Au centre du plat est placée une légère protubérance. La goutte qui tombe sur ce relief y est très instable. Étant repoussée par les gouttes précédemment tombées, elle glisse pour prendre la place la plus éloignée des autres. A une certaine distance R_0, la position angulaire de la goutte devient constante et elle suit seulement un mouvement d'advection radiale. La distance R_0 est donc l'équivalent de l'apex, où apparaissent les primordiums, et *T* est l'équivalent de leur périodicité d'apparition. Le résultat de l'expérience ne dépend que du paramètre sans dimension $G=VT/R_0$ (en pratique seul *T* est changé).
La répulsion entre deux gouttes de ferrofluide peut alors s'interpréter comme un champ d'inhibition. Le temps T étant fixé, celui-ci peut être considéré comme le facteur nécessaire à la mise en place d'une nouvelle ébauche foliaire.
Pour tester l'hypothèse de Snow et Snow, Douady et Couderc (1996b) modifient légèrement les hypothèses initiales en n'imposant plus le rythme d'émission des gouttes, celles-ci tombant lorsque le champ d'inhibition formé par les autres gouttes est localement inférieur à un certain seuil. Cela revient à écarter l'hypothèse d'un facteur nécessaire et à ne considérer que l'hypothèse de champ d'inhibition.

La première expérience donne les résultats suivants. Lorsque l'intervalle de temps *T* est grand, chaque goutte tombe lorsque les précédentes sont déjà loin si bien qu'il n'y a répulsion qu'avec la précédente. Les gouttes tombent donc successivement à l'opposé l'une de l'autre ce qui correspond à une phyllotaxie alterne distique (**pl. 73, fig. 2a**). Si l'on diminue l'intervalle de temps *T*, la troisième goutte déposée ressent l'influence des deux précédentes et les gouttes s'organisent selon une spirale ce qui traduit une phyllotaxie alterne spiralée (**pl. 73, fig. 2b**). Si l'intervalle de temps *T* est à nouveau diminué, chaque goutte subit la répulsion d'un grand nombre de gouttes et celle-ci s'organisent en plusieurs spirales qui rappellent les différents parastiques observés dans la disposition des fleur d'une inflorescence de tournesol ou d'ananas (**pl. 73, fig. 2c**). La seconde expérience montre des résultats similaires à la première et les auteurs soulignent qu'une rythmicité se forme naturellement dans l'émission de nouvelles gouttes. Le paramètre T, résultant de l'hypothèse de Hofmeister, apparaît ainsi superflu. Ils acquiescent ainsi l'hypothèse de Snow et Snow en montrant qu'elle est nécessaire et suffisante pour recréer certaines régularités phyllotaxiques.

Les simulations de Douady et Couderc (1996b, 1996c) se sont complexifiées en intégrant de plus en plus de paramètres comme la conicité du dôme apical, le grandissement des organes foliaires (associé ou non à une évolution du champ d'inhibition qu'ils exercent), la forme des organes foliaires, la vitesse de croissance… En modifiant ces paramètres, ils ont pu simuler un ensemble de dispositions foliaires observées dans le monde végétal (différents types de spirales, disposition verticillée des feuilles…) et faire ainsi des hypothèses sur le fonctionnement des méristèmes. De telles simulations appliquées à la ramification seraient d'une aide précieuse et pourraient permettre de valider ou d'infirmer de manière théorique l'hypothèse d'un facteur nécessaire à la ramification. Elles permettraient entre autres de considérer l'action inhibitrice cumulée de plusieurs rameaux sur une forme géométrique représentant le dôme apical.

Il est possible que, tout comme pour la disposition des feuilles, les rameaux se forment quand il existe un espace suffisant pour leur formation (en regard de l'inhibition exercée par les rameaux précédents).
Par ailleurs, ces expériences montrent que la vitesse de croissance est un des paramètres qui influe le plus sur la disposition des feuilles. Il est possible que ce soit également le cas pour les motifs de ramification et qu'il existe dans les faits un lien entre la dynamique de développement d'un axe et la disposition des rameaux le long de celui-ci.

Lorsque le rythme d'émission de nouveaux nœuds est lent, comme sur les catégories d'axes ultimes, les rameaux ont tendance à être disposés dans un plan chez un grand nombre de Cupressaceae (Rouane, 1973 ; Grosfeld, 2001). Chez le cyprès, ceci est particulièrement vrai pour *C. dupreziana* ou *C. sempervirens* et s'exprime en moindre mesure chez *C. arizonica* (quelques changements de plans plus rares que sur des ordres de ramification d'ordre inférieur confèrent aux rameaux une symétrie radiale). Par contre, lorsque le rythme d'émission de nouveaux nœuds est plus rapide (comme sur les axes d'exploration tels que le tronc ou les branches), les rameaux s'organisent dans toutes les directions de l'espace (**pl. 73, fig. 3**). Ces observations se rapprochent de celles faites quant à la disposition des feuilles dans l'espace en fonction du temps *T* par Douady et Couderc.
L'ordre des chaînes de Markov permet d'identifier un nombre de nœuds où l'organisation des rameaux a une influence sur le devenir du nœud suivant. Dans d'autre cas, un ordre élevé tend à montrer le caractère répétitif de certains motifs sur une « zone » comme par exemple les successions **2-0-0-2-0-0-…** chez *C. arizonica* ou *C. sempervirens* en phyllotaxie opposée décussée. Si on fait l'hypothèse que les motifs puissent être modulés en fonction des conditions extérieures, il se peut que ces zones correspondent à une période ou les conditions environnementales sont particulières.
Notons aussi que les branches de *C. arizonica* débutent presque toujours par une zone constituée d'une succession de motifs **2-0-0-2** ce qui correspond à une période où leur

croissance est très soutenue (les entre-nœuds sont longs et lorsqu'on s'intéresse aux branches proches du sommet on se rend compte qu'elles ont un nombre de nœuds similaire au nombre de nœuds de l'A1 au dessus de leur insertion). Les branches étant échantillonnées en fonction de leur position relative sur l'A1 âgé de 5 ans (tiers supérieur, médian, ou inférieur) certaines ont pu être prélevées à proximité des arrêts de croissance. La croissance étant à ce moment ralentie sur le tronc et les branches, cela peut expliquer l'absence de la zone caractérisée par la succession **2-0-0-2-0-0…** sur une certaine proportion d'axes. Si l'on compare les successions **2-0-0** et **1-0-1-0-0** dont la répétition mène à une disposition des rameaux dans 4 directions de l'espace à 90° le rapport (nombre de rameaux/nombre de nœuds) est plus important dans le cas de **2-0-0** que dans le cas de **1-0-0-1-0** (2/3 au lieu de 2/5) ce qui peut traduire une vigueur plus importante.
Dans le cadre de nos observations nous n'avons pas pu mettre en évidence de manière évidente un changement flagrant de la disposition des rameaux au niveau des arrêts de croissance.
Si l'expression de certains motifs reflète des conditions de croissance environnementales à un moment donné, une expérimentation contrôlée devrait permettre de mieux comprendre une éventuelle relation entre le fonctionnement du méristème et l'influence de l'environnement (expression de motifs particuliers en fonction de l'éclairement, de la température, d'un niveau hydrique...).

Il existe une grande variabilité d'une espèce à l'autre dans l'expression de certains motifs, ce qui laisse sous-entendre des fonctionnements variés des méristèmes et l'intervention de facteurs divers dans la régulation de la ramification. Ainsi, chez les espèces comme *C. sempervirens* ou *C. dupreziana*, le nombre de nœuds non ramifiés après un nœud ramifié est très petit et des nœuds portant 1 ou 2 rameaux s'enchaînent couramment sur de longues séries exemptes de nœuds non ramifiés. Au contraire, chez *C. arizonica* ou *C. guadalupensis*, les rameaux sont plus espacés et, selon la phyllotaxie, certaines successions sont impossibles. Chez d'autres espèces de Cupressaceae comme *Pilgerodendron uviferum* (Grosfeld, 2001), la modélisation de la répartition des rameaux par une chaîne de Markov révèle une disposition aléatoire. Cette diversité d'organisation révélée sur des espèces d'un même genre soulève de nombreuses questions quant à la diversité ou les modalités d'expression des mécanismes sous jacents à cette organisation.

3.3.3 Fonctionnement des différentes catégories d'axes.

Au stade de l'unité architecturale la comparaison de modèles (Chaînes de Markov d'ordre fixe) montre qu'il existe une forte hiérarchisation entre les différents ordres de ramification. Ceci est a rapprocher d'un résultat similaire chez *C. sempervirens* obtenu sur différents paramètres de la croissance (Bouroulet *et al.,* 1995). Chez cette espèce, on observe de l'A1 aux A5, une diminution du taux de production de nouveaux entre-nœuds et de l'allongement

des l'axes. Ces phénomènes soulignent une différenciation du méristème terminal en fonction de l'ordre de ramification qui se traduit par une diminution de ses aptitudes à la croissance ou à la ramification, phénomène que l'on retrouve chez un grand nombre de végétaux vasculaires (Barthélémy *et al.*, 1997). Camefort (1956), chez le genre *Cupressus,* souligne une diminution du nombre de files de cellules constituant la moelle avec l'augmentation de l'ordre de ramification ce qui peut être supposé comme une diminution de la taille du méristème édificateur.

Le tronc et les branches (ordre 1 et 2 de ramification) ont un fonctionnement très proche et caractérisé principalement par un mélange de motifs **1-0-1-0-0-1**, **2-0-0-1** et **2-0-0-2**.

Les axes portés en ordre 3 de ramification se caractérisent dans l'ensemble par un mélange de motifs **1-0-1**, **1-1**, **1-0-0-1**, **2-0-0-1 et 2-0-0-2**. Tout comme pour *C. sempervirens* (Ducatillion *et al.*, 1994, Grosfeld, 2001) ou *C. dupreziana* (Mazurek, 1997) ceux qui sont situés à la base des branches (*A3.base)* sont très proches quelle que soit leurs positions dans l'arbre. Chez *C. dupreziana* et dans une moindre mesure chez *C. sempervirens*, ces axes peu différenciés et à croissance lente (Ducatillion *et al.*, 1994, Grosfeld, 2001) portent des rameaux dans un seul plan ce qui est du à une alternance de nœuds ramifiés et non ramifiés **1-0-1-0-1…** (Barthélémy *et al.*, 1999). Ils apparaissent ainsi similaires aux axes portés en ordre 4 de ramification plus loin sur la branche et correspondent à une même catégorie d'axe (au sens de l'unité architecturale).

Dans le cas de *C. arizonica*, ces axes portés en ordre 3 de ramification à la base des branches sont caractérisés par un mélange de motifs **1-0-1**, **1-0-0-1**, **2-0-0-1 et 2-0-0-2**. Les successions **1-0-1-0-…** sont tout de même fréquentes mais entrecoupées de **2-0-0** ou de **1-0-0** qui correspondent à des changements de plans.

Dans ce cas, ils apparaissent différents des A4 qui sont nettement moins ramifiés et qui possèdent une proportion de nœuds portant 2 rameaux beaucoup moins élevée.

Que ce soit les *A3base* ou les A4, le fait que ceux-ci soient regroupés quelle que soit la position de l'A2 porteur le long de l'axe principal montre qu'il s'agit là de structures très différenciées.

Les A3 situés en position *médiane* ou au 25ème nœud sur les branches les plus basses de l'arbre présentent une structure similaire à celle des A3.25.sup (ou med.sup) dans leur partie proximale tandis que leur partie distale se caractérise plutôt par un mélange de motifs **1-0-1-0-0-1**, **2-0-0-1** et **2-0-0-2** tout comme sur les branches ou sur le tronc. Cette duplication des caractéristiques des branches par les A3 les plus âgés correspond au processus de réitération partielle séquentielle qui s'inscrit dans la séquence de développement de l'arbre (Edelin 1977 ; Flamant, 1996 ; Barthélémy *et al.* 1999, Grosfeld, 2001) ; (**pl. 19**, **fig. 1**).

Les chaînes de Markov ont permis non seulement de révéler l'organisation des rameaux le long de l'axe porteur, mais aussi de la quantifier permettant ainsi des comparaisons et une

classification. Dans le cas de *C. arizonica*, cette classification a permis de montrer les propriétés de chaque catégorie d'axe en fonction de sa position et de souligner des phénomènes comme l'intercalation ou la réitération. Cette méthode de classification n'a pas pu être appliquée à la comparaison des différentes espèces, celles-ci présentant des changements de phyllotaxie à des stades divers. Sur des plantations d'arbres plus âgés, il est envisageable de comparer la structure d'axes en phyllotaxie opposée décussée afin d'étudier les similarités de fonctionnement entre les diverses espèces. De telles comparaisons sont également envisageables pour comparer des traitements sylvicoles, des provenances, des stations…

Partie V

DISCUSSION GENERALE

Au cours de ce travail, nous avons utilisé une approche combinant architecture, morphologie et utilisation de divers outils statistiques allant de l'analyse exploratoire jusqu'à la construction de processus Markoviens. Nous tenterons ici d'évaluer l'apport de cette démarche basée sur une prise en compte explicite de l'information structurelle des arbres dans la mesure et l'analyse des données. Dans une première partie nous discuterons les processus pouvant être impliqués dans l'expression des différents modes d'organisation observés. Nous discuterons de l'intérêt de prendre en compte une structure (comme l'agencement relatif des différents types de production axillaire) au lieu d'indicateurs globaux plus classiques (nombre moyen, ratio…) dans des problématiques forestières ou agronomiques et les applications potentielles de cette démarche dans le domaine de la sélection génétique. L'analyse de séquences d'entités plus macroscopiques que le métamère, comme la succession de pousses annuelles le long d'un axe sera envisagée et nous discuterons des implications qu'engendre ce changement d'échelle en nous basant sur les résultats de travaux précédents.

1 Organisation des productions axillaires en zones ou en motifs

Les séquences analysées au cours de ce travail sont construites en prenant le métamère comme paramètre d'index. Les entités botaniques ainsi décrites sous forme de séquences de métamères sont l'unité de croissance dans le cas du chêne rouge ou l'axe dans le cas du *Cecropia* ou du Cyprès.

Les mécanismes potentiellement responsables de l'organisation structurale observée

L'organisation des productions axillaires sous forme de zones homogènes a été à plusieurs reprises mise en évidence le long d'unités de croissance ou de pousses annuelles à l'aide de semi-chaînes de Markov cachées (Costes et Guédon, 1998a et b, Sabatier *et al.*, 1998 ; Godin *et al.*, 1999 ; Guédon et Costes 1999 ; Guédon *et al.*, 1999 ; Guédon *et al.*, 2001a). Au contraire, l'organisation des rameaux sous forme de motifs semble caractériser les axes de plusieurs espèces de Cupressaceae (Bouroulet, 1994 ; Grosfeld, 2001).
Ces organisations remarquables soulèvent de nombreuses questions quant aux mécanismes sous-jacents à leurs expressions. La difficulté est alors de déterminer les liens de causalité entre les différents phénomènes révélés et de les intégrer à différentes échelles (par exemple, de l'expression d'un ou plusieurs gènes jusqu'à la morphologie de la plante). Ce domaine constitue un thème de recherche à part entière (Wilson, 2000 ; Brunel, 2001) et nous n'évoquerons ici que les grands principes susceptibles d'intervenir dans les organisations observées.

Les structures en succession de zones ou en motifs semblent fortement liées au caractère rythmique ou continue de la croissance. Par exemple, les rameaux à développement immédiat observés chez les plantes à croissance rythmique s'organisent sur une zone précise qui

fig. 1

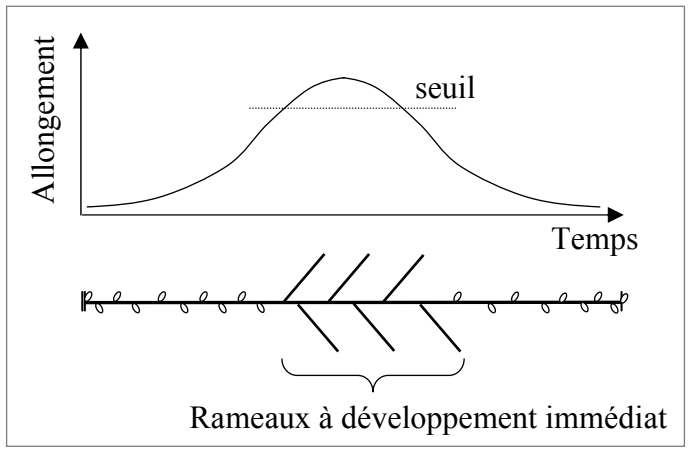


fig. 2

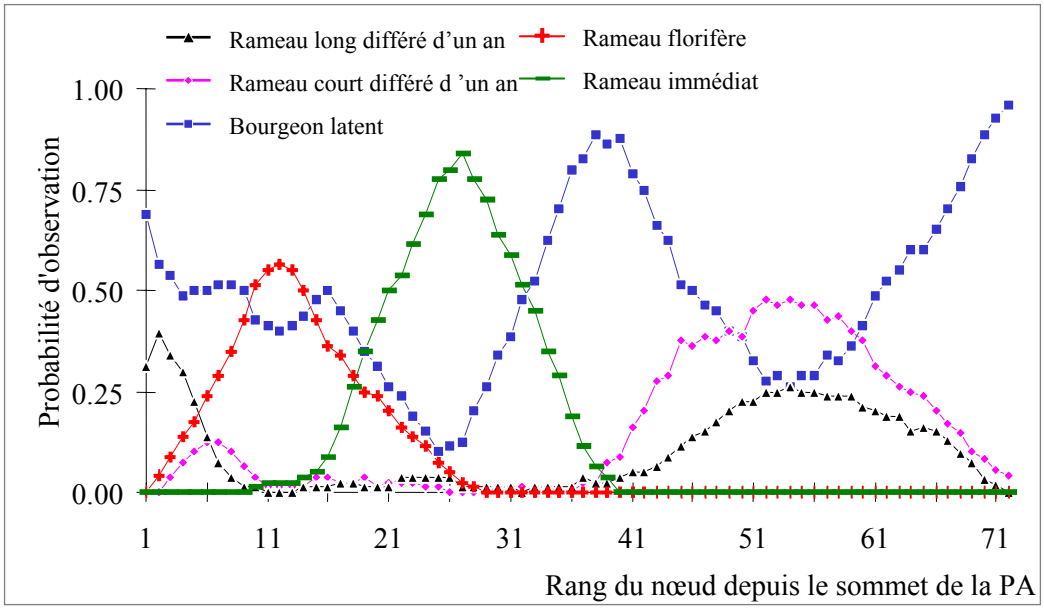
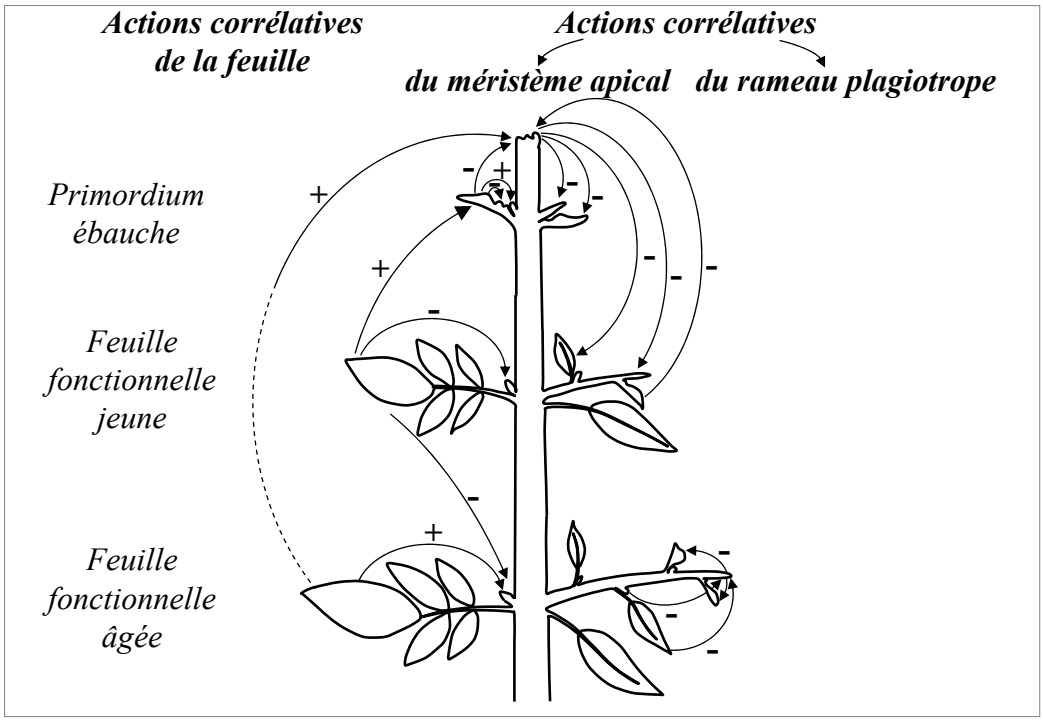


fig. 3



correspond au moment où la vitesse d'allongement (ou le rythme d'émission des nœuds) est la plus élevée (Champagnat, 1954 ; Costes *et al.*, 1993 ; Lauri et Costes, 1993 ; Puntieri *et al.*, 1998 ; Sabatier et Barthélémy, 1999 ; **pl. 74, fig. 1**). Sur des pousses annuelles de pommier décrites sous forme de séquences d'événements (Costes et Guédon, soumis pour publication), il a été montré que les rameaux florifères étaient localisés sur une zone située juste au-dessus de la zone de rameaux à développement immédiat (**pl. 74, fig. 2**). Pour ces auteurs, cette zone apparaît lorsque le taux de croissance diminue ce qui corrobore les conclusions de Crabbé (1984) qui montre que la différenciation florale des bourgeons axillaires résulte d'un plastochrone apparent intermédiaire.

A une échelle plus fine, bien que les productions axillaires développées (rameaux, fleur) soient globalement organisées en zones le long d'unités de croissance, des bourgeons latents sont souvent présents au sein de ces zones. Ceci a été souligné chez le pommier (Guédon *et al.*, 2001a) et nous l'avons mis en évidence pour le chêne rouge ou le *Cecropia*, la longueur des séries des observations « rameau » étant le plus souvent égal à 1 (*cf. partie IV, § 1.7, § 2.4*). Cette organisation rappelle les motifs observés dans le cas des Cyprès (*cf. partie IV, § 3.3*) et peut s'interpréter, tout comme chez cette espèce, comme le résultat d'inhibitions hormonales locales (Cline, 2000). Dans le cas de plantes à croissance rythmique, de nombreux travaux portant sur l'étude de la dominance apicale, ont mis en évidence des relations mutuelles d'inhibitions ou de promotions du développement entre les différents territoires cellulaires (apex, ébauches foliaires et feuilles, méristèmes axillaires (**pl. 74, fig. 3** ; Champagnat, 1965, 1975 ; Cline, 1997, 2000 ; Raimbault, 1998 ; Brunel 2001).

Dans le cas des Cupressaceae où la croissance est potentiellement continue (allongement et organogenèse), les interactions entre les différents organes s'expriment de manière continue, ceux-ci étant néoformés. Au contraire, chez les plantes à croissance rythmique, les relations d'inhibition / promotion entre les différents territoires cellulaires se trouvent affectées par la vitesse d'allongement qui évolue très vite au cours d'une vague de croissance, celle-ci

---

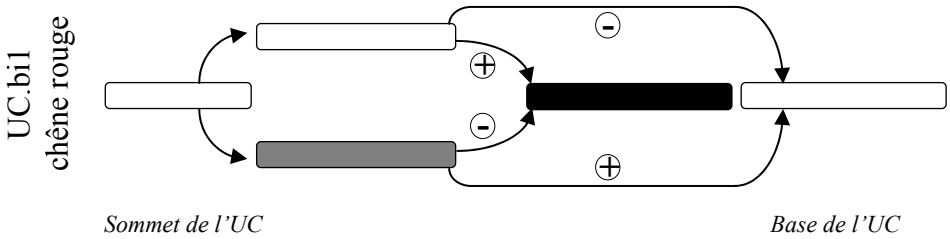
Planche 74. Les mécanismes potentiellement responsables de l'organisation des productions axillaires sous forme de zones.

Figure 1. Représentation théorique de la cinétique d'allongement et de la disposition des rameaux à développement immédiat.

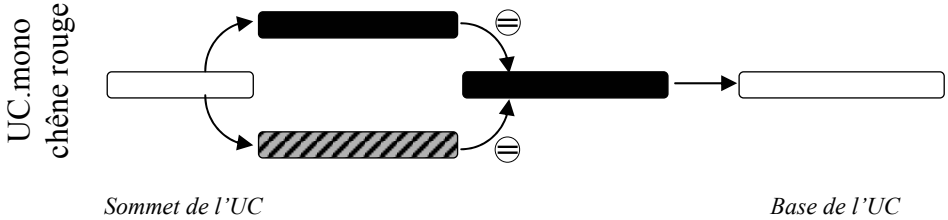
Figure 2. Probabilité d'observation des différents types de productions axillaires (bourgeon, rameau court différé d'un an, rameau long différé d'un an , rameau florifère, rameau immédiat) chez le Pommier (' cultivar 'Reinette B' ; d'après Guédon *et al.*, 2001a).

Figure 3. Schéma résumant les différentes possibilités de corrélations morphogènes à l'intérieur du rameau en croissance (d'après Raimbault, 1998). Les + indiquent une action promotrice, les – une action inhibitrice.

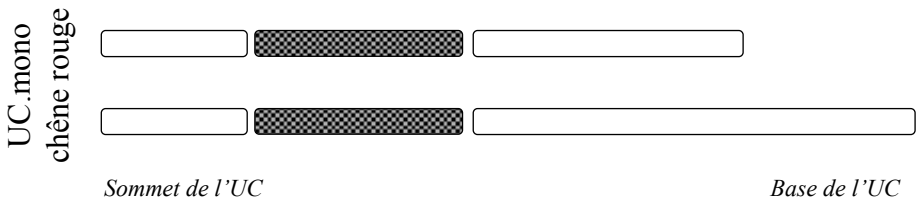
Zone non ramifiée
Zone ramifiée
Zone ramifiée avec des rameaux différé d'un cycle
Zone ramifiée avec des rameaux différé d'un an monocyclique
Zone ramifiée avec des rameaux différé d'un an polycycliques

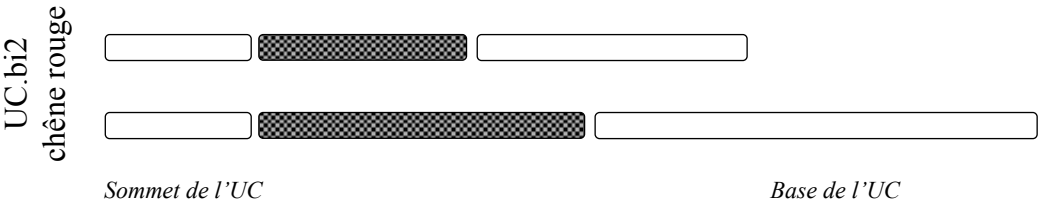


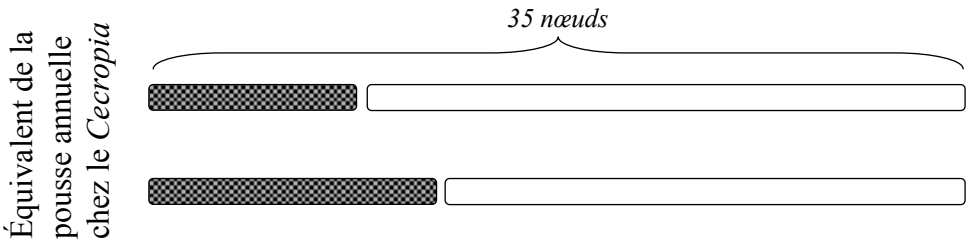
Dépendance entre les zones : phénomène d'exclusion



Indépendance entre les zones







Dépendance entre la longueur des zones : seule la longueur de la zone basale non ramifiée est dépendante de la longueur totale de l'UC.

La longueur de la zone basale non ramifiée et de la zone ramifiée sont dépendantes de la longueur totale de l'UC.

La somme du nombre de nœuds de la zone ramifiée et de la zone non-ramifié est égale à 35 nœuds environ.

Planche. 75

s'étalant au plus sur quelques semaines. Lorsque les organes de la future unité de croissance sont préformés, ceux-ci sont très proches dans l'espace et cela pendant un temps plus ou moins long durant la période de repos de la plante. Il s'agit alors d'une véritable phase de réorganisation ou chaque organe est sous l'influence directe des organes voisins.

Bien que la croissance des *Cecropia* soit continue, l'organisation des branches et des inflorescences se fait également par zones successives. La régularité annuelle de fonctionnement observée au niveau de l'arbre et du peuplement suggère que cette organisation soit, dans ce cas, influencée par les conditions extérieures et il est possible que cette organisation dépende également de la vitesse de croissance. Un suivi de croissance devrait permettre de mieux préciser dans quelle mesure le développement des étages de branches peut être mis en relation avec la vitesse d'allongement et les conditions extérieures.

D'autres facteurs géométriques peuvent également influencer l'organisation en zone de certains types de rameaux. Par exemple lors de l'expression de phénomènes d'épitonie ou d'hypotonie, les rameaux se développent respectivement sur la face supérieure ou inférieure de l'axe porteur (Caraglio et Barthélémy, 1997, Raimbault, 1998).

Notion de dépendance entre les zones.

Au cours de ce travail nous avons démontré qu'il existait des relations de dépendances entre zones. Sur les UC.bi1 du chêne rouge, des phénomènes d'« *exclusion / promotion entre zones* » ont pu être mis en évidence. Lorsque l'arbre développe des rameaux différés d'un cycle sur la partie distale de l'UC, il y a peu de chances que se développent des rameaux différés d'un an (**pl. 75, a**). Ceci peut s'interpréter comme le résultat d'une inhibition exercée par les rameaux différés d'un cycle sur les bourgeons situés au-dessous et pouvant potentiellement débourrer l'année suivante. Au contraire, des phénomènes d' « *indépendance entre zones* » sont mis en évidence sur les UC.mono du chêne rouge : une unité de croissance portant des rameaux différés d'un an polycycliques à son sommet ne sera pas pour autant plus ramifiée que celle qui n'en possède pas (**pl. 75, b**). Sur le chêne rouge, nous avons également pu montrer que le nombre de nœuds de la zone ramifiée pouvait être dépendant (pour les UC.bi2) ou indépendant (pour les UC.mono) du nombre de nœuds total de l'UC (**pl. 75, c**).

Planche 75. Les différents types de dépendance pouvant lier deux zones distinctes.

(a) Phénomène d'exclusion / promotion entre les zones.

(b) Phénomène d'indépendance entre zones.

(c) Phénomène de dépendance dans la longueur des zones.

Les flèches associées d'un +, –, = indiquent respectivement des relations de promotion, d'exclusion ou d'indépendance.

Nous n'avons trouvé aucune explication claire pour expliquer cette différence entre les UC.mono et les UC.bi2. Les différences soulignées entre ces deux types d'UC quant à leur aptitude à effectuer de la néoformation, leur dynamique de débourrement, et le temps de repos du bourgeon estival ou hivernal, constituent des pistes d'interprétation (*cf. partie IV, § 1.8*). Enfin, chez le *Cecropia*, à cause de la remarquable stabilité du nombre de nœuds mis en place chaque année, il existe une « *dépendance* » entre le nombre de nœuds de la zone ramifiée et celui de la zone non-ramifiée, la somme des deux étant égale à environ 35 nœuds (**pl. 75, d**).

La mise en évidence de zones chez certaines plantes et de dépendances entre celles-ci permet de réfléchir sur la pertinence de certains indicateurs globaux utilisés. Sposito et Santos (2001b) différencient huit espèces de *Cecropia* par un ensemble de relations allométriques dont notamment le nombre de branches par mètre linéaire. Étant donné les résultats obtenus sur la régularité du développement du *Cecropia obtusa*, le métamère nous paraît une échelle de description plus pertinente que le mètre linéaire. Des paramètres qui nous paraissent pertinents dans une telle discrimination seraient plutôt un nombre de nœuds produit par an, un nombre de branches par étage ou la longueur des entre-nœuds successifs. Chez le chêne rouge, nous avons vu que les UC.mono différaient des UC.bi2 par le fait que le nombre de nœuds de la zone ramifiée était ou non dépendant du nombre de nœuds total de l'UC. Selon le type d'UC considéré, l'interprétation de la variabilité des indicateurs de la ramification classiquement utilisés comme le nombre de branches par UC, par nœud ou par mètre (Ward, 1964 ; Harmer, 1993 ; Nicolini *et al.*, 2000) nous paraît alors difficile si l'on ne tient pas compte de cette information de dépendance entre zones ramifiées et zones non-ramifiées.

2 Un outil d'aide au protocole et à l'échantillonnage

Au cours du développement d'une plante, de nombreux gradients s'expriment dans l'espace et dans le temps (Barthélémy *et al.*, 1997). La connaissance et la caractérisation de ces gradients nécessitent alors la mise en place de protocoles d'échantillonnages et de pas de temps pertinents auxquels les mesures doivent être effectuées.

<u>La prise en compte du rang du nœud plutôt que des intervalles métriques</u>

Harmer (1991) puis Buck-Sorlin et Bell (2000a, 2000b) différencient, chez les UC de chêne sessile, les bourgeons regroupés en rosette au sommet de l'UC (« Whorls ») des autres bourgeons situés dans la partie plus proximale (« inter-Whorl ») afin d'évaluer les potentialités de ramification liées à ces deux zones. Le découpage arbitraire en tiers supérieur, médian et inférieur de l'UC est courant lorsqu'on mesure l'aptitude à la dormance des bourgeons latéraux (Barnola, 1972 ; Meng Horn *et al.*, 1975 ; Rageau, 1982), des concentrations d'hormones (Brunel, 2001 ; Cook *et al.*, 2001), de sucres (Brunel, 2001) ou d'autres substances ayant un rôle supposé dans la croissance, la floraison ou la ramification.

En se basant sur le rang des métamères, les semi-chaînes de Markov cachées permettent d'identifier et de localiser des zones aux propriétés homogènes qui passent le plus souvent inaperçues lors d'une simple observation morphologique. Un échantillonnage selon le rang du nœud en fonction des zones isolées par les modèles devrait être considéré avantageusement par rapport à un découpage métrique. Les modalités d'agencement des différentes zones entre elles (*cf. § 1.1.2*) permettent également de faire des hypothèses sur le fonctionnement de la plante et de définir un protocole pour les valider. Par exemple, dans le cas du chêne rouge, nous avons émis l'hypothèse qu'au cours de l'été, l'ensemble des bourgeons situés dans la partie la plus proximale des UC.bi1 débutent leur croissance et que seule une certaine proportion des méristèmes axillaires donne des rameaux à développement différé d'un cycle tandis que les autres avortent précocement. Les rameaux à développement différé d'un an se situeraient systématiquement au-dessous de cette première zone. Pour vérifier cette hypothèse, il est alors facile d'imaginer un protocole ou l'activité méristématique des bourgeons situés sur cette première zone précisément identifiée serait mesurée à intervalles réguliers durant la période de mise en place des rameaux différés d'un cycle.

Les premiers travaux menés chez l'Abricotier prenant en compte les différentes zones isolées par des semi-chaînes de Markov le long d'axes (Costes *et al.*, 1999 ; Fournier *et al.*, 1998a ; Fournier, 1998b) ont permis d'optimiser l'échantillonnage de bourgeons axillaires dans une étude sur les anomalies florales (Fournier *et al.*, 2001). La prise en compte de zones isolées par des modèles semi-Markoviens le long d'une entité botanique pourrait permettre de réduire la variabilité qu'on obtient par un découpage plus arbitraire (en tiers supérieur, médian et inférieur par exemple). Cette démarche s'intègre dans une problématique plus large qui consiste à évaluer l'apport de la prise en compte de gradients structurels pour l'échantillonnage en vue d'analyses biochimiques, éco-physiologiques… Sur le noyer il a été montré que la prise en compte de critères architecturaux pour l'échantillonnage d'entités botaniques permettait de trouver des gradients de concentration en polyphénols superposés aux gradients morphologiques observés (Jay-Allemand *et al.*, 1995). Actuellement, des travaux du même ordre menés en Guyane française visent à caractériser des différences de fonctionnement photosynthétique en fonction de la position de l'entité porteuse de la feuille dans l'architecture de l'arbre (Roggy et Nicolini, communication personnelle).

Dans certains cas, comme chez les Pinaceae, il est difficile de mesurer les nœuds successifs à cause de leur petite taille et on ne peut utiliser cette entité comme paramètre d'indexation des séquences pour décrire par exemple la structure d'une pousse annuelle de Pin ou de Cèdre. Des séquences peuvent alors être mesurées en prenant comme paramètre d'index non plus le métamère, mais une unité de longueur judicieusement choisie (Mialet *et al.*, 1995). Chaque production axillaire est alors mesurée en fonction de sa position sur l'entité porteuse et celles qui se trouvent dans un même intervalle de longueur (qui constitue l'index) sont considérées

comme successives. La construction de séquences en se basant sur un index métrique peut également s'appliquer à la description de racines, celles-ci étant dépourvues de marqueurs morphologiques pouvant servir de paramètre d'index botanique pour la construction de séquences (Jourdan *et al.*, 1995a, 1995b).Cette discrétisation de l'espace entraîne cependant une perte d'information. De plus le paramètre d'index n'étant pas une entité botanique, les interprétations que l'on peut avoir des organisations révélées ont une connotation biologique moins forte que dans le cas contraire.

Au niveau inter-spécifique, les travaux réalisés chez les différentes espèces de Cyprès ont montré que *C. arizonica* ou *C. sempervirens* présentaient une organisation des rameaux le long de l'axe principal très contrastée. L'étude comparée de deux espèces présentant un même phénomène (expression de motifs) avec des modalités d'expression différentes devrait permettre de mieux isoler les différents mécanismes sous-jacents et de comprendre leur enchaînement. En ce sens, une analyse préalable peut permettre de mieux choisir les espèces pour des études comparées d'ordre physiologique, biochimique, génétique…

Suivis de croissance et reconstitution *a posteriori*

Bien que les mesures soient effectuées *a posteriori*, nos résultats montrent que les régularités révélées dans les phénomènes de croissance, de ramification et de floraison permettent souvent de préciser un pas de temps pertinent pour mieux comprendre ces phénomènes. Ces mesures rétrospectives pouvant s'effectuer sur une période relativement courte (par exemple, 15 jours de mesure dans le cas du *Cecropia*), elles permettent conjointement aux analyses statistiques, de définir clairement une échelle de temps pertinente pour comprendre ou mieux caractériser les phénomènes sous-jacents aux organisations observées et ainsi d'optimiser des suivis de croissance souvent coûteux en temps. Cette approche expérimentale est bien sûr directement dépendante de la possibilité de retrouver les cicatrices traduisant les différents événements botaniques, celles-ci s'estompant plus ou moins vite avec le temps.

L'analyse de séquences d'événements botaniques à partir de la reconstitution rétrospective du développement des plantes nous paraît particulièrement intéressante sur des plantes tropicales dans la recherche de marqueurs de croissance annuels. Martinez-Ramos *et al.* (1988) étudient la dynamique de formation de chablis et de régénération de forêts tropicales du Mexique en datant les perturbations par la structure de palmiers de sous-bois (*Astrocaryum mexicanum* Liebm., Arecaceae). Présents en grand nombre, ces palmiers sont courbés par la chute d'un arbre ou d'une grosse branche. Par la suite, l'axe se redresse mais la courbure reste visible pendant de nombreuses années. L'accroissement annuel étant d'une remarquable régularité, ces auteurs ont montré qu'il existait une relation très stable entre la longueur des axes et leur âge si bien qu'en mesurant la longueur de l'axe depuis la courbure, il est possible de dater

précisément le traumatisme. Associées aux phases initiales de successions végétales, les plantes pionnières sont autant de marqueurs potentiels de l'âge d'un chablis pour peu qu'on puisse dater leur âge à partir de leur structure topologique. Au cours de ce travail, nous avons montré que par sa régularité d'expression annuelle du processus de ramification, aussi bien au niveau individuel qu'au niveau du peuplement, *Cecropia obtusa* était également un marqueur simple de l'âge d'une perturbation (l'âge du houppier pouvant s'estimer à partir du nombre d'étages de branches). Quelques études complémentaires permettraient de préciser à quel âge se développe le premier étage de branches. Il est probable que de telles plantes présentant des marqueurs temporels soient nombreuses, mais on ne peut envisager des suivis de croissance exhaustifs sur un grand nombre d'espèces afin de détecter celles représentant une régularité de développement remarquable. Une prospection basée sur une reconstitution rétrospective de la plante, beaucoup plus rapide qu'un suivi de croissance, couplée à l'application des méthodes d'analyse de séquences d'événements, permettrait de prospecter un grand nombre d'espèces pour faire des hypothèses fortes sur leur dynamique de développement et de définir un suivi de croissance adapté pour valider ces hypothèses.

3 Applications potentielles dans le domaine de l'agronomie et de la sélection génétique

Par l'utilisation de chaînes de Markov, nous avons pu caractériser et quantifier une structure *a posteriori*. Cette quantification nous a permis de comparer et de classer des structures différentes. Dans le cadre de ce travail nous avons comparé (*i*) les différents types d'unité de croissance de deux populations d'âges distincts de chêne rouge, (*ii*) différents axes échantillonnés sur un individu de *Cecropia obtusa* et (*iii*) différentes catégories d'axes échantillonnées sur des individus de *Cupressus arizonica* au stade de l'unité architecturale. La possibilité de comparer et de classer différentes structures, par l'utilisation des méthodes de comparaisons de séquences ou de modèles, ouvre de nombreuses applications dans le domaine de l'agronomie et de la sélection génétique. Des premiers travaux se sont particulièrement intéressés aux problématiques d'arboriculture fruitière (Costes et Guédon, 1997, 1998a, 1998b ; Guédon et Costes, 1999 ; Godin *et al.*, 1999). Les variétés fruitières sont souvent classées selon leurs taux de « *floribondité* » qui correspond au nombre moyen de fleurs par nœud ou par mètre ce qui ne prend pas en compte la structure de la répartition des fruits le long d'un axe. Sur le pommier, Guédon et Costes (1999) se sont attachés à caractériser la répartition des différents types de productions axillaires (rameaux florifères et végétatifs) sur différentes variétés. L'utilisation de méthodes d'alignement de séquences a permis à ces auteurs d'étudier la variabilité de la structure pour une variété donnée et les similitudes entre les différentes variétés. Toujours chez le pommier, Godin *et al.* (1999) ont cherché par ces méthodes de modélisation des règles discriminantes sur des descendances provenant du croisement de deux clones de pommier à la répartition des branches très contrastée. Ces auteurs ont montré que l'utilisation de semi-chaînes de Markov cachées

permettait de séparer des sous-populations de descendants par l'étude du caractère agrégé ou dispersé de certains rameaux ce qui n'aurait pas été possible en considérant juste un nombre moyen de rameaux par unité de croissance. Chez le Noyer, Sabatier *et al*. (1998) ont étudié l'effet du porte-greffe sur la croissance de jeunes scions d'un an. Ces travaux ont permis d'une part de caractériser la vigueur des portes-greffes et d'autre part de montrer que la variabilité de la structure ramifiée des tiges est plus importante au sein d'un porte-greffe qu'entre les porte-greffes.
Les méthodes de comparaison de modèles ou de séquences peuvent potentiellement s'appliquer à tous types de traitement : fertilisation, intensité lumineuse, densité de plantation…. et la structure apparaît comme un paramètre discriminant supplémentaire que l'on peut utiliser dans le cadre de problématiques agronomiques (par exemple, évaluation de la biomasse et de la qualité du bois, des fruits…).

Exemple d'application des méthodes employées dans des problématiques de sélection génétique chez le Cyprès

Les résultats obtenus sur le Cyprès au cours de ce travail ouvrent particulièrement de nouvelles perspectives pour les programmes d'amélioration génétique menés sur ce genre. L'amélioration porte essentiellement sur la capacité à résister à différentes maladies comme le chancre (*Seiridium cardinale* ; Panconesi *et al.*, 1999), leur capacité à résister au froid ou à la sécheresse, mais aussi sur la forme de leur houppier en fonction de leur utilisation (arbre pour le reboisement, pour la formation de haies brise-vent, arbres d'ornement ou pare-feu arborés ; Birot, 1986 ; Pichot *et al.*, 1999). Pour ce dernier caractère, trois formes d'arbres sont usuellement identifiées : les arbres à port fastigié, à port horizontal ou à port intermédiaire. On observe une très forte variabilité dans la forme des arbres (Birot, 1986 ; Bouroulet, 1994 ; Barthélémy *et al.*, 1999 ; Grosfeld, 2001). Les critères utilisés afin de caractériser la forme du houppier sont alors des critères globaux tels que la hauteur du houppier, les angles d'insertion des branches, la longueur relative des branches ou la silhouette générale (Goggans et Meier, 1973 ; Santini et Camussi, 2000). Une première étape a été d'évaluer l'héritabilité de ces critères et leurs modalités d'expression en fonction de l'environnement. La méthode employée est alors une étude statistique basée sur une décomposition de la variabilité des caractères de forme sur des dispositifs expérimentaux de comparaison de provenances, de familles ou de clones, ce qui permet d'estimer la part qui revient au milieu de celle qui est d'ordre génétique (Kremer, 1986). Les résultats obtenus lors de ces premiers travaux ont montré que ces caractères avaient une très faible héritabilité ce qui a conduit à la recherche de nouveaux caractères discriminants plus pertinents (Bouroulet, 1994). Des descriptions reposant sur la méthode de l'analyse architecturale ont alors été menés sur *C. sempervirens* (Bouroulet, 1994 Barthélémy et al., 1999 ; Grosfeld, 2001) et *C. arizonica* (Flamant, 1996) dans le but de trouver de nouveaux critères d'appréciation de la forme. Ces travaux ont

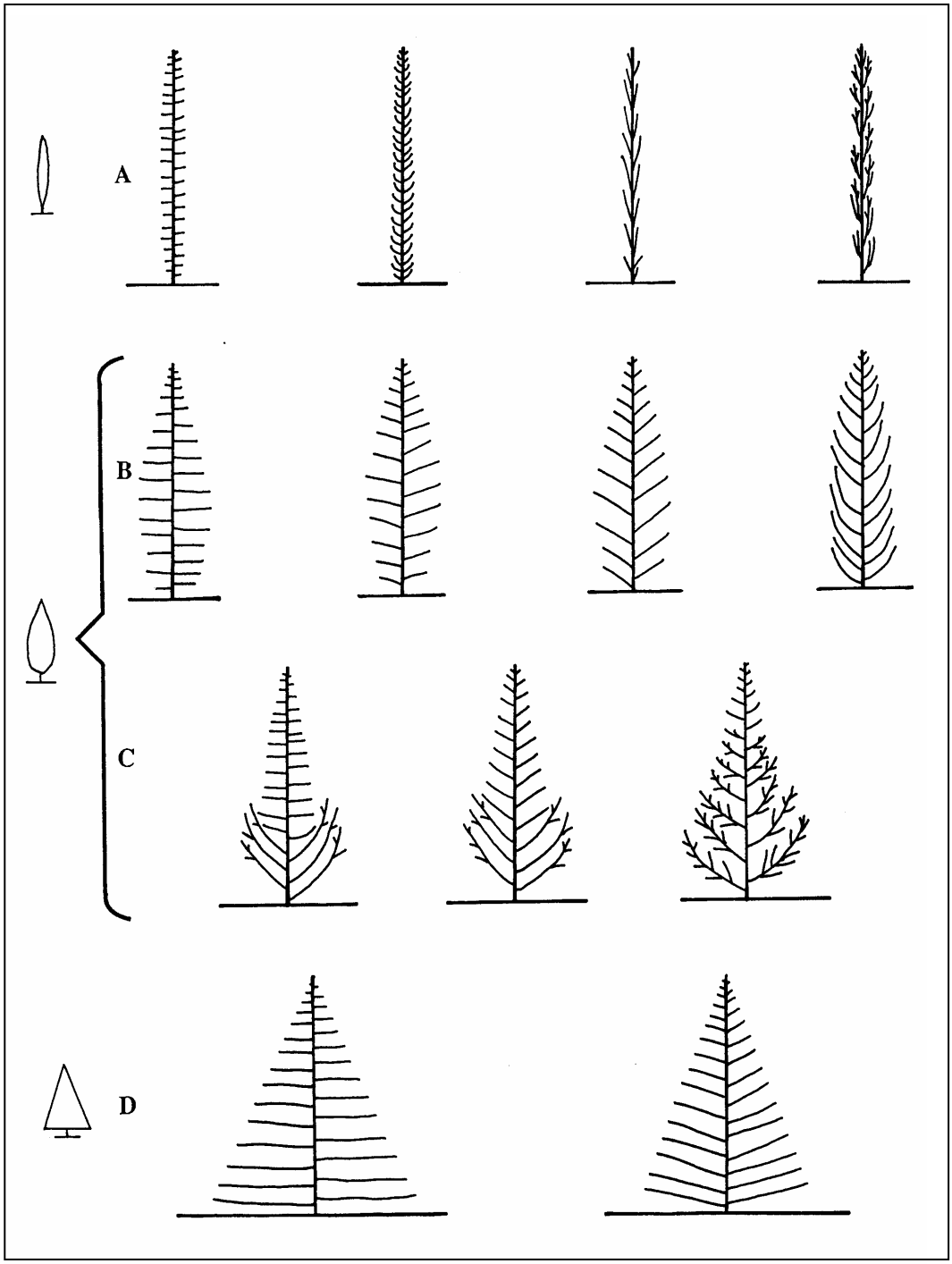


Planche 76. Types architecturaux des formes « fastigiées » (a), « intermédiaire » (b, c) et « horizontales » (d) de *Cupressus sempervirens* (d'après Barthélémy *et al.*, 1999).
Les caractères distinctifs de ces types architecturaux sont : la longueur des branches (comparer **a** gauche et **d**), leur rectitude (**a**, **b** gauche) ou leur redressement (**a**, **b** droite), leur angle d'insertion (**d** gauche, **d** droite), l'homogénéité (**a**, **b**, **d**) ou l'hétérogénéité (**c**) des types de branches pour un même individu, la présence et l'importance du processus de réitération (**a** droite, **c**).

montré qu'il n'existait aucune différence qualitative ni dans l'architecture élémentaire ni dans la séquence de développement architectural entre les différentes formes d'arbre (horizontal, fastigié ou intermédiaire). Ils ont également permis de souligner que ces 3 formes d'arbres usuellement considérées regroupaient en fait plusieurs types architecturaux correspondant à une combinaison de caractères (**pl. 76**) :

- la longueur relative des branches,
- la rectitude ou le redressement des branches,
- l'angle d'insertion des branches,
- l'homogénéité ou l'hétérogénéité des types de branches d'un même individu,
- l'existence et l'importance de la réitération.

Ainsi, la forme intermédiaire peut être divisée en deux groupes architecturaux en fonction de l'hétérogénéité ou de l'homogénéité des branches d'un même individu. L'ensemble des caractères évoqués ci-dessus et responsables de la diversité des formes de houppiers observées ont été proposés comme critères d'appréciation de la forme des arbres dans les problématiques d'étude du phénotype en fonction de l'environnement (Bouroulet, 1994 ; Grosfeld, 2001). Ces paramètres sont pour la plupart géométriques (longueur des branches, angle d'insertion…) ou architecturaux (types de rameaux, présence de réitération). Cependant la disposition des rameaux n'est envisagée dans aucun cas comme caractère discriminant entre les différentes formes d'arbre identifiées. La considération de la structure de la ramification par l'utilisation de chaînes de Markov d'ordre variable et de méthodes de comparaison de modèles pourrait permettre de voir précisément dans quelle mesure la disposition des rameaux le long des axes peut être responsable de la forme globale de l'arbre en regard des critères précédemment évoqués.

Apport des méthodes de comparaison pour les connaissances sur l'architecture des plantes

En architecture végétale, une des problématiques est de pouvoir identifier, parmi la complexité du système aérien des arbres, des structures aux propriétés homologues. Dans un premier temps, cette démarche s'est basée sur des critères qualitatifs, ce qui a débouché sur les concepts de l'unité architecturale et de la réitération. Ces notions qualitatives ont leurs limites. Par exemple, la ramification est qualifiée de diffuse pour toutes les catégories d'axes de l'unité architecturale du Cyprès et n'est donc pas considérée comme un caractère discriminant (Edelin, 1977 ; Barthélémy *et al.*, 1999). Nos résultats montrent que l'organisation de la ramification diffère pourtant d'une catégorie d'axe à une autre. Ces méthodes pourraient permettre de valider et qualifier structurellement les concepts tels que l'intercalation ou la réitération. Des méthodes reposant sur la comparaison d'arborescences,

ou la totalité de l'information structurelle est conservée, sont également en cours de développement (Ferraro, 2000 ; Ferraro et Godin, 2000).

4 Les axes décrits comme une séquence d'unités de croissance ou de pousses annuelles

Des séquences d'entités plus macroscopiques que le métamère, comme par exemple les pousses annuelles successives le long d'un axe peuvent être envisagées. Les questions que l'on peut se poser sont alors : y a-t-il une dépendance d'une année à une autre entre un taux de polycylisme et un taux de floraison ? Peut-on observer des zones correspondant à une succession d'années où par exemple le taux de floraison est plus élevé ? En faisant référence aux hypothèses et aux interprétations biologiques évoquées pour les séquences de métamères dans la partie précédente et au cours de l'interprétation des résultats, nous allons voir ici les différences impliquées par un changement d'échelle dans l'analyse de séquences.

Des séquences construites en prenant comme paramètre d'index la pousse annuelle ont été étudiées au cours de travaux menés chez différentes espèces de Pins (Coudurier *et al.*, 1995 ; Guédon *et al.*, 1999 ; Méredieu, 1998) ou chez le chêne sessile (Heuret, 1998). Par rapport aux séquences construites à partir d'une succession de métamères, ces séquences présentent plusieurs particularités :

- Les pousses annuelles intègrent naturellement plus de variables, ce qui conduit la plupart du temps à la construction de séquences multivariées.
- Les variables considérées sont des variables globales quantitatives telles que la longueur de l'entité, le nombre de nœuds, de branches, de fruits, le nombre d'unités de croissance par pousse annuelle polycyclique… Les intervalles des valeurs que peuvent prendre ces variables sont alors généralement plus étendus que pour les variables considérées pour la construction de séquences de métamères.
- La plupart du temps, les séquences de pousses annuelles présentent une évolution lente et progressive des caractéristiques mesurées qu'on appelle « tendance ». En effet, chez la plupart des arbres, les paramètres tels que la longueur des UC, le taux de ramification ou de polycylisme, augmentent rapidement lors de l'établissement de l'arbre puis décroissent au cours de sa sénescence en exprimant le phénomène de dérive (Barthélémy *et al.*, 1997 ; *cf. partie II, § 2.5*).

En regard de ces caractéristiques, les méthodes statistiques employées reposent sur un principe de décomposition usuellement utilisé pour l'analyse de séries chronologiques (Chatfield, 1996 ; Diggle, 1990). Au travers d'un ensemble de filtres spécifiques, les différentes sources de variation comme la tendance ou les fluctuations locales sont extraites et analysées individuellement (**pl. 77**).

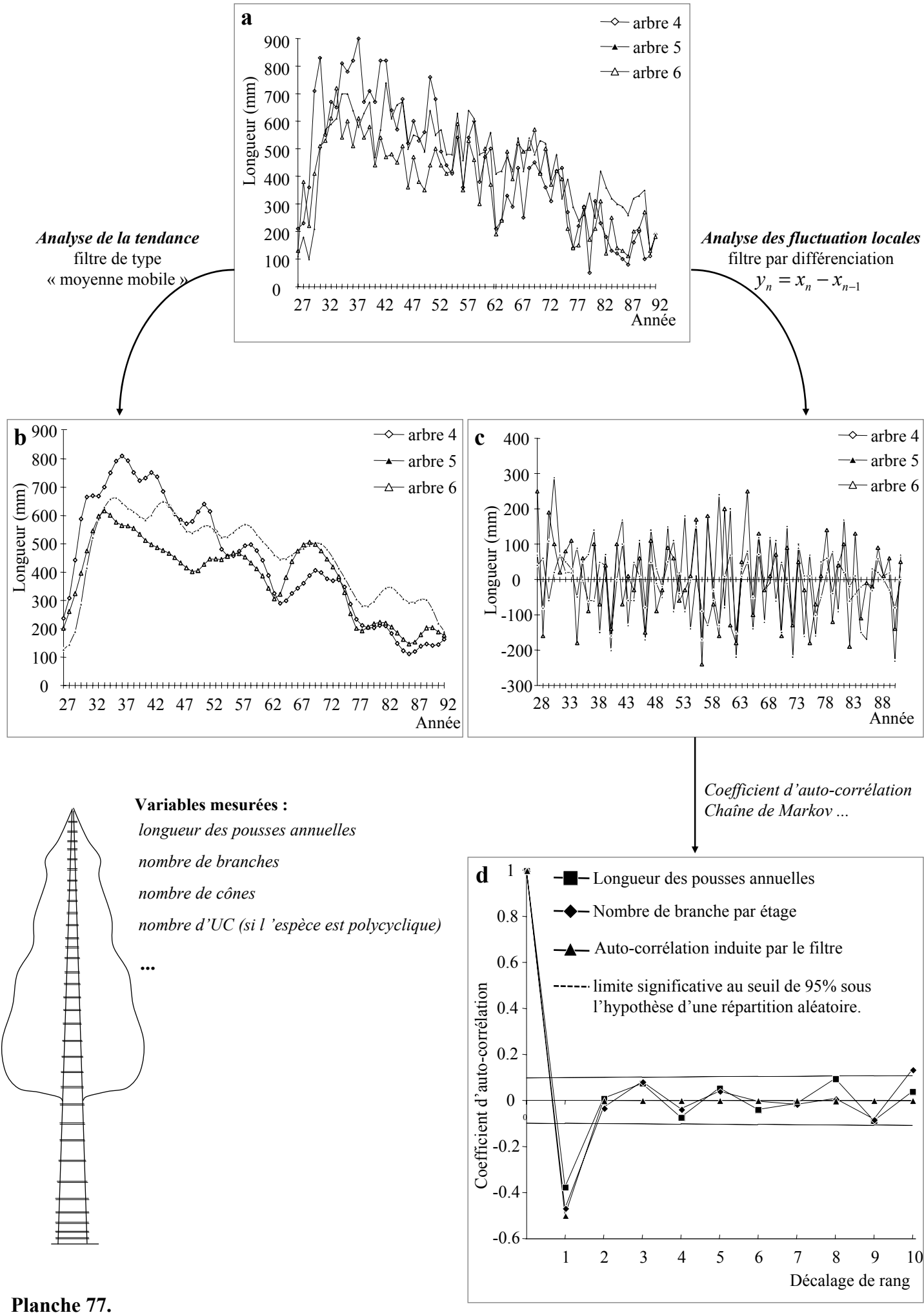

a
arbre 4
arbre 5
arbre 6
Longueur (mm)
Année
Analyse de la tendance
filtre de type
« moyenne mobile »
Analyse des fluctuation locales
filtre par différenciation
$y_n = x_n - x_{n-1}$
b
c
Coefficient d'auto-corrélation
Chaîne de Markov ...
Variables mesurées :
longueur des pousses annuelles
nombre de branches
nombre de cônes
nombre d'UC (si l 'espèce est polycyclique)
...
d
Longueur des pousses annuelles
Nombre de branche par étage
Auto-corrélation induite par le filtre
limite significative au seuil de 95% sous l'hypothèse d'une répartition aléatoire.
Coefficient d'auto-corrélation
Décalage de rang

Planche 77.

La « tendance à long terme » peut s'extraire par des filtres de type « moyenne mobile » (**pl. 77, a**). Cette information est importante dès qu'on veut extrapoler les paramètres de croissance et de ramification pour modéliser le développement d'arbres sur de longues périodes (par exemple, pour la durée de vie d'un arbre). Sur le chêne sessile, les propriétés des pousses annuelles successives du tronc montrent une tendance stationnaire à partir d'une dizaine d'années suivant la germination et jusqu'à l'âge de 30 ans mais présentent une importante variabilité inter-annuelle (Heuret *et al.*, 2000). Sachant cela, l'échantillonnage de pousses annuelles, sans tenir compte du contexte (de la tendance), peut amener à échantillonner des années particulières où la croissance s'éloigne fortement de la tendance si bien qu'une extrapolation linéaire entre des individus d'âges variés (Reffye *et al.*, 1991) peut être fortement déconnectée de la tendance globale.

L'étude des dépendances locales, c'est-à-dire la composante variant rapidement, nécessite d'enlever la tendance afin de travailler sur des séquences « stationnaires ». L'extraction de fluctuations locales peut s'effectuer en générant de nouvelles séquences par différenciation au premier ordre : une nouvelle séquence est générée $\{y_n\}$ à partir de la séquence mesurée $\{x_n\}$ avec $y_n = x_n - x_{n-1}$. Cette dernière opération est généralement suffisante pour éliminer des tendances et atteindre la stationnarité (Guédon *et al.*, 1999 ; **pl. 77, c**). Il est alors possible d'utiliser les fonctions d'auto-corrélation calculées à partir des séquences rendues « stationnaires » ; (Méredieu, 1998 ; Guédon *et al.*, 1999). En dehors d'une auto-corrélation négative d'une année sur l'autre qui correspond à un effet induit de la transformation des séquences $\{x_n\}$ en $\{y_n\}$ (Guédon *et al.*, 2001b ; **pl. 77, d**) aucune dépendance locale significative pour les paramètres de la croissance, de la ramification ou de la floraison n'a pu ainsi être mise en évidence chez le Chêne ou chez le Pin.

Planche 77. Exemple chez le Pin Laricio (*Pinus nigra* Arn. Ssp. *Laricio* (Poiret) Maire, Pinaceae) d'application de méthodes d'analyse de séquences de pousses annuelles (Guédon *et al.*, 1999, 2001b).

(**a**) Longueur des pousses annuelles en fonction de leur année de formation (données brutes).

(**b**) Extraction de la tendance par utilisation de filtre de type « moyenne mobile ».

(**c**) Transformation des séquences par différenciation (extraction de la composante variant à court terme).

(**d**) Analyse des dépendances locales par fonction d'auto-corrélation sur les séquences différenciées.

Les interprétations biologiques qu'on peut retirer de ce genre de résultats sont d'un tout autre ordre que celles faites lorsqu'on considère des successions de métamères. Dans le cas du cyprès par exemple, les dépendances soulignées se font sur quelques nœuds (le motif le plus long isolé au cours de ce travail s'étendant sur 8 nœuds). Ces nœuds successifs se sont mis en place durant une période de temps suffisamment courte pour qu'on considère que cette organisation traduise essentiellement le fonctionnement endogène de l'arbre.
Lorsque l'index est la pousse annuelle, une dépendance sur *n* index intègre d'une part des fluctuations dues au fonctionnement de l'arbre, mais d'autre part les fluctuations dues à la réaction de l'arbre aux variations des conditions extérieures d'une année à l'autre (essentiellement climatiques mais aussi la compétition intra- et interspécifique, les traitements sylvicoles…). Les phénomènes de réaction de l'arbre aux conditions extérieures peuvent être complexes et différés de plusieurs années (Becker *et al.*, 1994) et il est alors difficile, dans l'interprétation biologique de tels types de séquences, d'isoler les effets « endogènes » souvent masqués par les effets d'ordre « exogènes » comme les fluctuations du climat.

Si un certain nombre d'outils statistiques communs (ex : coefficient d'auto- et d'inter-corrélation) peuvent être utilisés dans l'analyse de séquences de métamères ou l'analyse de séquences plus macroscopiques, ces dernières représentent une problématique bien distincte dont les méthodes adéquates de traitements sont en développement. Hormis les variations locales et l'expression d'une tendance, la caractérisation de variations à moyen terme (expression de zones) est au cœur de problématiques diverses comme l'étude de l'alternance de la floraison en liaison avec les dynamiques de croissance et les variations climatiques.

5 Conclusion et perspectives

Au cours de ce travail nous avons montré qu'une approche couplant observations morphologiques et analyse statistique permettait de révéler et de caractériser les liens existant entre la nature d'une production axillaire et sa position sur l'entité porteuse. Plusieurs aspects de cette organisation sont si subtils qu'ils passent le plus souvent inaperçus lors d'une simple observation morphologique ou lors d'utilisation de modèles statistiques basés, par exemple, sur des relations allométriques. La caractérisation de ces structures « cachées » permet de poser alors les bases d'une réflexion sur les mécanismes sous-jacents à leur expression mais aussi de faire le lien avec la forme globale de l'arbre et d'envisager des comparaisons entre différentes entités mesurées (par l'intermédiaire de comparaisons d'espèces, de cultivars …).
La démarche développée au cours de ce travail montre ainsi que l'analyse structurale est porteuse de connaissances sur le fonctionnement et le développement des plantes ce qui ouvre plusieurs perspectives pluridisciplinaires dans divers champs d'applications. Le stade conceptuel et méthodologique atteint permet d'envisager des collaborations à très court terme. On peut par exemple d'ores et déjà envisager un travail commun avec des améliorateurs génétiques visant à étudier l'apport de la prise en compte de la phyllotaxie et de la structure de

ramification chez les cyprès, pour la discrimination de clones ou de provenance ou la recherche de prédicteurs phénotypiques précoce de la forme des arbres.

Par ailleurs, cette thèse a permis de contribuer au développement de nouvelles méthodes d'analyse comme les chaînes de Markov d'ordre variable. L'étude des Cupressaceae a permis d'établir un contexte appliqué pour l'évaluation des moyens de sélection d'arborescences des mémoires et d'en évaluer leurs limites. Les recherches dans cette voie restent cependant à approfondir et devraient déboucher sur une meilleure caractérisation des différents motifs exprimés chez les Cupressaceae et sur une meilleure compréhension de la géométrie qui en découle.

La variabilité de la structure exprimée en fonction de l'espèce est également une piste de recherche à approfondir. La connaissance de cette variabilité est nécessaire pour déterminer un effectif minimum de séquences à mesurer afin de révéler une structure. Cet effectif nécessaire dépend de la nature stationnaire ou non stationnaire des séquences mesurées. Dans la recherche de dépendances locales, celles-ci se calculent d'un nœud à l'autre, et le nombre de cas à partir desquels peuvent se calculer les paramètres d'une chaîne de Markov correspond à la longueur cumulée des séquences. Dans la recherche de zones, c'est le nombre de séquences de l'échantillon qui correspond au nombre de cas à partir desquels vont être estimés les paramètres du modèle. La mise en place de protocoles où un grand nombre de séquences seraient mesurées et l'estimation de modèles sur des sous-échantillons aléatoires (tirés avec ou sans remise) pourrait permettre de mieux évaluer la plasticité des modèles en fonction de la taille de l'échantillon et de l'espèce étudiée. Les temps de calcul liés à ces méthodes de ré-échantillonage posent pour l'instant des problèmes de temps de calcul informatiques. Ces méthodes devraient cependant permettre de spécifier plus clairement un nombre minimum de séquences à mesurer par espèce afin de rendre compte de la structure.

Partie VI

BIBLIOGRAPHIE

ALLEMAND P., 1979. Relations phyllogéniques dans le genre *Cupressus* (Cupressaceae). In : V. Grasso e P. Raddi (Eds), *Il Cipresso Malattie e Difesa*, Seminaire CEE du 23/24 novembre 1979. Florence : Agrimed ; p. 51-57.

ALVAREZ-BUYLLA E.R., MARTINEZ-RAMOS M., 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree – an evaluation of the climax – pioneer paradigm for tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 80 : 275-290.

ARBEZ M., 1987. Les ressources génétiques forestières en France. Tome 1. Paris : INRA/BRG, 236 p.

BAILLAUD J., COURTOT Y., 1955. Corrélations et polarités dans la morphologie d'un Cyprès. *Annales Scientifiques de l'Université de Besançon, Botanique*, 6 : 83-93.

BAILLAUD J., COURTOT Y., 1960. Sur le rythme de la ramification du *Chamaecyparis nootkaensis*. Soc. For. Biol. Rythm. 7e Conférence, Summaries, Siena, 2 p.

BAILLAUD J., COURTOT Y., 1961. Nouvelles remarques sur le rythme de la répartition des rameaux du *Chamaecyparis nootkaensis*. *Annales Scientifiques de l'Université de Besançon, Botanique,* 17 : 63-68.

BALDI P., BRUNAK S., 1988. Bioinformatics : The Machine Learning Approach. Cambridge : (Mass, USA) : MIT Press. 360 p.

BARNOLA P., 1972. Étude expérimentale de la ramification basitone du sureau noir (*Sambucus nigra* L.). *Annales des Sciences Naturelles, Botaniques, 12e série*, XIII : 369-400.

BARRY J.-P., BELIN B., CELLES J.-C., DUBOST D., FAUREL L., HETHENER P., 1970. Essais de monographie du *Cupressus dupreziana* A. Camus, Cyprès endémique du Tassili des Ajjer (Sahara central). *Bulletin de la Société Naturelle de l'Afrique du Nord*, 61(1/2) : 95-178.

BARTHELEMY D., 1988. *Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales : le concept de floraison automatique*. Thèse de Doctorat: U.S.T.L. Montpellier II. 262 p.

BARTHÉLÉMY D., 1991. Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. *Acta Biotheoretica*, 39 : 309-323.

BARTHÉLÉMY D., EDELIN C., HALLÉ F., 1989. Architectural concepts for tropical trees. In : L.B. Holm-Nielsen, I. Nielsen y H. Balslev (Eds.) *Tropical forest : botanical dynamics, speciation and diversity*. Londres (UK): Academic Press ; p. 89-100.

BARTHÉLÉMY D., CARAGLIO Y., COSTES E., 1997. Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique des végétaux. In : J. Bouchon, P. de Reffye, D. Barthélémy (Eds.), *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux. Institut national de la recherche agronomique*. Paris : INRA Editions, Science Update ; p. 89-234.

BARTHÉLÉMY D., GROSFELD J., BOUROULET-HALLARD, F., DUCATILLION C., 1999. Biology, growth and development. In : E. Teissier du Cros (Ed.), *Cypress Handbook*. Florence (Italie): Studio Leonardo ; p. 26-33.

BECKER M., NIEMINEN T.M., GÉRÉMIA F., 1994. Short time variation and long-term changes in oak productivity in northeasten France. The role of climate and atmospheric CO2. *Annales des sciences forestières*, 51 : 477-492.

BELIN-DEPOUX M., SOLANO P.-J., LUBRANO C., ROBIN J.-R., CHOUTEAU P., TOUZET M.-C., 1997. La fonction myrmécophile de *Cecropia obtusa* Trecul (Cecropiaceae) en Guyane française. *Acta Botanica Gallica*, 144(3): 289-313.

BELL A.D., 1991. *Plant Form. An illustrated guide to flowering plant morphology*. Oxford (UK): Oxford University Press. 341 p.

BERG C.C., 1978. Espécies de *Cecropia* da Amazônia Brasileira. *Acta Amazônica,* 8:149-182.

BERTRAND C.-E., 1874. Anatomie comparée de tiges et de feuilles chez les Gnétacées et les conifères. *Annales des Sciences Naturelles*, série 5 (Bot. 20), 1-112.

BETTEFORT, D., 1994. Organogenèse et croissance juvénile du chêne rouge d'Amérique en conditions naturelles (*Quercus rubra* L.). Mémoire d'Ingénieur des Travaux Agricole : Bordeaux. 80 p.

BIROT Y., 1986. Les programmes d'amélioration – Cyprès. Revue forestière française, n° spécial : 146-148.

BLACK T., PHARIS R., REID D., 1980. Ethylene, gibberellins, auxin and apical control of branche angle in conifer, *Cupressus arizonica*. *Planta* 148 : 64-68.

BOUROULET F., 1994. *Contribution à l'étude de la forme du cyprès méditerranéen (Cupressus sempervirens L.) : Variabilité génétique, architecture et modélisation de le croissance et de la ramification*. Thèse de Doctorat : INAPG. 260 p. + annexes.

BOUROULET F., BARTHELEMY D., DUCATILLION C., LIMINIANA J.-C., DE REFFYE P., 1995. Étude de la croissance et de la ramification de différentes formes de Cyprès : *Cupressus sempervirens* L. (Cupressaceae). In : Bouchon J. (Ed), *Architecture des arbres fruitiers et forestiers, Montpellier (FRA), 23-25 Novembre 1993*, Paris : INRA Editions, Les Colloques n° 74 ; p. 254 - 272.

BOYE M., CABAUSSEL G., PERROT Y., 1979. Climatologie. In : *Atlas de la Guyane*. Paris : Coédition CNRS-ORSTOM, Collection des Atlas des Départements d'Outre-Mer.

BRUNEL N., 2001. *Étude du déterminisme de la préséance des bourgeons le long du rameau d'un an chez le pommier (Malus domestica (L.) Borkh.) : approches morphologique, biochimique et moléculaire.* Thèse de Doctorat : université d'Angers. 213 p.

BÜCK-SORLIN G.H., BELL A.D., 2000a. Models of crown architecture in *Quercus petraea* and *Q. robur* : shoot lengths and bud numbers. *Forestry,* 73(1) : 1-19.

BÜCK-SORLIN G.H., BELL A.D., 2000b. Crown architecture in *Quercus petraea* and *Q. robur*, the fate of buds and shoots in relation to age, position and environmental perturbation. *Forestry,* 73(4) : 331-349.

BUGNON F., 1980. Bases fondamentales pour l'étude de la ramification chez les végétaux. Principales modalités de ce phénomène. *Bulletin de la Société Botanique de France, Actualités botaniques*, 127(2) : 5-14.

BÜHLMANN P., WYNER A.J., 1999. Variable length Markov chains. *Annals of Statistics*, 27 : 480-513.

BURNHAM K.P., ANDERSON D.R., 1998. *Model Selection and Inference. A Practical Information – Theoretic Approach*. New York : Springer.

CABANETTES A., COURDIER F., MEREDIEU C., TRICHET P., 1995. Facteurs et expression du polycyclisme juvénile chez le chêne rouge d'Amérique (*Quercus rubra* L.) planté en condition naturelles. *Annales des Sciences Forestières,* 52: 489-506.

CAMEFORT H., 1950. Anomalies foliaires et variations phyllotaxiques chez les plantules de *Cupressus sempervirens*. *Rev. Gen. Bot*., 57 : 348-372.

CAMEFORT H., 1951. Variations phyllotaxiques chez les plantules de quelques espèces de Cyprès. *C.R. Académie des Sciences de Paris*, 232 : 174-176.

CAMEFORT H., 1953. Évolution de la phyllotaxie et de la taille du point végétatif de *Cupressus macrocarpa* , pendant les trois premières années de son développement. *Académie des Sciences de Paris*, 236 : 847-849.

CAMEFORT H., 1956. Structure de l'apex caulinaire des Gymnospermes. *Ann. Biol*., 32 : 401-416.

CARAGLIO Y., BARTHELEMY D., 1997. Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires. In : J. Bouchon, P. de Reffye, D. Barthélémy (Eds.), *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux. Institut national de la recherche agronomique*. Paris : INRA Editions, Science Update ; p. 11-87.

CHAAR H., COLIN F., LEBORGNE G., 1997. Artificial defoliation, decapitation of the terminal bud and removal of the apical tip of the shoot in sessile oak seedlings and consequences on subsequent growth. *Canadian Journal of Forest Research,* 27: 1614-1621.

CHAMPAGNAT P., 1947. Les principes généraux de la ramification des végétaux ligneux. *Revue Horticole*, 2143 : 335-341.

CHAMPAGNAT P., 1954. Recherches sur les "rameaux anticipés" des végétaux ligneux. *Revue de Cytologie et de Biologie Végétale*, 15 : 1-54.

CHAMPAGNAT P., 1965. Physiologie de la croissance et de l'inhibition des bourgeons : Dominance apicale et phénomènes analogues. *Encyclopedia of Plant Physiology*, 15(1): 1106-1171.

CHAMPAGNAT P., 1975. Introduction à l'étude des complexes de corrélation. *Revue de Cytologie et de Biologie Végétale*, 37 : 175-208.

CHAMPAGNAT P., BARNOLA P., LAVARENNE S., 1986. Quelques modalités de la croissance rythmique endogène des tiges chez les végétaux ligneux. In : Edelin C. (Ed.), *L'Arbre*, Comptes rendus du Colloque International sur l'Arbre, Montpellier, 9-14 Septembre 1985. *Naturalia Monspeliensia*, (n° hors série) ; 279-302.

CHATFIELD C., 1996. *The Analysis of Time Series : An Introduction*. 5th Edn. London : Chapman & Hall.

CLINE M.G., 1997. Concepts and terminology of apical dominance. *American Journal of Botany* 84(9) : 1064-1069.

CLINE M.G., 2000. Execution of the auxin replacement apical dominance experiment in temperate woody species. *American Journal of Botany*, 87: 182-190.

COLLET C., COLIN F., BERNIER F., 1997. Height growth, shoot elongation and branch development of young *Quercus petraea* grown under different levels of resource availability. *Annales des Sciences Forestières,* 54 : 65-81.

COLLIN P., BADOT P.M., MILLET B., 1996. Croissance rythmique et développement du chêne rouge d'Amérique, *Quercus rubra* L., cultivé en conditions contrôlées. *Annales des Sciences Forestières*, 53 : 1059-1069.

COOK N.C, BELLSTEDT D.U, JACOBS G., 2001. Endogenous cytokinin distribution patterns at budburst in Granny Smith and Braeburn apple shoots in relation to bud growth. *Scientia Horticulturae*, 87 : 53-63.

COSTES E., LAURI P.-E., GUEDON Y., DE REFFYE P., 1993. Modelling growth of peach tree by renewal theory. *Acta Horticulturae,* 349(1/2) : 253-258.

COSTES E., GUÉDON Y., 1997. Modelling the sylleptic branching on one-year-old trunks of apple cultivars. *Journal of the American Society for Horticultural Science,* 122(1): 53-62.

COSTES E., GUÉDON Y., 1998a. Analyse et modélisation de la répartition des rameaux axillaires et des floraisons chez les arbres fruitiers. In : *Architecture et Modélisation en Arboriculture Fruitière*, 11ème colloque sur les recherches fruitières INRA-CTIFL, 5-6 mars 1998, Montpellier ; p 56-65.

COSTES E., GUEDON Y., 1998b. Analyse de la répartition des rameaux axillaires chez de jeunes scions de pommiers. In : *Architecture et Modélisation en Arboriculture Fruitière*, 11ème colloque sur les recherches fruitières INRA-CTIFL, 5-6 mars 1998, Montpellier ; p 66-74.

COUDURIER T., BARTHELEMY D., CHANSON B., COURDIER F., LOUP C., 1995. Premiers résultats sur la modélisation du Pin maritime, *Pinus pinaster* Ait. (Pinaceae). In : Bouchon J. (Ed.), *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*, Montpellier (FRA), 23-25 Novembre 1993. Paris : INRA Editions, Les Colloques n° 74 ; p. 306-321.

COURTOT Y., BAILLAUD L., 1961a. Remarques sur les bourgeons d'un *Cupressus*. *Bulletin de la Société Française de Physiologie Végétale*, 7 : 96-97.

COURTOT Y., BAILLAUD L., 1961b. Sur la ramification d'un *Cupressus*. *Annales Scientifiques de l'Université de Besançon, Botanique*, 17 : 69-72.

CRABBE J., 1984. Vegetative vigor control over location and fate of flower buds in fruit trees. *Acta Horticulturae*, 149 : 55-63.

DAGUILLON A., 1899. Observations morphologiques sur les feuilles des Cupresinées. *Revue Générale de Botanique*, 11 : 168-205.

DAVIS R.B., 1970. Seasonal differences in internodal lengths in *Cecropia* trees; a suggested method for measurement of past growth in height. *Turrialba*, 20 : 100-104.

DEBAZAC E.F., 1964. *Manuel des conifères*. Gap : Imprimerie Louis-Jean. 172 p.

DICKSON R.E., 1994. Croissance en hauteur et polycyclisme chez le chêne rouge. In : J. Timbal, A. Kremer, N. Le Goff, G. Nepveu (eds.), *Le chêne rouge d'Amérique*. Paris : INRA Editions; p. 131-140.

DIGGLE, P.J., 1990. *Time Series : A Biostatistical Introduction*. Oxford : Oxford University Press.

DOUADY S., COUDERC Y., 1996a. Phyllotaxis as a dynamical self organizing process. Part I : The spiral modes resulting from time-periodic iterations. *Journal of Theoretical Biology*, 178 : 255-274.

DOUADY S., COUDERC Y., 1996b. Phyllotaxis as a dynamical self organizing process. Part II : The spontaneaous formation of a periodicity and the coexistence of spiral and whorled patterns. *Journal of Theoretical Biology,* 178 : 275-294.

DOUADY S., COUDERC Y., 1996c. Phyllotaxis as a dynamical self organizing process. Part III : The simulation of the transient regimes of ontogeny. *Journal of Theoretical Biology,* 178 : 295-312.

DRENOU C., 1994. *Approche architecturale de la sénescence des arbres. Le cas de quelques angiospermes tempérées et tropicales*. Thèse de Doctorat : U.S.T.L Montpellier II. 261 p.

DUCATILLON C., BOUROULET F., BARTHELEMY D., 1995. Premières observations sur la variabilité architecturale de jeunes individus de *Cupressus sempervirens* L. (Cupressaceae). In : Bouchon J. (Ed.), *Architecture des arbres fruitiers et forestiers, Montpellier (FRA), 23-25 Novembre 1993.* Paris : INRA Editions, Les Colloques n°74 ; p. 238 -251.

DUCREY M., BROFAS G., ANDREOLI C., RADDI P., 1999. Le genre *Cupressus*. In : E. Teissier du Cros (Ed.), *Cypress Handbook*. Florence (Italie) : Studio Leonardo ; p. 9-26.

DURBIN R., EDDY S.R., KROGH A., MITCHISON G.J., 1998. *Biological Sequences Analysis : Probabilistic Models of Proteins and Nucleic Acids*. Cambridge (UK) : Cambridge University Press. 368 p.

EDELIN C., 1977. *Images de l'architecture des conifères*. Thèse de Doctorat : USTL, Montpellier II. 255 p.

EDELIN C., 1984. *L'architecture monopodiale : l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale*. Thèse de Doctorat d'Etat : USTL, Montpellier II. 258 p.

EDELIN C., 1993. Aspects morphologiques de la croissance rythmique chez les arbres tropicaux. In : *Le rythme de croissance, base de l'organisation temporelle de l'arbre*, Comptes rendu du Séminaire du Groupe d'Etude de l'Arbre, Angers, 25-26 mars 1993 ; p. 13-23.

EMBERGER L., 1960. *Les végétaux vasculaires. Tome II du traité de Botanique Systématique, Chadefaud M. et Emberger L.* Paris : Masson. 1540 p.

FERRE (de) Y., 1942. Cotylédons et évolution chez les Cupressinées. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 77 : 145-160.

FERRARO P., 2000. *Méthode algorithmiques de comparaison d'arborescences. Applications à la comparaison de l'architecture des plantes.* Thèse Doctorat Informatique, Institut National Polytechnique, Toulouse, France, 171 p.

FERRARO P., GODIN C., 2000. A distance measure between plant architectures. *Annals of Forest Science*, 57 (5/6) : 445-461.

FLAMANT A.-C., 1996. *Etude de la variabilité architecturale de Cupressus arizonica Greene (Cupressaceae)*. Mémoire de D.E.A. de Biologie forestière : Université Nancy I. 20 p.

FLEMING T.H., WILLIAMS C.F., 1990. Phenology, seed dispersal, and recruitment in *Cecropia peltata* (Moraceae) in Costa Rican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology*, 6 : 163-178.

FONTAINE, F., CHAAR H., COLIN F., CLEMENT C., BURRUS M., DRUELLE J.-L., 1999. Preformation and neoformation of growth units on 3-year-old seedlings of Quercus petraeae. *Canadian Journal of Botany*, 77 : 1623-1631.

FOURNIER D., COSTES E., GUEDON Y., 1998a. Analyse de la floraison le long de rameaux fructifère chez les *prunus*. In : *Architecture et Modélisation en Arboriculture Fruitière*, 11ème colloque sur les recherches fruitières INRA-CTIFL, 5-6 mars 1998, Montpellier.; p 85-96.

FOURNIER D, COSTES E AND GUÉDON Y., 1998b. A comparison of different fruiting shoots of peach shoots, *Acta Horticulturae*, 465 : 557-565.

FOURNIER D., COSTES E., KELNER J.J., FERRIERE N., 2001. Contribution à l'étude des anomalies florales de l'abricotier. In : *Première rencontres d'Ecophysiologie de l'Arbre*, Ecole Thématique, Autrans, Janvier 2001.

FRANKIES G.W., BAKER H.G., OPLER P.A., 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology,* 62 : 881-919.

FULFORD R.M., 1965. The morphogenesis of apple buds ; I. The activity of the apical meristem. *Annals of Botany*, 29 : 167-180.

GATIN C.-L., 1924. *Dictionnaire de botanique*. Paris : Lechevalier Editeur. 847 p.

GILL A.M., 1971. The formation, growth and fate of buds of *Fraxinus americana* L. in Central Mass. *Harvard Forest Paper*, 20 : 1-16.

GODIN C., 1998. Le codage des plantes utilisé dans AMAPmod. Document de travail du programme de Modélisation des plantes N° 3-98. Montpellier : Cirad. 21 p.

GODIN C., COSTES E., CARAGLIO Y., 1997a. Exploring plant topological structure with the AMAPmod software: an outline. *Silva Fennica,* 31(3) : 355-366.

GODIN C., GUÉDON Y., COSTES E., CARAGLIO Y., 1997b. Measuring and analyzing plants with AMAP-mod software. In: Michalewicz [ed.], *Advances in computational life sciences I: Plants to ecosystems*. Melbourne (AUS) : CSIRO ; p. 63-94.

GODIN C., CARAGLIO Y., 1998. A multiscale model of plant topological structures. *Journal of Theoretical Biology*, 191 : 1-46.

GODIN C., GUÉDON Y., COSTES E., 1999. Exploration of plant architecture databases with the AMAPmod software illustrated on an apple-tree hybrid family. *Agronomie*, 19(3/4) : 163-184.

GOGGANS J.F., MEIER R.J., 1973. Heritabilities of Growth and Grown Characteristics of Arizona Cypress. *Silva Genetica*, 22 : 5-6.

GREEN P.B, LANG J.M., 1981. Toward a biophysical theory of organogenesis : birefringence observations on regenerating leaves in the succulent *Graptopetalum paraguayensense* F. Walther. *Planta*, 151 : 413-426.

GROSFELD J., 2001. *Analisis de la variabilidad morfologica y arquitectural de Austrocedrus chilensis (D.Don) Pic. Serm. Et Bizzarri, Fitzroya cupressoides (Molina) I. M. Johnst., Pilgerodendron uviferum (D. Don) Florin y Cupressus sempervirens L. (Cupressaceae)*. Tesis : Universidad Nacional des Comahue ; Centro Regional Universitario Bariloche (Argentine). 298 p.

GUÉDON Y., 1998. Hidden semi-Markov chains: a new tool for analyzing nonstationary discrete sequences. In: J. Janssen and N. Limnios (Eds), *2nd International Symposium on Semi-Markov models: theory and applications*, Compiègne, France 09-11/12/1998. Compiègne : Université de Technologie ; p. 1-7.

GUÉDON Y., 1999. Computational methods for discrete hidden semi-Markov chains. *Applied Stochastic Models in Business and Industry*, 15 : 195-224.

GUÉDON Y., COSTES E., 1999. A statistical approach for analyzing sequences in fruit tree architecture. In : Wagenmakers, P. S., Van der Werf, W. & Blaise, Ph., (Eds) *Proceedings of Fifth Research and Orchard Management*, Wageningen, The Netherlands. *Acta Horticulturae*, 499 : 281-288.

GUÉDON Y., BARTHÉLÉMY, D., CARAGLIO, Y., 1999. Analyzing spatial structures in forest tree architectures. In: A. Amaro and M. Torné (eds.), Empirical and process-based models for forest tree and stand growth simulation. Oeiras, Portugal, 21-27 September 1997. Portugal : Salamandra Ed. ; p. 23-42

GUÉDON Y., BARTHÉLÉMY D., CARAGLIO Y., COSTES E., 2001a. Pattern analysis in branching and axillary flowering sequences. *Journal of Theoritical Biology*. 212(4) : 481-520.

GUÉDON Y., BARTHÉLÉMY D., CARAGLIO Y., COSTES E., 2001b. Botanical sequence analysis : a computaional and statistical approach to plant architecture. Technical Report CIRAD, Programme Modélisation des Plantes.

GUÉDON Y., COSTES E., HEURET P. Comparison methods for branching and axillary flowering sequences extracted from plant architecture. En préparation.

GUERARD N., 1996. Influence de la compétition herbacée sur la croissance et l'architecture de jeunes chênes rouges d'Amérique (*Quercus rubra* L., Fagaceae) en plantation. Mémoire de DEA de Biologie Forestière : Université de Nancy I. 21 p.

GUERARD N., BARTHELEMY D., CABANETTES A., COURDIER F., TRICHET P., WILLM J., 2001. Influence de la compétition herbacée sur la croissance et l'architecture de jeunes chênes rouges d'Amérique (*Quercus rubra* L., Fagaceae) en plantation. *Annals of Forest Sciences,* 58 : 395-410.

GUTTORP P., 1995. *Stochastic Modelling of Scientific Data*. London : Chapman & Hall. 372 p.

HALLE F., 1999. *Éloge de la plante. Pour une nouvelle biologie*. Paris : Editions du Seuil. 341 p.

HALLE F., MARTIN R., 1968. Etude de la croissance rythmique chez l'Hevea (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg. Euphorbiacées-Crotonoidées). *Adansonia*, 8(4) : 475-503.

HALLÉ F., OLDEMAN R.A.A., 1970. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Paris : Masson. 178 p.

HALLÉ F., OLDEMAN R.A.A., TOMLINSON P.B., 1978. *Tropical trees and forests*. Berlin : Springer Verlag. 441 p.

HAMES R., 1980. *Etude sur le Cyprès*. INRA Station Recherche Avignon, 75 p.

HARMER R., 1991. The effect of Bud Position on Branch Growth and Bud Abscission in *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. *Annals of botany,* 67 : 463-468.

HARMER R., 1993. Branching in young clonal oak. *Annales des Sciences Forestières* 50(suppl.1) : 399-402.

HARMER R., BAKER C., 1995. An evaluation of decapitation as a method for selecting clonal *Quercus petraea* (Matt) Liebl with different branching intensities. *Annales des Sciences Forestières,* 52 : 89-102.

HARRY, D.E., 1987. Shoot elongation and growth plasticity in incense-cedar. *Canadian Journal of Forest Research*, 17 : 484-489.

HEURET P., 1998. *Analyse des composantes de la croissance en hauteur et de la formation du tronc chez le chêne sessile (Quercus petraea (Matt.) Liebl., Fagaceae)*. Mémoire de DEA : Université de Nancy I. 20 p.

HEURET P., BARTHELEMY 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.

HICKEL R., 1905. Variations du type chez les Cupressinées. La feuille des jeunes Naturalistes, 422(4e série) : 17-22.

HOFMEISTER W., 1868. Allgemaine Morphologie des Gewächse. *Handbuch der Physiologischen Botanik,* 1 : 405-664.

JAY-ALLEMAND C., BARTHÉLÉMY D., SABATIER S., BRUANT B., 1995. Gradients morphologiques et biochimiques chez un noyer hybride (Juglans nigra x Juglans regia). In : Bouchon J. (Ed.), *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*, Montpellier (FRA), 23-25 Novembre 1993. Paris : INRA Editions, Les Colloques n° 74 ; p. 125-138.

JOUBERT A., BUROLLET P. A., 1934. Biologie et rôle forestier des Cyprès. *Revue des Eaux et Forêts* (fev./mars/ avr.) : 3-30.

JOURDAN C., REY H., GUÉDON Y., 1995a. Modelling of the branching process of the root system of young oil palm seedling. A Markovian approach. In : F. Baluška *et al.* (eds.), *Structure and Function of Roots*. Netherlands : Kluwer Academic Publishers. p. 113-119.

JOURDAN C., REY H., GUÉDON Y., 1995b. Architectural analysis and modelling of the branching process of the young oil-palm root system. *Plant and Soil*, 177 : 63-72.

JUANG B.-H., RABINIER L.R., 1985. A probabilistic distance measure for hidden Markov models. *AT&T Technical Journal,* 64(2), 391-408.

KREMER A., 1986. Les variations d'expression du genotype (corrélation juvénile-adulte et interaction génotype x milieu). Approche quantitative et explicative. Revue forestière française, n° spécial : 40-47.

LAUBENFELS (de) D.J., 1953. The external morphology of coniferous leaves. *Phytomorphology*, 3(1/2) : 1-20.

LAURI P.-E., 1988. *Le mouvement morphogénétique, approche morphométrique et restitution graphique. L'exemple de quelques plantes tropicales*. Thèse de Doctorat : U.S.T.L. Montpellier II, France. 282 p.

LAURI P.-E., COSTES, E., 1998. Processus de croissance et ramification anticipée chez le Pêcher (*Prunus persica* (L.) Batsch). In: Bouchon J. (Ed.), *Architecture des arbres fruitiers et forestiers, Montpellier (FRA), 23-25 Novembre 1993*. Paris : INRA Edition, Les Colloques n° 74 ; p. 61 - 67.

LYNDON R.F. 1998. *The shoot apical meristem. Its growth and development*. Cambridge (UK): Cambridge University Press. 277 p.

MACDONALD I.L., ZUCHINI W., 1997. *Hidden Markov and Other Models for Discrete-valued Time Series*. London : Chapman & Hall. 256 p.

MCLACHLAN G.J., KRISHAN T., 1997. *The EM algorithm and Extensions*. New York : Wiley. 274 p.

MARTINEZ-RAMOS M., ALVAREZ-BUYLLA E., SARUKHAN J., PINERO D., 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 76 : 700-716.

MAZUREK A. 1996. *Analyse de la croissance et de la ramification de jeunes Cupressus dupreziana A. Camus élevés en pépinière*. Mémoire de Licence de Physiologie végétale : USTL Montpellier II. 24 p.

MENG HORN C., CHAMPAGNAT P., BARNOLA P., LAVARENNE S., 1975. L'axe caulinaire, facteurs de préséance entre bourgeons sur le rameau de l'année du *Rahmus frangula* L. *Physiologie Végétale*, 13(3) : 335-348.

MEREDIEU C., 1994. *Influence de l'hétérogénéité d'un sol agricole sur la croissance du chêne rouge (Quercus rubra L.)*. Mémoire de DEA Ecosystèmes continentaux arides, méditerranéens et montagnards : Université Aix-Marseille II. 30p. + annexes.

MEREDIEU C., 1998. *Croissance et branchaison du Pin Laricio (Pinus nigra* Arn. *ssp.* laricio *(Poiret) Maire) : élaboration et évaluation d'un système de modèles pour la prévision de caractéristiques des arbres et du bois*. Thèse de doctorat : Université Claude Bernard Lyon I. 238 p. + annexes.

MIALET I., DOUMAS P., BONNET-MASIMBERT M., CHANTELOUP G., 1995. Modélisation de l'influence des dibérellines GA4/7 sur la floraison de Pseudotsuga menziesii Mirb. Franco. In : Bouchon J. (Ed.), *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*, Montpellier (FRA), 23-25 Novembre 1993. Paris : INRA Editions, Les Colloques n° 74 ; p. 139-155.

MILTON K. 1991. Leaf change and fruit production in six neotropical Moraceae species. *Journal of Ecology*, 79 : 1-26.

NEPVEU G., 1994. Qualités, défauts et utilisations du bois de chêne rouge. Comparaison avec les chênes indigènes ; effets de la sylviculture, du milieu et des facteurs génétiques. In : Timbal J., Kremer A., Le Goff N., Nepveu G (Eds), *Le chêne rouge d'Amérique*. Paris : INR Editions ; p. 287-347.

NICOLINI E., 1997. *Approche morphologique du développement du Hêtre Fagus sylvatica* L. Thèse de Doctorat : USTL, Montpellier. 185 p.

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., BARTHÉLÉMY D., HEURET P., 2000. Le développement architectural de jeunes chênes sessiles, *Quercus petraea* (Matt.) *Liebl*. (*Fagaceae*) croissants sous des couverts forestiers de densité différentes. *Canadian Journal of Botany,* 78: 1531-1544.

NOUGAREDE A., 2001. Le méristème caulinaire des Angiospermes : nouveaux outils, nouvelles interprétations. *Acta Botanica Gallica*, 148(1) : 3-77.

NOZERAN R., NEVILLE P., 1974. Morphogenèse des feuilles et des bourgeons : résultante d'interactions multiples. *Revue de Cytologie et Biologie Végétale*, 37 : 217-242.

OLDEMAN R.A.A., 1974. *L'architecture de la forêt guyanaise*. Paris : ORSTOM, Mémoire n°73. 204 p.

PANCONESI A., RADDI P., ANDRÉOLI C., RAMOS P., XENOPOULOS S., CAETANO F., PINTO-GANHÃO J., 1999. Maladies. In : E. Teissier du Cros (Ed.), *Cypress Handbook*. Florence (Italie): Studio Leonardo ; p. 55-73.

PICHOT C., SOTIRIS X., RADDI P., PAPAGEORGIOU A, FADY B., ANDRÉOLI C., PANCONESI A.; 1999. Choix du matériel de reproduction. In : E. Teissier du Cros (Ed.), *Cypress Handbook*. Florence (Italie): Studio Leonardo ; p. 35-43.

PILLAI S.K., 1963. Structure and seasonal study of the shoot apex of some *Cupressus* species. *The New Physiologist*, 62(3) : 335-341.

PORITZ A.B., 1988. Hidden Markov models : A guided tour. In : *Proceeding of the international Conference on Acoustics, Speech and Signal Processing*, New York ; p. 7-13.

PRÉVOST M.-F., 1967. Architecture de quelques Apocynaceae ligneuses. *Bulletin de la Société Botanique de France,* 114 : 24-36.

PUNTIERI J., BARTHELEMY D., MARTINEZ P., RAFFAELE E., BRION C., 1998. Annual-shoot growth and branching patterns in *Nothofagus dombeyi* (Fagaceae). *Canadian Journal of Botany*, 76(1) : 673-685.

RABINER L.R., 1989. A tutorial on hidden Markov models and selected applications in speech recognition. *Proceedings IEEE,* 77 : 257-285.

RACIBORSKI M., 1901. Ueber die Verzweiging. *Annales du Jardin Botanique du Buitenzorg*, 2ème série, 17(2) : 1-67.

RAGEAU R., 1982. Etude expérimentale des lois d'action de la température sur le croissance des bourgeons floraux du pêcher (*Prunus persica* L. Batsch) pendant la postdormance. C.R. Académie d'Agriculture de France, 9 : 709-718.

RAIMBAULT P., 1998. *L'hypotonie, mécanisme de sélection des axes, du méristème à l'architecture de l'arbre entier, chez l'érable sycomore Acer pseudoplatanus*. Thèse de Doctorat : université d'Angers. 248 p.

RAUH W., 1939. Uber Gesetmässigkeit der Verzwigung und deren Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. *Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft*, 52 : 86-111.

REMPHREY W.R., DAVIDSON C.G., 1991. Spatiotemporal distribution of epicormic shoots and their architecture in branches of *Fraxinus pennsylvanica*. *Canadian Journal of Forest Research*, 22 : 336-340.

REFFYE (de) P., DINOUARD P., BARTHELEMY D., 1991. Modélisation et simulation de l'architecture de l'Orme du Japon *Zelkova serrata* (Thunb.) Makino (Ulmaceae) : la notion d'axe de référence. In : Edelin C. (Ed.), *L'Arbre. Biologie et Développement,* 2ème Colloque International de l'Arbre, Montpellier, 9-14 septembre1990. *Naturalia Monspeliensa* (n° hors serie), p. 251-266.

REFFYE (de) P, BARTHELEMY D., BLAISE F., HOULLIER F. *La botanique*., Paris : Vuibert, Collection Imagiques. (en préparation).

ROGAN, P.G., SMITH, D.L., 1975. The effect of temperature and nitrogen level on the morphology of *Agropyron repens* (L.) Beauv. *Weed Research,* 15 : 93-99.

RON D., SINGER Y., TISHBY N., 1996. The power of amnesia : learning probabilistic automata with variable memory length. *Machine Learning*, 25 : 117-149.

ROUANE P., 1968. Ramification des Cupressacées. *C. R. Académie des Sciences Paris, Serie D*, 226 : 764-766.

ROUANE P., 1973. *Etude comparée de la répartition des ramifications au cours de l'ontogenèse de quelques Cupressacées*. Thèse de Doctorat : Laboratoire Forestier de Toulouse. 277 p.

ROUANE P., 1979. Croissance des rameaux et différenciation chez *Chamaecyparis lawsoniana* (A. Murr.) Parl. (Cupressaceae). *Bulletin de la Société Botanique de France, Actualités botaniques*, 3 : 133-137.

SABATIER S., 1999. *Variabilité morphologique et architecturale de deux espèces de noyers : Juglans regia L. et Juglans nigra L. et de deux noyers hybrides interspécifiques.* Thèse de Doctorat Biologie des organismes : Université de Montpellier II. 140 p.

SABATIER S., DUCOUSSO I., GUEDON Y., BARTHELEMY D., GERMAIN E., 1998. Structure de scions d'un an de Noyer commun, *Juglans regia* variété Lara, greffés sur trois porte-greffe (*Juglans nigra*, *J. regia*, *J.nigra x J. regia*). Dans : Architecture et Modélisation en Arboriculture Fruitière, 11ème colloque sur les recherches fruitières INRA-CTIFL, 5-6 mars 1998, Montpellier ; p. 75-84.

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(3): 387-392.

SACHS J., 1874. *Traité de botanique, conforme à l'état présent de la science*. Traduit par Van Tieghem. Paris : Librairie F. Savy. 1120 p.

SANKOFF D., KRUSKAL J.B. (Eds), 1999. *Time warps, string edits and macro-molecules : the theory and practice of sequence comparison.* Stanford (CA USA) : CSLI Publications, Series The theory and practice of sequence comparison. 382 p.

SANTINI A., CAMUSSI A., 2000. The environmental effect on crown shape of common cypress clones in the Mediterranean countries. *Annals of Forest Science*, 57(3) : 277-286.

SAPORTA G., 1990. *Probabilités, analyse des données et statistique*. Paris : Technip Editions. 493 p.

SARRAILH J.-M. 1992. Les pluies sur ECEREX de 1981 à 1991. Report, CIRAD-CTFT, Kourou.

SNOW M., SNOW R., 1962. Minimum area and leaf determination. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences,* 139 : 545-566.

SPOSITO T.C., 1999. *Tamanho, forma, alometria e crescimento em algumas espécies de Cecropia (Cecropiaceae) do Brasil*. Thesis : Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, Brasil.

SPOSITO T.C., SANTOS F.A.M., 2001*a*. Architectural patterns of eight *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. *Flora*, 196: 1122 (1-12).

SPOSITO T.C., SANTOS F.A.M., 2001*b*. Scaling of stem and crown in eight *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. *American Journal of Botany*, 88(5) : 989-949.

TAMAS I., 1987. *Hormonal regulation of apical dominance*. *In* P. Davies (Ed.), Plant hormones and their role in plant growth and development, 393-410. Martinus Nijhoff, Boston, MA.

TIMBAL J., BARTOLI M., BUFFET M., 1994. Introduction et utilisation en reboisement du chêne rouge en France. In : Timbal J., Kremer A., Le Goff N., Nepveu G (Eds.), *Le chêne rouge d'Amérique*. Paris : INRA Editions ; p. 11-24.

TOUZET M. C., 1993. Biologie des *Cecropia* guyanais. Comportement des espèces myrmécophiles et non myrmécophiles dans le milieu naturel. Mémoire de DEA : Université P. et M. Curie Paris. 32 p.

TRECUL M.-A. 1847. Sur les Artocarpées. Tribus 1–Conocephaleae. *Cecropia* Linn. *Annales des Sciences Naturelles – Botanique,* 38 : 78-85.

TROLL W. 1937. *Vergleinchende Morphologie der höheren Pflanzen*. Berlin (ALL) : Borntraeger. 2736 p.

VERA C., 2001. *Sélection de l'arborescence des mémoires d'une chaîne de Markov d'ordre variable.* Mémoire de DEA de Biostatistique : Université de Montpellier II. 35 p.

WARD W.W., 1964. Bud distribution and branching in red oak. *Botanical Gazette,* 125 : 217-220.

WATERMAN, M.S., 1995. *Introduction to computational biology: Maps, sequences and genomes*. London : Chapman & Hall. 448 p.

WEINBERGER M.J., RISSANEN J.J., FEDER M., 1995. A universal finite memory source. *IEEE Transactions on Information Theory*, 41 : 643-652.

WHEELER W.M., 1942. Studies on neotropical ant-plants and their ants. *Bulletin of the Museum of the Comparative Zoology Harvard*, 90(1) : 1-162.

WHITE J., 1979. The plant as a metapopulation *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10 : 109-145.

WHITMORE T.C., 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, 70 : 536-212.

WILSON, B.F., 2000. Apical control of branch growth and angle in woody plants. *American Journal of Botany*, 87 : 601-607.

ZOBEL, D.B., 1983. Twig elongation patterns of *Chamaecyparis lawsoniana*. *Botanical Gazette*, 144 (1) : 92-103.

Analyse et modélisation de séquences d'événements botaniques : applications à la compréhension de la régularité d'expression des processus de croissance, de ramification et de floraison.

Résumé :

Une entité botanique peut être considérée comme une succession ordonnée d'entités botaniques d'un niveau d'organisation inférieur (ex : une unité de croissance peut se décrire comme une succession de métamères). Pour chaque entité botanique, il est possible de mesurer un certain nombre de variables qui traduisent ses caractéristiques (longueur de l'entre-nœud, type de production axillaire). La succession des valeurs prises par une ou plusieurs variables mesurées est alors appelée « séquence d'événements botaniques ». Des travaux récents menés chez des arbres fruitiers et forestiers ont permis de développer une approche statistique adaptée à l'analyse d'échantillons de séquences allant de l'analyse exploratoire à la construction de processus Markoviens. L'objectif de cette thèse est (*i*) d'évaluer la pertinence d'une approche couplant analyse architecturale et analyse de séquences extraites d'architectures mesurées, (*ii*) d'apporter une vision et une compréhension nouvelle des phénomènes de croissance, de ramification et de floraison par l'utilisation de modèles statistiques adaptés et (*iii*) d'analyser les applications possibles des comparaisons de séquences et de modèles dans l'étude de l'influence du milieu et la caractérisation de la plasticité architecturale. Cette problématique est illustrée par (*i*) l'étude des structures de ramification des différents types d'unités de croissance des pousses annuelles mono- ou polycycliques de chêne rouge d'Amérique (*Quercus rubra*), (*ii*) des synchronismes de ramification et de floraison chez *Cecropia obtusa* et (*iii*) par l'étude de l'évolution de la phyllotaxie et des modalités de ramification au cours de l'ontogénie sur plusieurs espèces *de Cupressus*. Les résultats montrent que la répartition des productions axillaires sur une entité porteuse n'est pas aléatoire mais qu'elle est le plus souvent organisée en une succession de zones homogènes ou montre des motifs répétés à un niveau plus local. Les mécanismes sous-jacents potentiellement responsables des organisations révélées à diverses échelles et l'apport de la prise en compte de l'information structurelle des arbres dans la mesure et l'analyse statistique des données sont discutés.

Mots clés : *Quercus rubra*, *Cecropia obtusa*, *Cupressus*, croissance, floraison, ramification, architecture, modèles Markoviens, analyse de séquences.

Analysis and modelling of sequences of botanical events: understanding the regularity of expression of the growth, branching and flowering processes.

Abstract :

A botanical entity can be regarded as an ordered succession of botanical entities of a lower level of organisation (ex: a growth unit can be described as a succession of metamers). For each botanical entity, it is possible to measure several variables that reflect its characteristics (length of internode, type of axillary production). The succession of the values taken by one or several measured variables is then called "sequence of botanical events". The recent work carried out on fruit and forest trees led to the development of a statistical approach dedicated to the analysis of sequence samples ranging from exploratory analysis to the building of Markovian processes. The objective of this thesis is (*i*) to evaluate the relevance of an approach coupling architectural analysis and analysis of sequences extracted from measured architectures, (*ii*) to bring a new vision and comprehension of the growth, ramification and flowering phenomena by the use of adapted statistical models and (iii) to analyse the possible applications of comparison of sequences and models in the study of the influence of the environment and the characterisation of architectural plasticity. These problems are illustrated by (*i*) the study of the branching pattern on various growth unit types belonging to mono- or polycylic annual shoots of red oak (*Quercus rubra*), (*ii*) synchronism of branching and flowering processes in *Cecropia obtusa* and (*iii*) the study of the evolution of phyllotaxy and branching pattern during ontogeny on several species of *Cupressus*. The results show that the distribution of the axillary productions on a bearing parent entity is not random but is generally organised as a succession of homogeneous zones or shows repeated patterns at a more local level. The subjacent mechanisms potentially responsible for the revealed patterns at various scales and the interest to take into account structural information of the trees in the measurement and the statistical analysis of the data are discussed.

Key words: *Quercus rubra*, *Cecropia obtusa*, *Cupressus*, growth, flowering, branching, architecture, Markovians models, sequence analysis.