



HAL
open science

Analyse de la variabilité des traits architecturaux des formes de croissance dans les communautés végétales

Mathieu Millan

► **To cite this version:**

Mathieu Millan. Analyse de la variabilité des traits architecturaux des formes de croissance dans les communautés végétales. Botanique. Université de Montpellier, 2016. Français. NNT: . tel-02489116

HAL Id: tel-02489116

<https://theses.hal.science/tel-02489116>

Submitted on 24 Feb 2020

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.

THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur

Délivré par l'**Université de Montpellier**

Préparée au sein de l'école doctorale **GAÏA**
Et de l'unité de recherche **U.M.R. AMAP**

Spécialité : **Ecologie, Evolution, Ressources
Génétiques, Paléobiologie**

Présentée par **Mathieu Millan**

**Analyse de la variabilité des traits
architecturaux des formes de croissance
dans les communautés végétales**

Soutenue le 15 Décembre 2016 devant le jury composé de

Claude Edelin , Chargé de Recherches, CNRS	Directeur de thèse
Nick Rowe , Directeur de Recherches, CNRS	Co-Directeur de thèse
Elio Sanoja , Professeur, Universidad Nacional Experimental de Guayana (UNEG)	Rapporteur
Jacques Gignoux , Chargé de Recherches, CNRS	Rapporteur
Jean-Yves Dubuisson , Professeur, Université Pierre et Marie Curie	Examineur
Doyle Mc Key , Professeur, Université de Montpellier	Examineur
Nicolas Favotti , Directeur du département Ingénierie Environnementale et Durable, SYSTRA	Invité



Résumé

Les formes de croissance végétales ont fait l'objet de nombreuses études mais elles constituent encore aujourd'hui un ensemble mal défini et sans cesse remis en question en raison de l'incohérence et de l'hétérogénéité des méthodes employées pour les analyser. Cette imprécision a des répercussions négatives lorsque les formes de croissance sont utilisées dans l'étude des communautés végétales et de leur dynamique. Nous avons tenté de remédier partiellement à cette situation en appliquant à certaines d'entre elles la méthode d'analyse architecturale initiée par Hallé et Oldeman dont l'efficacité s'est avérée remarquable pour la compréhension des formes arborescentes.

L'étude était destinée 1) à interpréter ces formes de croissance et leur variabilité à l'aide des concepts architecturaux, 2) à suivre les changements des traits architecturaux au sein d'une communauté végétale se développant sur des talus, lors d'une chronoséquence et en fonction de différents gradients environnementaux. Nos observations montrent que 1) les concepts et les traits architecturaux sont applicables aux formes de croissance herbacées, suffrutescentes, et buissonnantes, 2) l'expression de la réitération est la source principale de variation structurale des formes de croissance aussi bien à l'échelle spécifique qu'infra-spécifique, 3) la valeur des traits architecturaux change au cours de la succession au sein de la communauté : les plantes vivant sur des talus jeunes ont une unité architecturale simple et réitèrent à la base alors que celles croissant sur des talus plus anciens ont des unités architecturales complexes et réitèrent de manière acrotone.

Ces résultats nous conduisent à discuter de la valeur holistique de la méthode d'analyse architecturale pour la caractérisation des formes de croissance, des processus biologiques permettant de passer d'une forme de croissance à une autre et de l'intérêt pratique de l'utilisation des traits architecturaux dans l'étude des communautés végétales.

Abstract

The plants growth forms have been studied many times but they still represent nowadays a fuzzy set, often modified because of the inconsistency and the heterogeneity of the methods used in their analysis. This lack of precision often leads to an inconsistency of the use of the growth forms as a trait in the studies of plants communities and their dynamics. We tried to remedy this situation by applying to some of them the architectural analysis initiated by Hallé and Oldeman, which has been relevant for the understanding of the tree growth form.

This study aimed to 1) interpret these growth forms terms and their variability in architectural terms, 2) study architectural traits variation within roadsides plants communities during succession and in a mowing context. Our results show that 1) the architectural concepts and traits are also applicable to non-arborescent growth forms, 2) the expression of the reiteration is the main source of structural variation of growth forms at specific and intraspecific levels and 3) that traits values are changing during succession within the communities : Plants living at early successional stages got a simple architectural unit and reiterate at the base of the individual while plants living at late successional stages got complex architectural unit and can produce acrotonic reiteration.

These results lead us to discuss the holistic value of the architectural analysis for growth forms characterization, of biological processes allowing for growth form variation and the interest of the use of architectural traits in plant communities studies.

SYSTRA


agropolis fondation



Ce travail a été réalisé dans le cadre du projet TAFER. Ce projet a été financé par Agropolis Fondation et SYSTRA sous la référence ID 1200-014 à travers le programme « investissements d'avenir » (Labex Agro: ANR-10-LABX-001-01).

“Some people feel the rain. Others just get wet.” - **Bob Marley**

Remerciements

Je tenais en premier lieu à adresser ma plus sincère reconnaissance à Claude Edelin qui a non seulement accepté de se charger de ma formation en architecture des plantes tout au long de ces années, mais aussi et surtout d'avoir éveillé et alimenté ma passion pour les plantes. Vous avez été un exemple pour moi, pas seulement dans la botanique, mais aussi et surtout sur le chemin de l'accomplissement personnel. Je suis vraiment fier d'avoir pu passer du temps à vos côtés et je vous serai reconnaissant pour m'avoir guidé tout au long de ces années. J'espère que saurai être digne de vos enseignements dans le futur. Je tiens également à remercier Sophia, qui m'a beaucoup soutenu dans les moments difficiles et grâce. Votre amitié à tous les deux m'est très chère et j'espère qu'elle continuera pendant de longues années. Merci encore pour tous ces bons moments que nous avons passé ensemble, depuis la première visite du sentier botanique de l'Université de Montpellier, jusqu'à ces merveilleux repas partagés à la Villa Shanti, et j'espère que nous en passerons encore d'autres dans les années à venir.

Je voulais remercier ensuite Nick Rowe pour avoir accepté de co-encadrer mes travaux. Merci de m'avoir aidé tant dans la formulation de mes idées, le développement de mes recherches que dans la rédaction des articles issus des chapitres de ma thèse.

Je remercie également Yves Caraglio et Christine Heinz pour tout ce que nous avons partagé de la Licence à la fin du Doctorat ainsi que pour leur sympathie, chère à mon cœur. Merci pour m'avoir accepté (presque !) tous les ans avec vous à Antibes dans l'équipe encadrante du stage d'architecture et des sorties botanique. Merci également de m'avoir donné le goût à la botanique et pour toutes ces discussions si enrichissantes autour de la morphologie, de l'anatomie et de l'architecture.

Je remercie sincèrement messieurs Elio Sanoja, Jacques Gignoux, Jean-Yves Dubuisson, Nicolas Favotti et Doyle Mc Key d'avoir accepté de participer à mon jury et d'évaluer mon travail. Merci encore pour vos remarques et vos commentaires qui m'ont permis de porter un regard différent à mon travail et pour vos encouragements à persévérer dans mes recherches.

Un grand merci à Tristan Charles-Dominique pour ces (parfois très) longues discussions à propos de l'architecture des plantes et les moyens d'utiliser ces concepts en écologie. Merci pour toutes tes relectures et pour m'avoir aidé quand c'était vraiment compliqué !

Je voulais également remercier Diane Bouchet pour sa collaboration dans le projet TAFER, les journées botaniques façon « dahut » sur les talus et pour avoir réalisé tout le travail de sélection des talus.

Je tenais à remercier chaleureusement Pierre-Éric Lauri, qui a suivi ce travail de thèse dès son origine et qui a su me guider et me donner des conseils précieux qui m'ont permis de mener mon travail jusqu'au bout.

Je remercie sincèrement Pierre Grard pour l'accueil chaleureux qui m'a été réservé à l'Institut Français de Pondichéry et pour ses encouragements à développer mes recherches.

Je remercie également Juliana Prospero pour sa sympathie et pour toutes les riches discussions autour de l'architecture des plantes.

Je souhaite adresser un grand merci à Merlin « Merlino » Ramel pour son aide précieuse dans la collecte des données sur le terrain pendant les longues journées d'été.

Je remercie très sincèrement Viacheslav Spirin pour m'avoir traduit du russe certaines parties de l'ouvrage de Serebriakov sur les formes de croissance, ce fût un point très important de mes recherches.

J'adresse mes plus sincères remerciements à Stéphanie Caumil pour m'avoir fait réaliser quelques années auparavant que j'avais l'ambition d'essayer de comprendre les plantes et que si je m'en donnais les moyens, je pourrai en faire mon métier.

Je remercie Christophe Pialot, directeur du Jardin Méditerranéen de Roquebrun pour m'avoir laissé pratiquer la botanique au sein du Jardin Méditerranéen, en aiguissant mon intérêt sur les plantes australiennes et sud-africaines. Merci beaucoup pour m'avoir gardé aide à la fin de ma licence en finançant mon premier stage, qui m'a permis d'acquérir mon premier ordinateur et de pouvoir aborder mes années Master dans de bonnes conditions.

Je remercie également Thomas Le Bourgeois pour m'avoir permis de travailler avec lui sur l'optimisation des outils d'identification assistés par ordinateur, ce fut une expérience très enrichissante. J'en profite pour remercier Alain Carrara pour son aide lorsque je travaillais avec Thomas et pour sa sympathie.

J'adresse un grand merci à Olivier Thaler pour m'avoir donné la chance d'intégrer son Master et pour m'avoir ensuite donné la chance de collaborer avec lui dans les activités d'enseignement du Master IEGB.

Je remercie Guillaume Bouguet et l'équipe de Flore en Thym, pour tout ce qu'ils ont fait pour moi pendant la période de transition entre le master et la thèse.

Je souhaite également remercier Brigitte Meyer-Berthaud et Jean Galthier pour les discussions très intéressantes que nous avons pu avoir autour de la botanique, qui ont été pour moi très inspirantes.

Je remercie chaleureusement Yannick Brohard pour son aide dans mes recherches bibliographiques, en français, en anglais, en allemand et même en russe, pour tous les livres dont elle m'a fait cadeau et qui sont pour moi des outils très importants ainsi que sa sympathie.

Je remercie Gaëlle Viennois pour son aide sur la réalisation des cartes et les décryptages du monde du SIG.

Je remercie bien chaleureusement Jeff Barczy et Hervé Rey pour tous les conseils qu'ils ont pu me donner au cours de mon très long séjour à AMAP ainsi que pour leur sympathie.

Je remercie également les assistantes qui m'ont épaulé pendant cette thèse et sans qui je n'aurais jamais pu réaliser les nombreuses démarches administratives que j'ai du effectuer au cours de ces trois ans : Noémie Cauquil, Visalakshi Vassoudevayar, Vanitha Bruno, Nathalie Hodebert, Valérie Roinel, Marie-Laure de Guillen et Martine Chastaingt.

Je remercie sincèrement Murugan "Ana" Balasuramaninan, pour son aide lors de mon installation à l'IFP et pour sa sympathie.

Un grand merci aux amis que j'ai rencontré à Pondi : Jules, Mélanie, Rohit, Karthik, Satish, M. Murugan, Jerome, Justine, Bara. Merci pour tous ces bons moments !

Merci Ludovic Le Renard et tous les amis paléobotanistes outre-Atlantique, qui m'ont fait régaler lors de mon passage sur la côte Ouest du Canada.

Je remercie l'équipe du d'enseignement et techniciens du département biologie-écologie de l'Université de Montpellier pour leur aide et pour leur sympathie.

Merci à Georges Michaloud qui a toujours été de bon conseil et sympathique au quotidien pendant mon passage à AMAP.

Une dédicace spéciale à tous ces gens, peu connus du monde la recherche, avec qui m'ont accompagné presque 24/24h mais en tous cas 7/7j dans l'ombre tout à long de cette thèse, mais aussi de toutes mes aventures depuis bien longtemps : Big up Christopher Wallace, James Dewitt Yancey, Keith Edward Elam, Elaquent, Clifford Smith, Otis Jackson Jr., Daniel Dumile, Peter Phillips, Robert Nesta Marley, Winston Hubert McIntosh, Euvin Spencer, Gaëline M'Bani et Daniel Lakoué.

J'adresse un grand merci à tous mes amis qui m'ont bien épaulé pendant toutes ces années et sans qui je n'y serais certainement pas arrivé : Huguette, Patosh « Koston » le Caaax et le Viziron, Falafel Claudiñha et Gabi, Marco « Narco », Thomas, Synoé, Artémis, Jimmy, Emil, Olivier Martin, Olivier Taugourdeau, Bice, Pierre « Pedro » « Peter Celery », Sourabh, Adrien Bonneau, Stéphane Momo, Alexis, Valaire, Patricia et Luis, Marco, Yogan, Awaaz, Jimmy, Jérôme « ce bon Pop' », Mickey, Pol, Adrien, Thunthun, Anthelme 2, Bouffepif et Clara, Bastien, Galinette, Biroute, Christian M'bina, La Griffes, Bob, Marcus, Kriss, le Cap'taine de Hook, Don Abilio, Ras Pudda, Olive « CBON ??? », Benoit Dubeau, Mirador, Théo. Arrigato Gozaimazu !

Je remercie chaleureusement ma famille pour son soutien: mes parents, mes grands-parents, mon oncle Lulu et tante Marie-Lise, mon cousin Bernard et sa famille, mon oncle Paul et ma tante Lucie, mon oncle Justin et ma tante Christiane ainsi que tous mes cousins et cousines : Olivier, Lisa, Quentin, Thomas, Maxime, Margaux, Marion, Audrey. Que la paix soit sur vous.

Mes remerciements les plus tendres s'adressent à Pauline, qui partage mon quotidien depuis de nombreuses années déjà et qui a fait tout son possible pour me faciliter la tâche pendant cette thèse. Merci pour tout

Sommaire

Introduction générale	1
Classifications physionomiques des formes de croissance	1
Vision épharmonique et phytogéographie.....	1
La classification des formes de vie de Raunkiaer	2
La classification des formes de croissance de Du Rietz et l'étude de la morphologie	3
Approches par traits et écologie des communautés.....	4
L'architecture des plantes	5
Objectifs de la thèse	6
Structure de la thèse	6
Bibliographie.....	7
Chapitre 1 : La méthode architecturale est-elle efficace pour l'analyse de l'ensemble des formes de croissance?	11
Introduction.....	12
Matériel et méthodes.....	13
Matériel végétal	13
Sites d'étude.....	13
Descripteurs morphologiques et échantillonnage	14
Résultats	14
<i>Asphodelus ceraciferus</i> L.....	14
<i>Bauhinia guianensis</i> Aubl.....	16
<i>Catapodium rigidum</i> (L.) C.E. Hubb.	19
<i>Fumana thymifolia</i> (L.) Sprach.....	20
<i>Hedera helix</i> L.	22
<i>Ruscus aculeatus</i> L.....	25
Discussion	28
La notion de catégories d'axes	28
Unité architecturale.....	29
Réitération	30
Ontogénèse	31
Perspectives pour une classification naturelle des formes de croissance	32

Conclusions.....	34
Bibliographie.....	34
Chapitre 2 : Variabilité des traits architecturaux au sein de formes de croissances mal connues : les exemples de <i>Thymus vulgaris</i> L. (LAMIACEAE) et de <i>Crepis foetida</i> L. (ASTERACEAE).....	39
Introduction.....	40
Matériel et méthodes.....	41
Matériel végétal	41
Sites d'étude.....	42
Analyse de l'architecture de <i>Thymus vulgaris</i> et de <i>Crepis foetida</i>	43
Résultats	45
Analyse de l'architecture de <i>Thymus vulgaris</i>	45
Architecture et chémotypes de <i>T. vulgaris</i>	46
Analyse de l'architecture de <i>C. foetida</i>	49
Discussion	52
Interprétation architecturale de <i>Thymus vulgaris</i> et <i>Crepis foetida</i>	52
Changement de formes de croissance et traits architecturaux	53
Conclusions.....	57
Bibliographie.....	57
Annexe 1.....	61
Chapitre 3 : Variabilité des traits architecturaux au cours de la succession et en réponse à une fauche rase	63
Introduction.....	64
Matériel et méthodes.....	67
Sites de l'étude	67
Analyse de la végétation	67
Traits architecturaux.....	68
Analyses statistiques	68
Résultats	70
Traits architecturaux.....	70
Discussion	73
Quel est le mécanisme responsable de la succession dans les milieux ouverts?	73
La fauche, simple retour en arrière dans la succession ?.....	76
Apports des traits architecturaux à l'étude des gradients écologiques	77
Conclusions.....	78

Bibliographie.....	78
Annexes	82
Discussion générale et conclusions	99
Apport de l'architecture pour la compréhension des formes de croissance	99
La réitération comme moteur de l'évolution des formes végétales ?	100
Une unité architecturale adaptée pour survivre à la fauche	101
Propagation végétative, architecture, et ontogénèse	102
Ontogénèse et écologie fonctionnelle	103
Perspectives pour l'étude des plantes herbacées pérennes et les petits ligneux.....	104
Conclusions.....	105
Bibliographie.....	106
Bibliographie générale	109
Annexes.....	119

Introduction générale

Au début du 19^{ème} siècle, le développement des grandes explorations maritimes et la naissance de la morphologie ont conduit les naturalistes à s'interroger sur l'existence de liens entre la forme des plantes et leur distribution géographique. Ces recherches menèrent progressivement à l'étude des relations entre les plantes et leur environnement et à l'émergence de deux notions complémentaires et voisines, -la forme de croissance et la forme de vie-, deux concepts intégrateurs censés pouvoir rendre compte des relations entre les plantes et leur milieu. Depuis la fin du 19^{ème} siècle et jusqu'à nos jours, de nombreuses tentatives ont été effectuées pour caractériser et classer ces formes. Malheureusement ces recherches fondées sur des approches trop contextuelles n'ont encore jamais abouti à une présentation suffisamment objective pour être directement admise et utilisable par tous. Cependant, convaincue de l'existence de lien entre la forme des plantes et leur environnement, l'écologie moderne est toujours à la recherche des traits structuraux et fonctionnels qui permettraient de refléter et de comprendre au mieux la nature de ces liens. Dans ce contexte toute recherche pour essayer à nouveau de définir les formes de croissance de la façon la plus objective possible devient non seulement souhaitable mais nécessaire et utile pour tous. C'est dans ce cadre que nous avons entrepris nos recherches avec l'espoir de trouver une méthode efficace d'analyse des formes végétales qui soit utile pour l'écologie, et particulièrement l'écologie des communautés.

Classifications physiologiques des formes de croissance

Les premières classifications furent d'abord basées sur des caractères physiologiques, à l'image de la première classification connue mise en place par Théophraste en -372 avant JC (Du Rietz, 1931 ; Szujko-Lacza et Fekete, 1969). Dans cette classification il cherche à distinguer les plantes en fonction de leur « nature profonde ». Pour cela, il établit un système basé sur les caractéristiques de leur appareil végétatif et les différentes expressions des organes fondamentaux (tiges, feuilles, racines) dans lequel il distingue quatre grandes classes : « Arbor » (arbres ; plantes à tronc unique partant de la racine possédant des branches maitresses et de nombreux rameaux, difficiles à arracher), « Frutex » (arbrisseaux ; plantes à plusieurs troncs sans branche maitresse possédant de nombreux rameaux), « Suffrutex » (sous-arbrisseaux ; plantes possédant de nombreux rameaux grêles et qui fleurissent terminalement) et enfin « Herba » (herbes ; plantes portant des feuilles dès la racine, sans souche et dont la tige est une hampe florale). Bien que cette classification puisse paraître sommaire, elle est difficilement réfutable, à tel point qu'elle a été utilisée et reprise par les botanistes du 16^{ème} siècle comme Fuchs et jusqu'à la fin du 18^{ème} siècle par des botanistes comme Ludwig (1738) et Duhamel du Monceau (1758) (*in* Du Rietz, 1931).

Vision épharmonique et phytogéographie

Le début du 19^{ème} siècle marqua un changement profond dans la manière d'aborder les formes végétales, notamment par l'intégration de la durée de vie de la plante et de ses organes et l'apparition de la conception épharmonique de la plante. Augustin Pyramus de Candolle présenta en (1818-1832) un premier système de classification principale fondé sur la morphologie dans lequel il discrimine les plantes sur leurs capacités à fleurir ainsi que sur leur taille ; il distingue deux grandes classes de plantes divisées en plusieurs sous-classes (soit au final 10 types de plantes). Les grandes expéditions du 17^{ème} siècle ont permis la description de nombreuses espèces et ont incité les botanistes du 19^{ème} siècle à décrire les formes végétales pour caractériser les végétations du globe. La classification physiologique des formes de croissance végétales de Von Humboldt est l'exemple le plus remarquable de cette période

(Von Humboldt et Bonpland, 1818). Dans son système de classification, il identifie 19 formes de plantes auxquelles il attribue un nom issu du nom du taxon qui caractérise le mieux la forme qu'il décrit (*i.e* : Bananen Form, Palmen Form, Kakten Form, Orchideen Form, etc...). Les travaux de Von Humboldt furent largement acceptés par la communauté et ont permis l'avènement de la phytogéographie, soit l'étude des végétations dans le but de caractériser les régions du globe, pendant le 19^{ème} siècle. La publication de la théorie de l'évolution de Darwin et Wallace en 1859 influença fortement tous les champs de la biologie, et la vision adaptative des organismes émergeât peu à peu. Warming (1884) développa la conception épharmonique des plantes¹, initiée en 1882 par Vesque, dans laquelle la forme des plantes est la résultante de « l'adaptation harmonieuse de l'appareil végétatif des plantes à leur environnement ». Inspiré par les travaux sur la morphologie végétale de Braun et de Irmisch, son premier système de classification s'apparente à une extension du système de de Candolle, à la différence que chaque forme de vie constitue une unité de description des communautés végétales. Les différentes formes de vie sont définies à partir d'une clé hiérarchique de caractères rangés par ordre d'importance dans le fonctionnement de la plante. Il est fondé sur, par ordre d'importance, la durée de vie de la plante entière, la durée de vie des tiges, les capacités de propagation de la plante, puis des caractères morphologiques des tiges, la nature des structures de réserves et la durée de vie des feuilles, qu'il considère de moindre importance. Dès 1909, à défaut de présenter un nouveau système de classification complet, Warming développa le concept de « growth form », pour caractériser l'architecture de l'appareil caulinaire aérien indépendamment de ses relations avec le milieu. Il fit alors une mise au point sur l'utilisation des termes « life forms » (formes de vie) et « growth forms » (formes de croissance) jusqu'alors utilisés sans distinction, reflétant, respectivement, la forme des plantes adaptées à l'environnement et la forme de la plante au regard de la morphologie des axes qui la constituent.

La classification des formes de vie de Raunkiaer

En s'inspirant des travaux de Warming et de la théorie de l'évolution de Darwin, Raunkiaer développa une théorie (pourtant ouvertement Lamarckienne) de l'évolution des formes de vie (« life forms »), avec une attention particulière sur l'évolution des organes et leurs adaptations pour survivre à la mauvaise saison (1904, 1905, 1934). Dans sa théorie, il considère que l'environnement et la compétition déterminent la place des espèces dans les différents biomes terrestres et que l'adaptation est un phénomène secondaire. Il affirme que les plantes vivant dans les zones tropicales ne sont pas contraintes à l'adaptation et que la diminution de l'humidité et de la température de l'équateur au pôle (Nord, car il ne considère à l'époque que l'hémisphère Nord) contraignent l'adaptation des plantes. Sa classification se base sur cette théorie, dans laquelle il considère les formes de vie des plantes comme « l'élément de base de la géographie biologique des plantes, défini par des caractères structuraux reflétant la dépendance essentielle des plantes au climat, c'est-à-dire leur adaptation à la mauvaise saison ». Il a choisi de définir les principales formes de vie de sa classification à l'aide d'un trait unique, la position des bourgeons par rapport au niveau de la neige en hiver (au Danemark...), afin de pouvoir les utiliser dans des analyses statistiques lui permettant de montrer les relations entre les formes de vie et les zones climatiques du globe. Malgré l'opposition vive et rapide de Warming et ses collaborateurs contre les affirmations « radicales et inexactes » de Raunkiaer (Szujko-Lacza et Fekete, 1969), le travail de ce dernier a largement été accepté par une grande partie de la communauté, et ce jusqu'à nos jours (*i.e* Perez-Harguindeguy et al., 2013). Durant le 20^{ème} siècle, les phytogéographes et les écologues

¹Tous les organes de la plante peuvent s'adapter au milieu inerte ou animé qui les entoure, mais à des degrés divers, et c'est précisément sur cette inégalité que repose la subordination des caractères; mais au milieu de tous ces organes il y en a dont la nature dépend *uniquement de l'adaptation*, savoir la structure anatomique des organes végétatifs en tant qu'elle est en relation directe avec l'air, le sol et l'eau; c'est ce que je propose d'appeler l'*épharmonie* (Vesque, 1882)

poursuivirent les travaux sur les formes de vie initiés par Raunkiaer à travers des ajustements ou des extensions telles que celles proposées par Braun-Blanquet (1928), Hedberg (1964), Emberger (1966), Trochain (1966), Hedberg et Hedberg (1979) ainsi que Ellenberg et Mueller-Dombois (1974). Ces nouveaux éléments ont permis l'utilisation des formes de vie dans les zones tropicales (Braun-Blanquet 1928, Hedberg 1964, Aubréville 1966, Hedberg, 1964a, 1964b, Hedberg et Hedberg 1979) et l'intégration de caractères morphologiques adaptatifs (port, forme de la couronne, etc.) ou physiologiques (mode de nutrition, durée de vie, etc.) (Ellenberg et Mueller-Dombois, 1974). Malgré les diverses améliorations successives, le système de classification des formes de vie utilisé aujourd'hui encore, issu de celui de Raunkiaer, ne permet toujours pas de distinguer des formes de croissance en prenant en compte de caractères homogènes et objectifs.

La classification des formes de croissance de Du Rietz et l'étude de la morphologie

En 1931, Du Rietz publia les premiers travaux s'opposant à la vision épharmonique des formes de croissance (« growth forms »). Il défendait l'idée que seules « des formes de croissances définies indépendamment de toute théorie de l'adaptation peuvent être utiles en tant qu'unités pour l'étude (inductive) du problème de l'adaptation et celui de l'actuelle corrélation entre les formes de vies et l'environnement ». Il présenta dans son ouvrage de 1931, en plus d'une synthèse de l'ensemble des travaux de ces prédécesseurs, un système de classification des formes de croissance marquant de la recherche sur les formes de croissance, tempérées et tropicales, dans lequel il s'abstrait de l'utilisation de caractère adaptatifs. En s'inspirant des travaux de Warming (1884, 1909, 1918), il a élaboré un système de classification des formes de croissance en considérant uniquement des caractères morphologiques comme le port, la hauteur, la durée de vie des organes, les types de bourgeons et leur position sur la plante ainsi que des caractères de la morphologie foliaire. Cependant, on ne sait pour quelle raison, ces travaux restèrent inachevés.

Ces travaux inspirèrent fortement les botanistes et écologues russes (Rabotnov, 1950, 1969, 1975 ; Serebriakov, 1962 ; Serebriakova, 1969 ; Uranov, 1975 ; Gatsuk et al., 1998, Zhukova et al., 2001 ; Zhukova et Glotov, 2001 ; Smirnova et al., 2001 ; Komarov et al., 2003) qui développèrent un système de classification caractérisant les formes de croissance en considérant des traits adaptatif et non-adaptatifs (Serebriakov, 1962). Dans ce système les traits décrivant l'architecture de l'appareil végétatif, permettent de définir les grandes divisions de la classification et sont prépondérants sur les traits à portée écologique qui permettent de définir les catégories les plus précises. L'intérêt particulier de cette classification est qu'elle permet de décrire des plantes de manière dynamique au cours de leur ontogénèse, ce qui n'était pas possible avec les précédentes classifications des formes de croissance et formes de vie, qui ne proposent que des instantanées de la vie de la plante. Ces travaux ont été publiés en russe et n'ont fait objet que de traductions partielles en anglais qui rendent leur accessibilité difficile. Les travaux sur les formes de croissance ont été poursuivis principalement par les auteurs allemands comme Ritter Von Goebel, Irmisch, Meusel, Troll, Rauh, mais aussi Arber qui ont mené les travaux les plus aboutis en termes de morphologie sur les formes de croissance. Wijk (1932), Troll (1933-1942), Meusel (1935) et Buchloh (1951) ont développé le concept de « growth form » au sens initié par Warming et Du Rietz. Meusel définit la forme de croissance comme étant le caractère synthétique de la plante qui ne peut être déterminé que par une analyse morphologique détaillée. Pour Wijk (1932), l'essence de la forme de croissance se réside dans la situation et la succession des organes et la fonction et l'adaptation qu'ils représentent est d'importance secondaire. Troll refusait également une approche analytique causale de la forme de croissance et de la morphologie dans un cadre plus général. Il s'inspira des concepts de Goethe (1790), pour comprendre la diversité des formes végétales à partir d'un archétype commun (« Urpflanze »). Il développa le concept de morphologie idéale dans lequel il considère que les plantes sont constituées par des organes homologues et mena une longue série

d'études comparatives sur la diversité morphologique des organes fondamentaux au sein des formes de croissance au cours de ses travaux (1933-1942). Parmi ces morphologistes, c'est Rauh qui aborda la problématique de la classification des plantes supérieures dans le plus de détails. Il proposa plusieurs classifications contextuelles sur les plantes tempérées et tropicales. La classification la plus synthétique de ses observations sur les formes de croissance (Rauh, 1950) est malheureusement incomplète et ne considère qu'un nombre limité de formes de croissance.

Plus récemment, des classifications basées sur la physionomie des formes de croissance ont été publiées par Barkman (1988) et Halloy (1990). Malgré le fait que ces classifications se revendiquent morphologiques, les caractères discriminants entre les différentes formes de croissance sont basés sur leur ressemblance à un taxon type et des spécificités morphologiques (Polytrichids, Hederids, Phragmitids, Piceids, etc.) (Barkman, 1988) ou une caractérisation de la physionomie de différentes parties de la plante (feuilles, groupes de feuilles, longueur des portions de tiges portant des feuilles vivantes, silhouette, etc...) considérées indépendamment les unes des autres.

Les travaux les plus récents que nous connaissons sur les formes de croissance ont été publiés en 1999 par Rowe et Speck. Ils proposent une classification des formes de croissances actuelles et fossiles au regard de l'évolution des propriétés mécaniques quantitatives (module de Young) du tronc au cours de l'ontogénèse des dites formes de croissance. Ils reconnaissent trois principales formes de croissances : les plantes ligneuses autoportantes, qui sont de plus en plus rigides au cours de leur ontogénèse ; les plantes semi-autoportantes qui ont une rigidité constante au cours de leur ontogénèse et qui finissent par s'affaisser sous leur propre poids ; et les plantes lianoides ligneuses non-autoportantes qui présentent des valeurs de module de Young décroissantes au cours de leur ontogénèse.

Cette courte analyse de la bibliographie (voir Du Rietz, 1931 ; Szujko-Lacza et Fekete, 1969, 1970, 1971) pour revue historique détaillée) montre que le questionnement sur le déterminisme de la forme végétale et de ses relations avec les facteurs du milieu est une problématique ancienne à laquelle nous avons apporté, à travers ces travaux de thèse, un certain nombre d'éléments de réponse. En revanche les études sur les formes de croissance n'ont toujours pas abouties à la mise en place d'une classification permettant de les identifier par des caractères décrivant leur organisation, reflétant les adaptations aux paramètres environnementaux. L'ensemble des travaux menés sur les formes de croissance jusqu'à ce jour constitue cependant une base solide sur laquelle s'appuyer pour approfondir les recherches dans ce sens, notamment dans le cadre des études en écologie.

Approches par traits et écologie des communautés

L'émergence de l'écologie fonctionnelle à la fin des années 80 a permis d'aborder l'aspect fonctionnel de la diversité biologique en plus des aspects génétiques, taxinomiques et phylogénétiques couramment étudiés. Cette discipline a pour objectif de trouver des règles générales permettant d'expliquer les relations entre les fonctions des écosystèmes et les facteurs de leur environnement, les différentes fonctions de ces écosystèmes et enfin entre la structure et les fonctions au sein de ces écosystèmes (Calow, 1987). Cette approche est basée sur l'analyse de traits fonctionnels qui reflètent le résultat des processus d'évolution et d'assemblage des communautés répondant aux contraintes environnementales biotiques et abiotiques). Ces traits sont des caractéristiques (morphologiques, anatomiques, biochimiques, physiologiques, phénologiques) mesurables des organismes qui affectent directement ou indirectement leur performance individuelle, leurs réponses aux facteurs biotiques et abiotiques du milieu à travers les mécanismes de croissance, de reproduction et de survie et qui décrivent leurs effets sur le fonctionnement des écosystèmes (Lavorel et al., 1997, Lavorel et Garnier, 2002, Violle et al., 2007, Kattge et al., 2011). Ils décrivent en quelque sorte les différentes composantes de la niche écologique des individus (Violle et al., 2007), et c'est pour cela qu'il sont utilisés entre autres en écologie des communautés. L'écologie des communautés correspond à l'étude des patrons de diversité, d'abondance

et de composition des espèces dans les communautés et des processus sous-jacents à ces patrons : la sélection (des différences non-aléatoires de valeur sélective entre les individus de différentes espèces), la dérive (changements aléatoires de la composition des espèces), la spéciation (la création de nouvelles espèces) et la dispersion (mouvement des organismes dans l'espace) (Vellend, 2010). Les hypothèses principales concernant la distribution des traits dans les communautés sont que le filtre d'habitat réduit la gamme des valeurs de traits observées au sein d'une communauté, alors que les interactions biotiques comme la compétition ou la facilitation peuvent induire une différenciation de niche et aboutir à un espacement régulier des valeurs de traits observées (Cornwell et Ackerly, 2009 ; de Bello et al., 2012). L'évaluation de la distribution des traits fonctionnels dans les communautés permet donc de mettre en évidence les fonctions dépendantes de l'adaptation écologique des espèces aux différents gradients environnementaux (*i.e.* altitude, température, latitude, succession) (Diaz et al., 1998 ; Shipley et al., 2006 ; Navas et Violle, 2009 ; Violle et al., 2011). Les recherches de ces vingt dernières années dans ce domaine ont permis de mettre en évidence un certain nombre de traits permettant de caractériser les stratégies écologiques des plantes en fonction des différents gradients environnementaux comme par exemple leurs capacités à produire des propagules et à les disperser, leurs stratégies d'assimilation carbonée, leur résistance à l'herbivorie, leur taille. Cependant les données concernant leurs propriétés de ramification et de développement sont relativement limitées et font actuellement défaut à la littérature. Différentes études ont pourtant montré l'importance des traits reflétant les processus de ramification et d'organisation dans la réponse des plantes à un environnement changeant (Küppers, 1989, Millet, 1998, 1999 ; Charles-Dominique et al., 2010, 2012 ; Charles-Dominique, 2011), mais ces apports se limitent aux seules plantes ligneuses. Cette lacune constitue une limite pour la compréhension de la dynamique des écosystèmes à une échelle globale dont le dépassement est un enjeu majeur pour les prochaines années.

L'architecture des plantes

L'étude de l'architecture des plantes est apparue au début des années 70 (Hallé et Oldeman, 1970 ; Hallé, Oldeman & Tomlinson 1978). C'est une discipline fondée sur l'analyse morphologique qui cherche à rendre compte de l'organisation spatio-temporelle de l'appareil végétatif des plantes. Le concept de modèle architectural (Hallé et Oldeman, 1970) qui fut le premier à être émis et qui a été révisé à différents moments (Cremers et al., 1995 ; Hallé, 2004) s'est montré très pertinent pour une approche systématique (Keller, 1994 ; Cremers, 1977, 1992) et floristique des végétaux (flore d'Afrique du Sud), mais s'est avéré trop général pour comprendre l'organisation des arbres (Sachs et Novoplansky, 1995) avec le niveau de précision requis aujourd'hui, notamment si on veut modéliser leur développement. Sur la base de ces travaux, la méthode architecturale a été développée et plusieurs concepts ont été créés dont quatre se sont révélés essentiels :

1. le concept de catégorie d'axes qui constate que le corps des plantes est constitué de catégories caulinaires (Edelin, 1977) et racinaires (Atger et al., 1994) morphologiquement et fonctionnellement différenciées les unes par rapport aux autres. Ces catégories sont établies par l'analyse comparée des axes constituant l'architecture de la plante à l'aide des caractères morphologiques classiques décrivant les processus de croissance et de ramification, la différenciation fonctionnelle et la position de la sexualité (voir Bathelemy et Caraglio, 2007 pour détails des traits).
2. le concept d'unité architecturale (Edelin, 1977 ; Barthélémy, 1991) qui reflète le fait que ces catégories sont disposées de manière hiérarchisée et forment des ensembles ramifiés fonctionnellement cohérents qui constituent l'architecture élémentaire de la plante.

3. le concept de réitération (Oldeman, 1974) qui correspond à un mode de ramification particulier par lequel l'unité architecturale est capable de se dupliquer totalement ou partiellement au cours de l'ontogenèse. Ce processus peut avoir un déterminisme endogène et faire partie de la séquence de développement ; on parle alors de réitération séquentielle. Il peut également avoir un déterminisme exogène et apparaître, en dehors de tout évènement inscrit dans la séquence de développement, en réponse à un stimulus environnemental. On parle de réitération adaptative en cas de réponse à une variation des niveaux de ressources disponibles et de réitération traumatique lorsque le processus est induit par une ablation de l'appareil végétatif.
4. le concept de stades de développement (Edelin, 1984 ; Barthélémy et Caraglio, 2007) qui définissent les étapes de l'ontogenèse de l'organisme végétal par des caractères morphologiques objectifs et simples, comme l'apparition d'une nouvelle catégorie d'axe, l'apparition de la floraison, l'expression de la réitération, ou encore l'apparition d'un nouveau niveau d'organisation.

La mise en évidence des concepts architecturaux et l'élaboration de la méthode architecturale ont été réalisées à partir de l'étude quasiment exclusive des arbres tropicaux et tempérés (Hallé et Oldeman, 1978, Veillon, 1976 ; Edelin, 1977, 1984) et c'est en général à ce type de plante qu'ils sont appliqués aujourd'hui (Barthélémy et Caraglio, 2007 ; Puntieri et al., 1998, 2010 ; Hill, 1997 ; Vester et Cleef, 1998 ; Ishii et al., 2007). D'ailleurs, les modèles architecturaux de Hallé ont souvent été perçus comme une classification des formes de croissance chez les arbres (Barkman, 1988 ; Halloy, 1990). Cette analyse a permis de décrire des structures arborescentes très complexes, et de comprendre les mécanismes impliqués dans la réalisation des différentes formes de croissance que l'on peut observer chez les arbres. Quelques études ont été effectuées sur l'architecture d'autres formes de croissance : certaines plantes herbacées (Jeannoda-Robinson 1977 ; Castro dos Santos 1981 ; Bell, 1979, 1980 ; Tomlinson, 1990 ; Moulia et al., 1999), des lianes (Cremers, 1974), ou plus récemment des buissons (Baret et al., 2003 ; Charles-Dominique, 2011 ; Isnard et al, 2012) mais ces travaux sont rares et à l'exception des recherches les plus récentes, la plupart n'interprète la structure de ces plantes qu'en terme de modèle architectural et ne révèlent pas toutes les propriétés de leur architecture. Ces lacunes de connaissances sur l'architecture des formes de croissance autres que les arbres justifient de mener des études visant à mettre en évidence les mécanismes d'organisation et de structuration de ces plantes, dans l'objectif de mieux comprendre et caractériser le comportement écologique de ces plantes et leur réponses aux variations des conditions environnementales.

Objectifs de la thèse

Les besoins convergents de traits décrivant les formes de croissance pour les études écologiques et de connaissances sur l'architecture des formes de croissance non arborescentes constituent un contexte favorable à la mise en place d'une étude visant à faire le lien entre les études sur les formes de croissances et leurs relations avec l'environnement. Cette thèse avait pour objectif de 1) interpréter certaines formes de croissance non-arborescentes et leur variabilité à l'aide des concepts architecturaux, 2) à suivre les changements des traits architecturaux au sein d'une communauté végétale se développant sur des talus, au cours de la succession et en fonction de différents gradients environnementaux.

Structure de la thèse

Cette thèse est présentée sous la forme d'une thèse sur articles. Les différents chapitres qui la composent ont chacun fait l'objet ou feront l'objet d'une publication dans des revues à comité de lecture.

Sa structure est décomposée en trois chapitres :

- L'interprétation des formes de croissance en termes architecturaux. Cette analyse s'appuie sur la description d'espèces représentant des formes de croissance jusqu'alors mal connues d'un point de vue développemental comme les lianes, les herbacées annuelles et pérennes, les buissons et les arbrisseaux.
- L'analyse de la variabilité des traits architecturaux au sein de formes de croissance mal connues. Cette étude s'appuie sur l'analyse architecturale détaillée de *Crepis foetida* L. ainsi que de *Thymus vulgaris* L. et de ses chémotypes.
- L'analyse de la variabilité des traits architecturaux au cours de la succession et en fonction des régimes de fauche au sein des communautés végétales vivant sur les bords d'infrastructures de transport. Cette étude a été réalisée sur le dispositif mis en place par le projet TAFER dans lequel s'insère ce travail, sur les talus routiers des routes départementales du Nord montpelliérain. Elle a consisté en la caractérisation des comportements de communautés face aux gradients de fauche et de succession.

Enfin, nous reprendrons les différents apports et pistes que ces travaux ont permis de mettre en évidence dans le cadre d'une discussion générale.

Bibliographie

- ATGER, C., AND C. EDELIN. 1994. Premières données sur l'architecture comparée des systèmes racinaires et caulinaires. *Canadian Journal of Botany* 72: 963-975.
- BARET, S., E. NICOLINI, T. LE BOURGEOIS, AND D. STRASBERG. 2003. Developmental patterns of the invasive bramble (*Rubus alceifolius* Poirlet, Rosaceae) in Réunion Island: an architectural and morphometric analysis. *Annals of Botany* 91: 39-48.
- BARKMAN, J. J. 1988. New systems of plant growth forms and phenological plant types. In M. J. A. Werger, P. J. M. van der Aart and H. J. During, Verhoeven, J.T. A., [eds.], *Plant Form and Vegetation Structure - Adaption, plasticity and relations to herbivory*. SPB Publishing, The Hague.
- BARTHÉLÉMY, D. 1991. Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. *Acta Biotheoretica* 39: 309-323.
- BARTHÉLÉMY, D., AND Y. CARAGLIO. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* 99: 375-407.
- BELL, A. D. 1979. The hexagonal branching pattern of rhizomes of *Alpinia speciosa* L. (Zingiberaceae). *Annals of Botany* 43: 209-223.
- BELL, A. D., AND P. B. TOMLINSON. 1980. Adaptive architecture in rhizomatous plants. *Botanical Journal of the Linnean Society* 80: 125-160.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1928. *Pflanzensoziologie Grundzüge der Vegetationskunde*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg GmbH, Berlin.
- BUCHLOH, G. 1951. Symmetrie und Verzweigung der Lebermoose, 3-71. Springer-Verlag.
- CALOW, P. 1987. Towards a definition of functional ecology. *Functional Ecology* 1: 57-61.
- CANDOLLE, A. P. D. 1818. *Regni vegetabilis systema naturale*.
- CHARLES-DOMINIQUE, T. 2011. Analyse des relations entre plasticité architecturale des buissons et prolifération de leurs populations. PhD thesis, Université de Montpellier, Montpellier.
- CHARLES-DOMINIQUE, T., C. EDELIN, AND A. BOUCHARD. 2010. Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub of Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy. *Annals of Botany* 105: 205-220.
- CHARLES-DOMINIQUE, T., C. EDELIN, J. BRISSON, AND A. BOUCHARD. 2012. Architectural strategies of *Rhamnus cathartica* (Rhamnaceae) in relation to canopy openness. *Botany-Botanique* 90: 976-989.
- CORNWELL, W. K., AND D. D. ACKERLY. 2009. Community assembly and shifts in plant trait

- distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79: 109-126.
- CREMERS, G. 1974. Architecture de quelques lianes d'Afrique tropicale. 2. *Candollea* 29: 57-110.
- CREMERS, G. 1977. Architecture végétative de quelques espèces malgaches du genre *Euphorbia* L. *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique / Bulletin van de National Plantentuin van Belgique* 47: 55-81.
- CREMERS, G., AND C. EDELIN. 1995. Etude de l'architecture aérienne de quelques plantes tropicales à ramification basitone: vers une révision du modèle de Tomlinson. *Canadian Journal of Botany* 73: 1490-1503.
- DARWIN, C. 1859. On The Origins Of Species By Means Of Natural Selection. London: Murray 247pp.
- DE BELLO, F., J. N. PRICE, T. MÜNKEMÜLLER, J. LIIRA, M. ZOBEL, W. THUILLER, P. GERHOLD, et al. 2012. Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. *Ecology* 93: 2263-2273.
- DE CASTRO E SANTOS, A. 1981. L'appareil végétatif des monocotylédones. Un essai de synthèse. PhD Thesis. Université de Montpellier.
- DIAZ, S., M. CABIDO, AND F. CASANOVES. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9: 113-122.
- DU RIETZ, G. E. 1931. Life forms of terrestrial flowering plants, 1. *Acta Phytogeographica Suedica* 3: 3-95.
- EDELIN, C. 1977. Image sur l'architecture des conifères. PhD Thesis, Université de Montpellier.
- EDELIN, C. 1984. L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale. Thesis, Université de Montpellier.
- ELLENBERG, H., AND D. MUELLER DOMBOIS. 1967. A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions. *Ber. geobot. Inst. eidg. tech. Hochschule Rubel* 37: 56-73.
- EMBERGER, L. 1966. Réflexions sur le spectre biologique de Raunkiaer. *Bulletin de la Société Botanique de France* 113: 147-156.
- FEKETE, G., AND J. SZUJKÓ-LACZA. 1970. Survey of the plant life-form systems and the respective research approaches. II. The Russian-Soviet Ecological and Coenological Life-form Researches. *Ann Hist natur Mus Nat Hung.*
- , 1971. survey of the plant life-form systems and the respective research approaches. III Raunkiaer's life-form conception. The application of life-forms in the characterization of phytoclimatc and in vegetation analysis. *Ann Hist natur Mus Nat Hung.*
- GATSUK, L. E., O. V. SMIRNOVA, L. I. VORONTZOVA, L. B. ZAUGOLNOVA, AND L. A. ZHUKOVA. 1998. Age states of plants of various growth forms - a review. *Journal of Ecology* 68: 675-696.
- GOETHE, J. W. V. 1790. Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha: Carl Wilhelm Ettinger.
- HALLÉ, F., AND R. OLDEMAN. 1970. Essai Sur L'architecture Et La Dynamique De Croissance Des Arbres Tropicaux.
- HALLÉ, F., R. A. A. OLDEMAN, AND P. B. TOMLINSON. 1978. Tropical Trees and Forests. An Architectural Essay. Masson, Paris.
- HALLOY, S. 1990. A morphological classification of plants, with special reference to the New Zealand alpine flora. *Journal of Vegetation Science* 1: 291-304.
- HEDBERG, O. 1964. Features of afroalpine plant ecology, *Acta Phytogeographica Suedica*. Almqvist & Wiksells Boktryckeri AB, Uppsala.
- HEDBERG, I., AND O. HEDBERG. 1979. Tropical-alpine life-forms of vascular plants. *Oikos*: 297-307.
- HILL, K. 1997. Architecture of the Wollemi pine (*Wollemia nobilis*, Araucariaceae), a unique combination of model and reiteration. *Australian Journal of Botany* 45: 817-826.
- ISHII, H. T., E. D. FORD, AND M. C. KENNEDY. 2007. Physiological and ecological implications of adaptive reiteration as a mechanism for crown maintenance and longevity. *Tree Physiology* 27: 455-462.
- JEANNODA-ROBINSON, V. 1977. Contribution à l'étude de l'architecture des herbes. PhD Thesis. Université de Montpellier.
- KATTGE, J., S. DIAZ, S. LAVOREL, I. PRENTICE, P. LEADLEY, G. BÖNISCH, E. GARNIER, et al. 2011. TRY—a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17: 2905-2935.

- KELLER, R. 1994. Neglected vegetative characters in field identification at the supraspecific level in woody plants: phyllotaxy, serial buds, syllepsis and architecture. *Botanical Journal of the Linnean Society* 116: 33-51.
- KOMAROV, A. S., M. M. PALENOVA, AND O. V. SMIRNOVA. 2003. The concept of discrete description of plant ontogenesis and cellular automata models of plant populations. *Ecological Modelling* 170: 427-439.
- KÜPPERS, M. 1989. Ecological significance of above-ground architectural patterns in woody plants: A question of cost-benefit relationships. *Trends in Ecology & Evolution* 4: 375-379.
- LAVOREL, S., AND E. GARNIER. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545-556.
- LAVOREL, S., S. MCINTYRE, J. LANDSBERG, AND T. FORBES. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 474-478.
- MEUSEL, H. 1935. Wuchsformen und Wuchstypen der europäischen Laubmoose. *Nova acta Leopoldina* ; n.F., Bd. 3, Nr. 12. Waisenhauses.
- MILLET, J., A. BOUCHARD, AND C. ÉDELIN. 1998. Plant succession and tree architecture: an attempt at reconciling two scales of analysis of vegetation dynamics. *Acta Biotheoretica* 46: 1-22.
- MILLET, J., A. BOUCHARD, AND C. ÉDELIN. 1999. Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest. *Ecoscience* 6: 187-203.
- MUELLER-DOMBOIS, D., AND H. ELLENBERG. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. Wiley. New York. 547pp.
- NAVAS, M., AND C. VIOLLE. 2009. Plant traits related to competition: how do they shape the functional diversity of communities? *Community Ecology* 10: 131-137.
- OLDEMAN, R. 1974. L'architecture de la forêt guyanaise, *Mémoires ORSTOM* vol. 73. ORSTOM, Paris. 204pp.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N., S. DÍAZ, E. GARNIER, S. LAVOREL, H. POORTER, P. JAUREGUIBERRY, M. S. BRET-HARTE, et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167-234.
- PUNTIERI, J., D. BARTHÉLÉMY, P. MARTINEZ, E. RAFFAELE, AND C. BRION. 1998. Annual-shoot growth and branching patterns in *Nothofagus dombeyi* (Fagaceae). *Canadian Journal of Botany* 76: 673-685.
- RABOTNOV, T. 1950. Problems in Analyzing the Composition of Populations for Phytocenological Purposes. *Problemy botaniki*: 465-482.
- RABOTNOV, T. A. 1969. On coenopopulations of perennial herbaceous plants in natural coenoses. *Vegetatio* 19: 87-95.
- RABOTNOV, T. 1975. On phytocoenotypes. *Phytocoenologia*: 66-72.
- RAUH, W. 1950. Morphologie der Nutzpflanzen. Quelle und Meyer, Heidelberg.
- RAUNKIAER, C. 1904. Biological types with reference to the adaptation of plants to survive the unfavourable season. In : Egerton FN (Ed.) History of Ecology, life forms of plants and statistical plant geography. Arno Press. New York.
- RAUNKIAER, C. 1905. Types biologiques pour la géographie botanique. *Bull. Acad. Roy. d. Sci. de Danemark*, 5 : 347-437
- RAUNKIAER, C. 1934. The Life Forms Of Plants And Statistical Geography. Clarendon Press, Oxford.
- SACHS, T., AND A. NOVOPLANSKY. 1995. Tree form: architectural models do not suffice. *Israel Journal of Plant Sciences* 43: 203-212.
- SEREBRIAKOV, I. 1962. Plant Ecological Morphology. Moscow: Vyshaia Shkola.
- SEREBRIAKOVA, T. 1969. Branching and tillering in the Poaceae family. *Bot Zhurn Moscow*, 54: 858-871.
- SHIPLEY, B., D. VILE, AND E. GARNIER. 2006. From plant traits to plant communities: a statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science* 314: 812-814.
- SMIRNOVA, O. V., AND M. V. BOBROVSKII. 2001. Tree ontogeny and its reflection in the structure and dynamics of plant and soil covers. *Russian Journal of Ecology* 32: 159-163.
- SPECK, T., AND N. P. ROWE. 1999. A quantitative approach for analytically defining size, growth form and habit in living and fossil plants In M. H. Kurmann and A. R. Hemsley [eds.], The Evolution Of Plant Architecture, 447 – 479. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.

- SZUJKÓ-LACZA, J., AND G. FEKETE. 1969. Survey of the plant life-form systems and the respective research approaches. I. . *Ann Hist natur Mus Nat Hung.*
- TOMLINSON, P. B. 1990. The structural biology of palms. Clarendon press, Oxford University Press, UK.
- TROCHAIN, J.-L. 1966. Types biologiques chez les végétaux intertropicaux (Angiospermes). *Bulletin de la Société Botanique de France*, 113: 187-196.
- TROLL, W. 1937. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. G. Borntraeger. Berlin. 955pp.
- URANOV, A. 1975. Age spectrum of the phytocoenopopulation as a function of time and energetic wave processes. *Biologicheskie Nauki* 2: 7-34.
- VAN DER WIJK, R. 1932. Morphologie und Anatomie der Musci. In F.Verdoorn [ed] *Manual of Bryology*, 1-40. The Hague.
- VEILLON, J. M. 1976. Architecture végétative de quelques arbres de l'Archipel Neo-caledonien. PhD Thesis
- VELLEND, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* 85: 183-206.
- VESQUE, J. 1882. L'espèce végétale considérée au point de vue de l'anatomie comparée. *Ann. Sci. Nat. Bot. 6 Sér. 13*
- VESTER, H., AND A. CLEEF. 1998. Tree architecture and secondary tropical rain forest development. A case study in Araracuara, Colombian Amazonia. *Flora* 193: 75-97.
- VIOLLE, C., M-L. NAVAS, D. VILE, E. KAZAKOU, C. FORTUNEL, I. HUMMEL, AND E. GARNIER. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892.
- VIOLLE, C., A. BONIS, M. PLANTEGENEST, C. CUDENNEC, C. DAMGAARD, B. MARION, D. LE CŒUR, AND J. B. BOUZILLÉ. 2011. Plant functional traits capture species richness variations along a flooding gradient. *Oikos* 120: 389-398.
- VON HUMBOLDT, F. H. A., AND A. BONPLAND. 1818. *Plantae aequinoctiales*. Schoell. , Paris
- WARMING, E. 1884. Om skudbygning, overvintring og foryngelse. *Festkr. Naturh. Foren, Copenhagen.*
- WARMING, E. 1909. *Oecology Of Plants An Introduction To The Study Of Plant-Communities*. Clarendon, Oxford.

Chapitre 1 : La méthode architecturale est-elle efficace pour l'analyse de l'ensemble des formes de croissance?

En préparation pour soumission à *Annals of Botany*

Introduction

L'étude de l'architecture des plantes est apparue au début des années 70 (Hallé et Oldeman, 1970 ; Hallé, Oldeman et Tomlinson 1978). C'est une discipline fondée sur l'analyse morphologique qui cherche à rendre compte de l'organisation spatio-temporelle de l'appareil végétatif des plantes. Plusieurs concepts ont été créés dont quatre se sont révélés particulièrement importants à l'usage : 1° le concept de catégorie d'axes qui constate que le corps des plantes est constitué de catégories caulinaires (Edelin, 1977) et racinaires (Atger et al. 1994) morphologiquement et fonctionnellement différenciées les unes par rapport aux autres. 2° le concept d'unité architecturale (Edelin, 1977 ; Barthélémy & al, 1991) qui reflète le fait que ces catégories sont disposées de manière hiérarchisée et forment des ensembles ramifiés fonctionnellement cohérents qui constituent l'architecture élémentaire de la plante, 3° le concept de répétition (Oldeman, 1974) qui correspond à un mode de ramification particulier par lequel l'unité architecturale est capable de se dupliquer totalement ou partiellement au cours de l'ontogenèse, 4° le concept de stades de développement (Edelin, 1984 ; Barthélémy et Caraglio, 2007) qui définissent les étapes de l'ontogenèse de l'organisme végétal par des caractères morphologiques objectifs et simples. Le concept de modèle architectural (Hallé et Oldeman, 1970) qui fut le premier à être émis et qui a été révisé à différents moments (Cremers et al., 1995 ; Hallé, 2004) s'est montré très pertinent pour une approche systématique (Keller, 1994 ; Cremers, 1977, 1992) et floristique des végétaux (flore d'Afrique du Sud), mais s'est avéré trop général pour comprendre l'organisation des arbres (Sachs et Novoplansky, 1995) avec le niveau de précision requis aujourd'hui, notamment si on veut modéliser leur développement.

Les concepts architecturaux ont été découverts à partir de l'analyse quasi exclusive des arbres tropicaux et tempérés (*e.g.*: Hallé et Oldeman, 1970, Veillon 1976, Edelin 1977, 1984, Grosfeld et al., 1999, Barthelemy et Caraglio, 2007) et c'est en général à ce type de plante qu'ils sont appliqués aujourd'hui (Barthélémy et Caraglio, 2007 ; Puntieri et al., 1998, 2010 ; Hill, 1997 ; Vester et Cleef, 1998 ; Ishii et al., 2007). Quelques études ont été effectuées sur l'architecture d'autres formes de croissance : certaines plantes herbacées (Jeannoda-Robinson 1977 ; Castro dos Santos 1981 ; Bell, 1979, 1980 ; Tomlinson, 1990 ; Moulia et al 1999), des lianes (Cremers, 1974), ou plus récemment des buissons (Barret, 2003 ; Charles-Dominique 2010 ; Isnard et al, 2012) mais ces travaux sont rares et à l'exception des recherches les plus récentes, la plupart n'interprète la structure de ces plantes qu'en terme de modèle architectural et ne révèlent pas toutes les propriétés de leur architecture.

Les descriptions morphologiques effectuées depuis le début du 18^{ème} siècle ont apporté beaucoup d'éléments sur la connaissance des formes de croissance. Les travaux de Irmisch (1863), Sachs (1875), Goebel (1900), mais aussi Warming (1884), Raunkiaer, et plus récemment Troll (1925 à 1942) et Rauh (1937, 1939, 1950, 1979, 1988) en recèlent de nombreux exemples. Cependant ces observations représentent le plus souvent la structure de la plante à un moment précis de sa vie et/ou ne montrent que les premiers stades de leur ontogenèse (par ex. Rauh, Irmisch) ce qui ne permet pas de comprendre leur architecture. Les recherches des botanistes et des écologues russes de ces dernières décennies (Rabotnov, 1950, 1969, 1975 ; Serebriakov, 1962 ; Serebriakova, 1969 ; Uranov, 1975 ; Gatsuk et al., 1998, Zhukova et al., 2001 ; Zhukova et Glotov, 2001 ; Smirnova et al., 2001 ; Komarov et al., 2003) semblent mieux refléter l'organisation et le fonctionnement des diverses formes de croissance, du moins pour les espèces des pays tempérés, car ils retracent dans les descriptions et la caractérisation des espèces en formes de croissance, la totalité de leur ontogenèse. Malheureusement, ils sont peu utilisables pour comprendre et analyser l'architecture des formes de croissance car en dehors des dessins ces travaux nous sont difficilement accessibles dans leur intégralité pour des raisons linguistiques.

En dehors des modèles architecturaux, pour lesquels nous possédons suffisamment d'informations pour avoir la certitude qu'ils se rencontrent ailleurs que chez les arbres, nous ne sommes pas sûrs que l'architecture des autres formes de croissance réponde aux mêmes lois qu'eux. En d'autres termes, les concepts architecturaux leur sont-elles applicables et si oui dans quelles limites ?

Pour répondre à cette question nous avons engagé une série de recherches durant ces dernières années, dont nous présentons aujourd'hui les résultats. Les analyses ont été effectuées sur des arbustes, des arbrisseaux, des sous-arbrisseaux et des lianes. Dans un premier temps nous avons décrit leur structure à l'aide des descripteurs morphologiques habituellement employés pour les analyses architecturales puis nous avons cherché à les interpréter à l'aide des concepts architecturaux. Nous montrons que les plantes ainsi étudiées peuvent s'interpréter efficacement à l'aide des quatre concepts mentionnés précédemment suggérant que les règles d'édification et d'organisation de la structure des arbres pourraient être les mêmes pour l'ensemble des Spermaphytes. Cette constatation permet d'envisager une redéfinition des formes de croissance sur des critères plus précis et plus objectifs que ceux actuellement en usage.

Matériel et méthodes

Matériel végétal

Pour répondre à notre question, nous avons sélectionné des espèces tempérées et tropicales, couvrant l'essentiel des formes de croissance (herbacées annuelles et pérennes, buissons, plantes rampantes, lianes) non arborescentes. Les analyses effectuées au cours de cette thèse se limitent à l'étude des sous-arbrisseaux et des plantes herbacées annuelles et pérennes et nous avons décidé pour cette étude d'ajouter des formes de croissance que nous n'avons pas pu étudier ou que nous présentons déjà dans les autres chapitres de ce manuscrit. Pour cela nous avons intégré des résultats non publiés, obtenus dans le cadre des recherches du laboratoire de botanique tropical de l'institut de botanique et de l'UMR AMAP de Montpellier, par Thierry Coudurier, Sylvia Chamboredon, Estelle Forey, Damien Gineste et François Lagillier.

- Herbacée annuelle : *Catapodium rigidum* (L.) C.E.Hubb. *syn. Scleropoa Rigida* (L.) Griseb.
- Herbacée pérenne : *Asphodelus cerasiferus* L. (contribution de Gineste)
- Lianes : *Bauhinia guianensis* Aubl. (contribution de Coudurier), *Hedera helix* L. (contribution de Lagillier)
- Sous-arbrisseau : *Fumana thymifolia* (L.) Sprach.
- Buisson : *Ruscus aculeatus* L. (contribution de Chamboredon et Forey)

Sites d'étude

Nous avons étudié ces espèces principalement en populations naturelles, dans des zones géographiques où elles sont abondantes, de manière à pouvoir trouver des populations suffisamment grandes qui présentent des individus à différents stades ontogéniques. Nous avons étudié *B. guianensis* en Guyane Française et les autres espèces en France métropolitaine. Les sites d'études de Guyane française sont situés sur la piste de Saint Elie (N 5°20', W 53°06') et autour du carbet de la station d'étude de Paracou (N 5°18', W 52°53'). Les sites d'étude en France métropolitaine sont situés dans la région languedocienne. *Asphodelus cerasiferus* a été étudiée à Valflaunès (N 43°78', O 3°83'), au nord de Millau sur le Puech d'Andan (N 44°12', O 3°07) et à Saint Privat sur le Col du vent (N 43°74', O 3°46'). *Catapodium rigidum* a été étudié dans les garrigues et les sur les bords de route du nord de Montpellier (N 43°64', 3°87'). *Fumana thymifolia* a été étudié dans les garrigues et les sur les bords de route du

Nord de Montpellier (N 43°64', 3°87') et sur les flancs du Pic Saint-Loup autour de Saint-Martin de Londres (N 43°77', O 3°81'). *Hedera helix* a été étudié dans la réserve du Lunaret et le long des berges de Lavalette à Montpellier (N 43°64', O 3°87'). Enfin, *Ruscus aculeatus* a été étudié dans le bois de Montmaur (N 43° 64', O 3° 86') et dans les jardins de l'Institut de Botanique (N 43°61', O 3°87') à Montpellier

Descripteurs morphologiques et échantillonnage

Nous avons analysé la morphologie de l'appareil végétatif des six espèces à l'aide des descripteurs morphologiques utilisés dans la méthode architecturale afin de vérifier l'application des concepts architecturaux. Pour cela nous avons échantillonné pour chaque espèce 100 individus à différents stades ontogéniques, allant de la plantule à l'individu sénescant puis décrit qualitativement la structure de la plante. La description des axes constituant le système ramifié a été réalisée de à l'aide descripteurs classiques en morphologie végétale destinés à définir le mode de croissance, le mode de ramification et la différenciation morphologique des tiges (Barthélémy et Caraglio, 2007). Nous avons ensuite résumé nos observations dans une série de schémas décrivant la structure et le mode développement de l'espèce.

Résultats

***Asphodelus ceraciferus* L.**

Asphodelus L. est un genre comprenant 16 espèces de la famille des Asphodelaceae qui est répandu des îles Canaries à l'Asie centrale et du Nord de la France, la Suisse et de la Bulgarie jusque dans la Sahara (Diaz Lifantes, 1996 ; Boatwright, 2012). *Asphodelus cerasiferus* est une géophyte rhizomateuse originaire du Sud de l'Europe, très commune dans les milieux ouverts rocaillieux méditerranéens. Elle réalise son cycle de développement de l'automne (novembre) à la fin du printemps (fin juin, début juillet) et fleurit entre mi-mai et fin juin. L'inflorescence est constituée par une grande hampe florale et forme une grande grappe de fleurs trimères blanches. Ses racines tubéreuses étaient autrefois utilisées dans la région méditerranéenne française, sous forme de farine pour la confection de pains. L'analyse morphologique de cette espèce nous a permis de mettre en évidence l'organisation de sa structure au cours des grandes étapes de son développement. On peut distinguer trois niveaux d'organisation : le module, la série linéaire de modules et le complexe ramifié.

Le module

Il s'agit d'une tige monocaule orthotrope à phyllotaxie spiralée et à croissance rythmique. Les feuilles sont séparées par des entrenœuds très courts (Fig. 1A). Les unités de croissance successives comportent deux types de feuilles : des feuilles-écailles suivies par des feuilles assimilatrices oblongues qui sortent du sol en formant une rosette. Le diamètre primaire de la tige, très fin la première année, s'accroît progressivement à chaque nouvelle phase de croissance jusqu'à parvenir à une épaisseur d'environ 2 centimètres. Au moment de la germination elle porte à sa base une racine primaire qui disparaît rapidement et est remplacée par des racines adventives dont le nombre s'accroît durant les premières années du développement jusqu'à parvenir à un nombre à peu près constant, une dizaine par unité de croissance. Ce sont des racines tractrices qui enfoncent chaque année le rhizome d'une

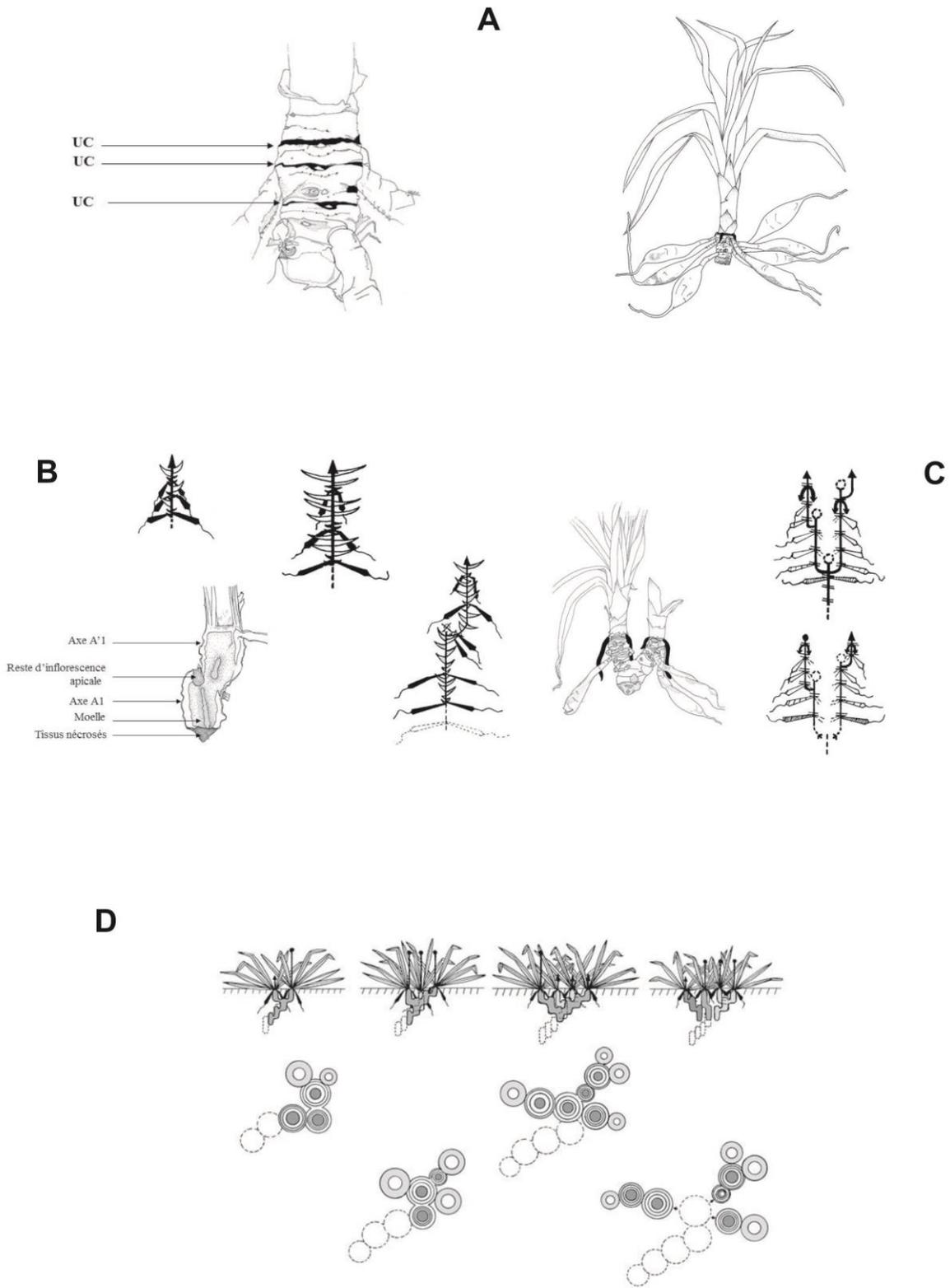


Figure 1|Architecture d'*Asphodelus cerasiferus*. A Module. B Série linéaire de modules. C Complexe ramifié. D Occupation spatiale au cours de l'ontogénèse.

valeur équivalente à la longueur de la nouvelle unité de croissance formée. Tout comme la tige elle-même, ces racines sont tubérisées et leur contenu est employé pour alimenter la future unité de croissance. Les parties les plus anciennes du rhizome meurent, se nécrosent et disparaissent après quelques années. En fin de développement le rhizome fleurit terminalement.

La série linéaire de modules

Après la floraison, un bourgeon situé à l'aisselle de l'une des dernières feuilles immédiatement sous l'inflorescence donne naissance à un nouveau module qui lui est identique (Fig. 1B). Cependant il acquiert d'emblée un fort diamètre primaire et sa floraison intervient plus précocément que lui. La répétition de ce processus de ramification sympodiale monochasiale conduit au développement d'une série linéaire de modules dont la présence est rendue évidente en raison de l'absence de toute croissance secondaire. Comme au niveau du premier module, les parties les plus anciennes meurent et se dégradent laissant disparaître les modules les plus anciens de la série qui s'enfoncent chaque année dans le sol sous l'effet des racines tractrices dernièrement apparues.

Le complexe ramifié

La série linéaire comprend moins d'une dizaine de modules. Après floraison du dernier de la série, deux relais sub-terminaux apparaissent à l'aisselle des feuilles situées juste sous l'inflorescence (Fig. 1C). Cette ramification sympodiale dichasiale est à l'origine de deux séries linéaires de modules qui à leur tour formeront une fourche terminale. Ainsi se constitue un complexe ramifié sympodial polychasial par répétition de séries linéaires de modules. La mort et la nécrose des parties les plus anciennes séparent chaque série l'une de l'autre. Bien qu'elles ne soient plus reliées, elles poursuivent l'expansion latérale de l'individu qui présente alors une structure éclatée. Sur les modules les plus anciens de chaque série il arrive de trouver de petites pousses différées issues de bourgeons latents portés par des portions de tige encore vivantes mais entourées de tissus nécrosés. Ces bourgeons sont à l'origine d'une nouvelle série linéaire de modules semblable à celle issue de la graine, avec notamment la mise en place de modules de taille croissante.

***Bauhinia guianensis* Aubl.**

Avec 300 à 350 espèces (Sinou & al 2009), le genre *Bauhinia* est l'un des plus vastes de la sous-Famille des Cesalpinioideae (Fabaceae). *Bauhinia guianensis* est une liane commune de la forêt guyanaise. Comme d'autres espèces du même genre, sa tige a la forme d'un ruban ondulé, ce qui la rend facilement repérable, et lui a valu le nom créole « d'échelle tortue ». Les espèces américaines de *Bauhinia* dont 9 sont présentes en Guyane, sont pour la plupart des lianes.

L'étude de l'architecture de *B. guianensis* nous a permis de mettre en évidence trois niveaux de complexité structurale : le module, le complexe ramifié, la plante entière.

Le module

Le module est un monopode constitué de 2 catégories d'axes à phyllotaxie alterne distique (Fig. 2B). L'axe primaire est long et aplati dans un plan perpendiculaire à ses deux orthostiques. C'est un axe mixte. Sa partie proximale est orthotrope et porte à sa base quelques feuilles transformées en crochets séparées par des entre-nœuds courts. Elles sont suivies par des feuilles assimilatrices bilobées puis des feuilles réduites parfois à leur seule gaine foliaire séparées par des entrenœuds de taille

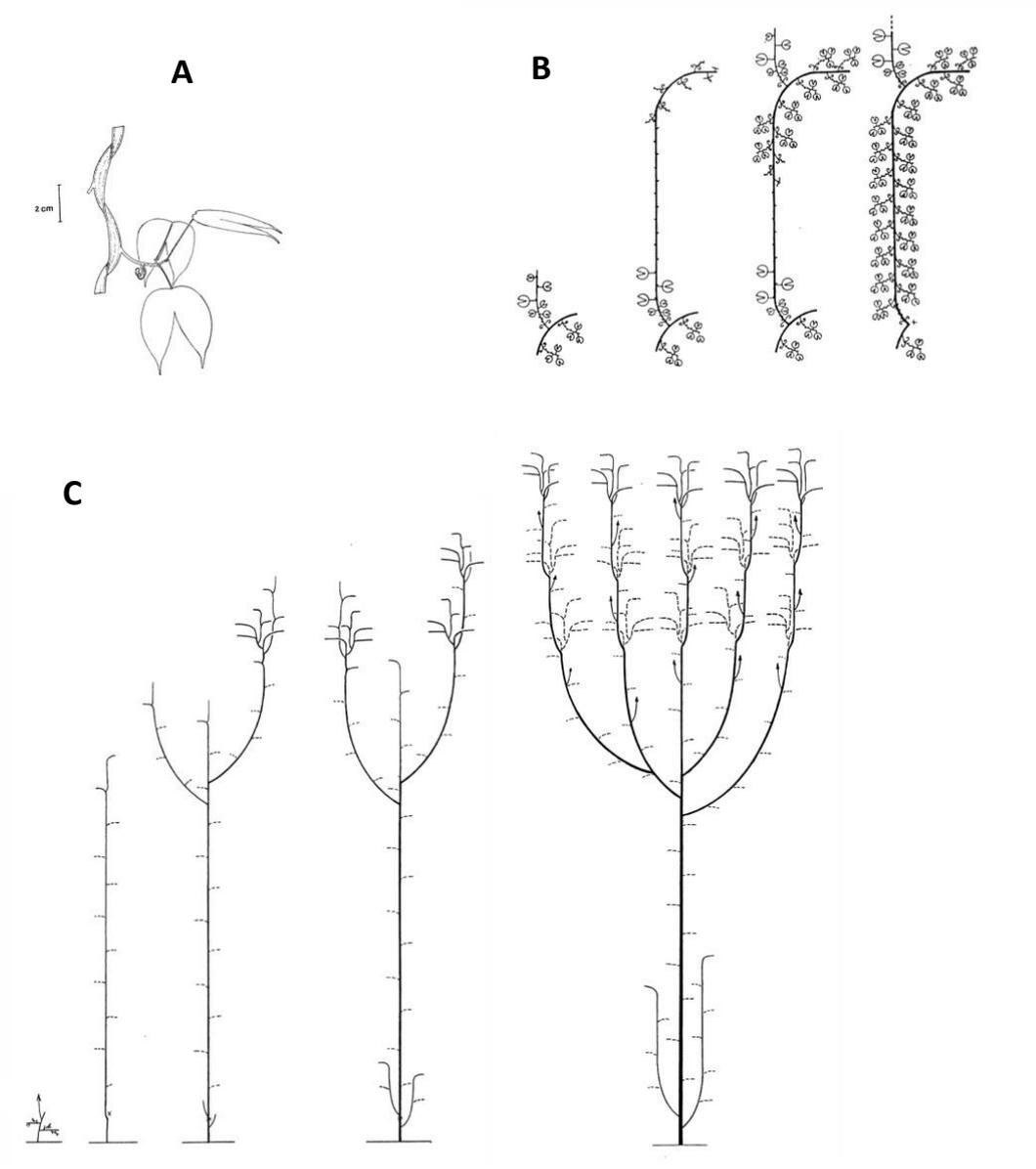


Figure 2|Architecture de *B. guianensis*. A Rameau court. B Séquence d'apparition des rameaux courts. C Ontogénèse

croissante. La partie distale de l'axe est plagiotrope et porte uniquement des feuilles réduites non assimilatrices, séparées par des entrenœuds longs. Son apex meurt et se nécrose.

L'axe primaire a une ramification continue. A l'exception des premiers nœuds, dont les feuilles axillent seulement des bourgeons latents, tous les autres portent des rameaux courts latéraux (Fig 2A). Ce sont des axes plagiotropes souvent même dirigés vers le bas qui émettent à la base deux à trois feuilles transformées en crochet puis quelques feuilles assimilatrices bilobées séparés par des entre nœuds courts.

La ramification de l'axe primaire est immédiate mais les rameaux latéraux axillés par les feuilles les plus distales ont une vitesse de croissance plus rapide que ceux de la partie proximale de sorte que leur développement se déroule de façon basipète tout au long de l'axe porteur. Ce n'est en général que lorsque le module est fermement accroché que les rameaux latéraux entrent en croissance.

La série linéaire de modules

A la mort de l'apex de l'axe primaire du module, un relais se forme par dédifférenciation d'un rameau court ou d'un bourgeon axillaire situé dans la zone de courbure séparant ses parties orthotrope et plagiotrope (Fig. 2C). Il est structuré comme le module dont il dérive et lorsqu'il meurt à son extrémité un nouveau module apparaît qui en assure le relais. La plante édifie ainsi une série sympodiale linéaire de modules mixtes monopodiaux qui peut compter jusqu'à 15 modules successifs.

Le complexe ramifié

Chaque série linéaire de modules se termine par une fourche née de la dédifférenciation de quelques rameaux consécutifs au niveau de la zone de courbure du dernier module, parfois avant même qu'il ait achevé son développement (Fig. 2C). Ils donnent chacun naissance à une nouvelle série linéaire qui se termine de manière identique. Ainsi naît un complexe ramifié polychasial dont les éléments successifs, peu nombreux chez cette espèce, sont de plus en plus courts. La formation du complexe se produit lorsque la liane est déjà bien accrochée dans son environnement immédiat et qu'elle s'étend au sein de la canopée des arbres support.

La plante entière

A tout moment du développement de la liane, des bourgeons latents peuvent entrer en croissance et mettre en place de manière différée dans le temps des séries linéaires de modules ou des complexes ramifiés qui vont s'ajouter au complexe ramifié primaire en cours d'édification (Fig. 2C). Leur nombre et leur taille peuvent devenir si importants que chez la plante adulte ils constituent l'essentiel des grands axes qui structurent l'organisme. Leur abondance est vraisemblablement liée aux contraintes de l'environnement extrêmement changeant dans lequel croît la liane. Le développement de nouveaux complexes ramifiés à partir de bourgeons latents peut en effet compenser la perte d'une partie de la plante à l'occasion par exemple de la chute d'une branche de l'arbre support, ou permettre à l'organisme d'aller explorer des régions nouvelles de la canopée lorsque d'autres parties de la plante n'en rencontrent plus de support sur lesquels se fixer.

***Catapodium rigidum* (L.) C.E. Hubb.**

Catapodium est un genre de la tribu de Poeae et de la sous-tribu Parapholiinae appartenant à la famille des Poaceae (Soreng et al., 2015). *Catapodium rigidum* est une plante herbacée annuelle qui accomplit son cycle de développement du printemps à l'été. C'est une espèce adventive largement répartie à travers le globe, des Amériques jusqu'à la région Irano-Touranienne, même dans les zones boréales et arctiques, mais pas dans les zones tropicales (Watson and Dallwitz, 1992). Cette espèce caractéristique des milieux ouverts, vit en petites colonies dans des micros habitats secs (Clarck, 1974). Son architecture repose sur la répétition d'un module fondamental.

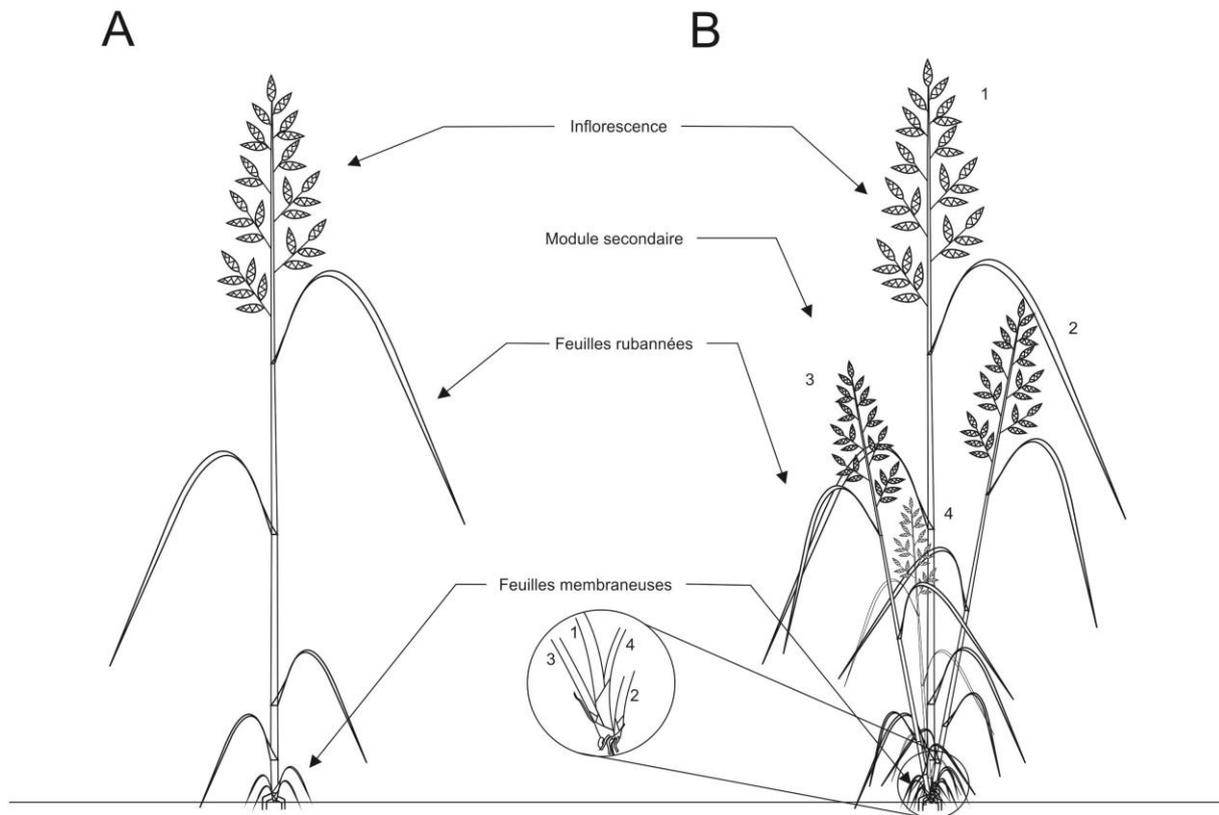


Figure 3 | Architecture de *C. rigidum*. A Module. B Plante entière

Le module

Après germination au printemps, l'individu est constitué d'un axe monopodial, orthotrope, à phyllotaxie alterne distique à floraison terminale (Fig. 3A). Cet axe aux nœuds genouillés est composé en moyenne de huit feuilles dont la ligule est oblongue et déchirée, disposées selon 2 zones remarquables : une zone proximale, à la base du module portant 4 feuilles membraneuses, séparées par des entre-nœuds courts et une zone distale portant 4 feuilles assimilatrices séparées par des entre-nœuds longs. Le méristème apical de cet axe a un développement défini et fleurit au cours de l'été. L'inflorescence peut varier entre une simple grappe ou une panicule présentant jusqu'à trois ordres d'axes. Les épillets sont dressés, brièvement pédicellés, linéaires-oblongs, et portent de 5 à 11 fleurs persistantes, assez lâches, mesurant entre 1 et 2 mm.

En cas de traumatisme de la plante, un bourgeon latent situé à l'aisselle de la feuille de chaque module la plus proche de la zone traumatisée donne naissance, par ramification différée à de nouveaux modules qui régénèrent la structure complète de l'organisme.

La plante ramifiée

Lors de la mise en place du premier axe, on constate quasiment simultanément l'apparition d'axes latéraux à croissance initialement lente provenant des bourgeons situés à l'aisselle des feuilles membraneuses de la zone à entre nœuds courts (Fig. 3B). Ces axes ont un développement intravaginal, c'est à dire qu'ils poussent à l'aisselle de leur feuille axillante sans transpercer sa gaine. Le premier module latéral formé apparaît donc à l'aisselle de la feuille la plus ancienne de la zone à entre-nœuds courts, et ainsi de suite jusqu'à ce que tous les nœuds portant une feuille membraneuse soient ramifiés. La structure de ces modules est similaire à celle de l'axe principal et comprend également 2 zones distinctes l'une à feuilles membraneuses et l'autre à feuilles rubanées. La zone proximale du module latéral est cependant plus réduite que celle du module initial dont les dimensions sont plus importantes. Ces modules latéraux peuvent porter à leur tour un module fils qui prend naissance à l'aisselle d'une feuille membraneuse de sa zone à entre-nœuds courts.

***Fumana thymifolia* (L.) Sprach.**

Le genre *Fumana* de la famille des Cistaceae comporte 25 taxons et a une répartition principalement circumméditerranéenne s'étendant jusqu'en Suède au Nord (île Oland) et en Asie centrale à l'Est. *Fumana thymifolia* est un petit ligneux vivant dans des zones sèches, rocheuses et parfois sablonneuses du pourtour méditerranéen (GBIF, 2015). L'analyse morphologique de *Fumana thymifolia* permet de reconnaître trois niveaux de complexité structurale : le module, le complexe ramifié, la plante entière.

Le module

Le module est la structure élémentaire de cette plante (Fig. 4A). Il se présente sous forme d'un petit monopode composé de trois catégories d'axes à phyllotaxie opposée-décussée : l'axe principal, orthotrope et de fort diamètre, se termine par une inflorescence apicale. Sa croissance et sa ramification sont rythmiques. Ses unités de croissance, séparées par quelques entrenœuds courts, portent des étages de rameaux longs à floraison terminale en position mesotone ; les rameaux courts sont situés sur la partie proximale et distale de l'unité de croissance. La symétrie de la ramification est radiale. Les axes longs sont des monopodes orthotropes de faible diamètre terminés par une inflorescence apicale. Leur croissance et leur ramification sont rythmiques. Leurs unités de croissance portent des étages de rameaux courts placés en position mésotone. Leur symétrie de ramification est radiale. Lorsque le méristème apical de l'axe principal et des axes longs passe à l'état floral, la phyllotaxie devient alterne

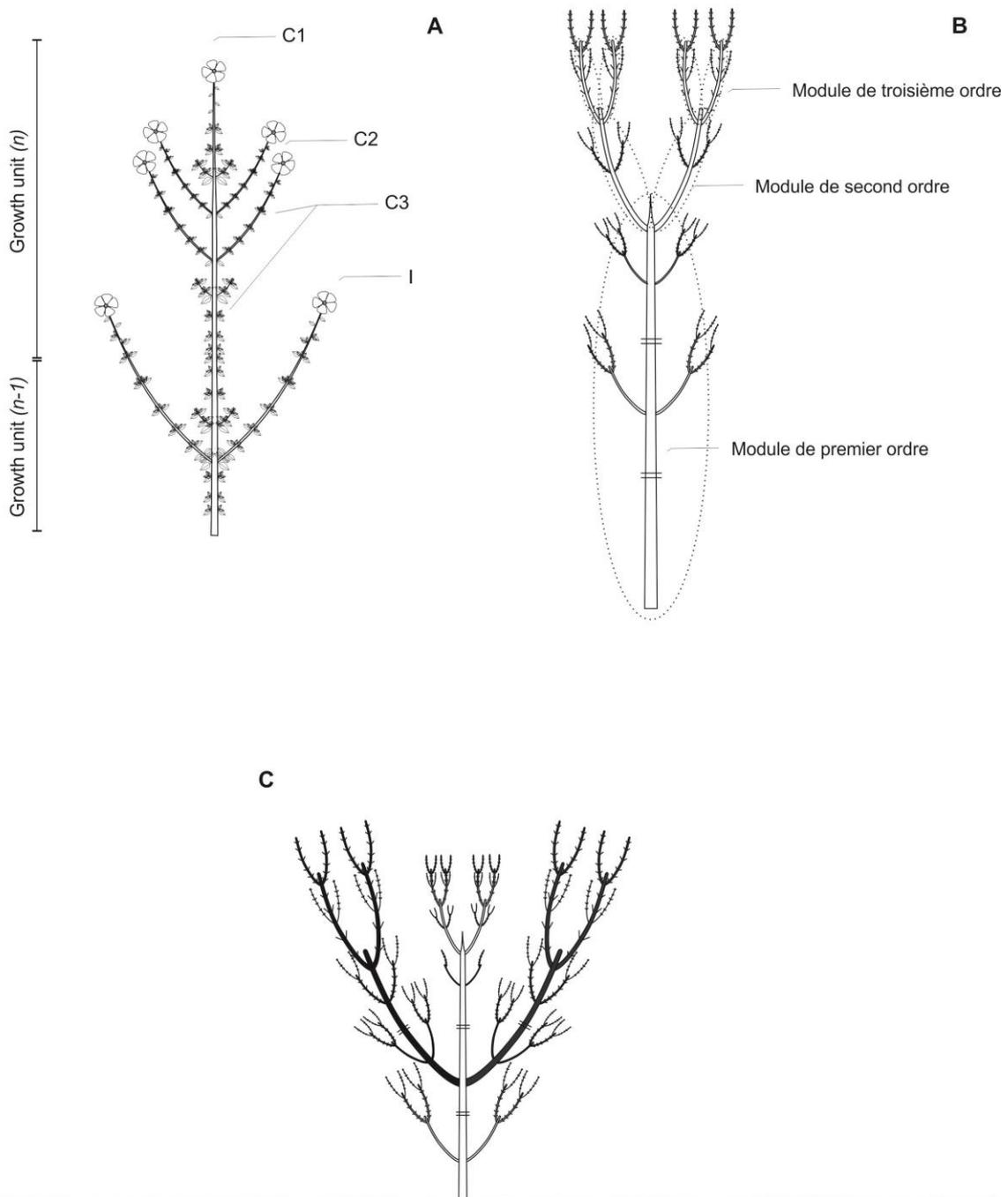


Figure 4|Architecture de *F. thymifolia*. A Module. B complexe ramifié. C Plante entière (complexe ramifiés secondaires en noir)

spiralee ; cette portion de tige est rapidement elaguee apres que les fleurs se soient fanees. Les rameaux courts sont de petits axes orthotropes non-ramifies qui presentent une croissance primaire et secondaire tres faible et ne fleurissent pas.

Le complexe ramifié

Le complexe ramifié est un sympode polychasial (Fig. 4B) qui peut mesurer jusqu'à une trentaine de centimètres. Il est constitué d'une succession de modules monopodiaux semblables à celui précédemment décrit, et qui dérivent les uns aux autres par ramification subapicale, à l'aisselle des feuilles situées au niveau des derniers nœuds disposés selon une phyllotaxie opposée-décussée, sous les inflorescences terminales des axes principaux des modules. Cependant de module en module leur longueur décroît et leur structure se simplifie. Les modules périphériques sont courts et dépourvus d'axes longs. Ils comportent seulement un axe principal à floraison terminale et des rameaux courts latéraux. Par ailleurs, si la ramification sympodiale est polychasiale à l'extrémité du premier module, le nombre de relais diminue à mesure que le complexe ramifié se développe : à sa périphérie la ramification devient alors monochasiale. Les axes longs issus de la portion mésotone des modules se ramifient également de manière sympodiale et forment chacun une série de relais uniquement constitués par des axes longs.

La plante entière

La plante entière est formée de plusieurs complexes ramifiés comprenant le complexe primaire précédemment décrit, et des complexes secondaires qui se développent en même temps que lui à partir de la partie médiane de son premier module (Fig.4C). Chaque complexe secondaire est un système ramifié sympodial dont l'architecture est semblable à celle du complexe primaire. Les complexes ramifiés issus de la première et de la dernière unité de croissance de l'axe principal du complexe primaire sont de petite taille mais ceux issus de la seconde unité de croissance sont les plus développés ; la disposition de ces complexes est alors mésotone par rapport au module porteur. Cette architecture peut être complétée par des complexes ramifiés différés, répétant l'architecture du complexe ramifié primaire, qui prennent naissance à la base des complexes ramifiés, primaires et secondaires.

Le développement des complexes ramifiés séquentiels et différés peut s'accompagner d'un processus particulier de fragmentation longitudinale. Des sillons apparaissent le long des axes principaux des complexes ramifiés secondaires à partir de la zone de leur insertion sur le complexe primaire, provenant d'un arrêt localisé du fonctionnement cambial. Entre les sillons, le cambium continue de fonctionner et des veines de bois se forment et grossissent d'année en année. Sur les modules les plus anciens, la tige finit par se fendre en longueur jusqu'aux racines au niveau des sillons, ce qui peut conduire à l'isolement complet d'une partie ou d'un complexe ramifié entier.

Hedera helix L.

Hedera est un petit genre de la famille des Araliaceae comportant un quinzaine d'espèces. *Hedera helix* est une liane ligneuse originaire d'Europe et d'Asie occidentale dont l'aire de répartition s'étend entre la région méditerranéenne et la Scandinavie. Elle germe au sol et après une phase rampante végétative, grimpe sur les obstacles qu'elle rencontre, s'y déploie et fleurit. Les changements de forme et de disposition foliaires au cours de son développement ainsi que les racines adventives qui l'ancrent au support ont fait l'objet de nombreuses études tant morphologiques (Steinheil 1835, Trécul 1846, Buchenau 1864, Furlani 1914, Weisse 1924 & 1925) que morphogénétiques (Doorenbos 1954, Kranz 1931, Robbins, 1964, Fryman et al 1973, Rogler 1975). En revanche la structure de la plante entière n'est pas connue. On sait qu'elle commence en émettant un axe primaire orthotrope qui se courbe dès la

seconde année pour former la partie initiale de l'axe rampant. On sait également que lorsque la plante est florifère les inflorescences sont portées par des branches sympodiales constituées de modules orthotropes, mais le passage entre ces deux états n'est pas connu. C'est pourquoi nous avons réalisé l'analyse de l'ensemble de l'appareil végétatif et de son développement depuis la germination jusqu'au stade adulte.

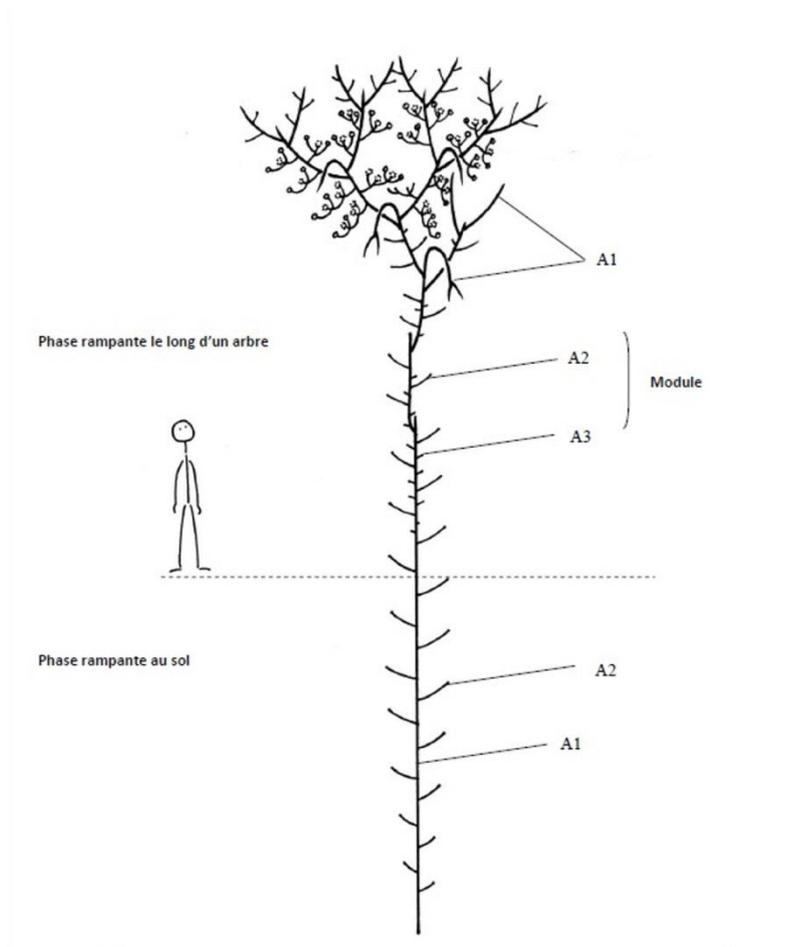


Figure 5| Architecture de *H. helix*

Le lierre est une plante sympodiale. On peut y reconnaître 4 niveaux d'organisation de complexité croissante : le module, la série linéaire de modules, le complexe ramifié et la plante entière.

Le module

Le module d'*Hedera helix* est un monopode constitué de 3 catégories d'axes à croissance rythmique. L'axe primaire est plagiotrope à phyllotaxie distique. Il a une croissance rythmique ; ses unités de croissance sont séparées par des feuilles écailles espacés par des entrenœuds courts plus ou moins étirés (Fig. 5). Il se ramifie de façon différée et produit latéralement des rameaux longs de quelques décimètres et des rameaux courts comportant seulement quelques feuilles séparées par de minuscules entrenœuds.

La série linéaire de modules

L'axe primaire du module a une croissance définie. A la disparition de son apex un relais se forme à partir d'un bourgeon axillaire ou d'un axe en croissance situé à une distance variable de son apex. Il s'agit d'un module ayant la même structure et le même devenir que celui dont il dérive (Fig. 5). Dans sa partie distale un autre module se développe à son tour et la répétition de ce mode de ramification sympodiale monochasiale conduit à l'édification d'une brève série linéaire de modules.

Le complexe ramifié

La série linéaire s'achève par l'apparition, sur son dernier module, de deux ou trois relais au lieu d'un seul (Fig. 5). Les modules issus de cette ramification sont organisés comme celui dont ils dérivent et dans leur partie distale ils produisent à leur tour plusieurs modules relais. Ainsi s'établit au cours du temps un complexe ramifié sympodial polychasial qui ne cesse dès lors de s'accroître au cours du développement de la plante.

La plante entière

Les structures précédemment décrites sont édifiées au cours de l'ontogenèse séquentielle de l'organisme. Durant ce développement de nombreux bourgeons restés latents et complètent cette structure en produisant des ensembles ramifiés de différente nature : de simples rameaux courts ou longs, des modules entiers ou des complexes ramifiés. Ces formations apparaissent d'abord sur les axes rampants sur le sol principalement à l'occasion des nombreux traumatismes qui les affectent dans leur milieu naturel. Par la suite elles se produisent particulièrement au niveau de la jonction entre la partie prostrée au sol et la base de la partie grimpant sur le support, ce qui permet à la plante d'émettre plusieurs complexes ramifiés qui s'étendent, sur le même arbre.

Remarques sur les métamorphoses du lierre

Ainsi que nous l'avons mentionné initialement, le lierre présente de nombreux changements morphologiques et fonctionnels au cours de son ontogenèse. L'étude architecturale de cette plante permet de préciser la nature de ces transformations et montrent surtout le lien existant entre elles et le moment où elles se produisent lors du développement. Les changements s'effectuent en parallèle et concernent :

La longueur des modules : hors traumatisme, le premier module est le plus grand et peut dépasser 10 mètres de longueur. Les suivants sont beaucoup plus courts avec seulement 1 à 3 mètres de long.

La structure, la localisation et la fonction des racines adventives : lorsqu'un module est en contact avec le sol, ses racines adventives sont formées exclusivement sur la face inférieure de l'axe primaire sur lequel elles sont irrégulièrement disposées ; elles sont alors fines et longues et servent à l'ancrage de l'axe et à l'approvisionnement hydrique et minéral de l'organisme. Lorsque le module rampe sur un autre support, un tronc d'arbre ou un rocher par exemple, ses racines adventives sont portées par l'axe primaire et les axes longs latéraux, et elles s'étendent à toute la longueur des entrenœuds ; elles sont épaisses et courtes et servent uniquement à la fixation de la plante.

Le caractère rampant des axes et la direction de croissance : tant que la plante est sur le sol ses axes longs primaire et secondaire sont rampants. Il en est de même au début de l'ascension de la plante sur un tronc en raison de la présence des racines-crampons qui fixent les axes A1 et A2 au support. Cependant il arrive un moment dans l'ontogenèse de l'organisme où les axes A2 ne produisent plus de racines-crampons et n'adhèrent plus au support. Ils peuvent alors s'étendre plus ou moins

perpendiculairement au tronc de l'arbre support tandis que leur apex acquiert une direction de croissance verticale vers le haut (orthotropie négative). Dans une phase avancée de l'ontogenèse de l'organisme, la disparition de la capacité de production des racines adventives gagne aussi tardivement l'extrémité de l'axe primaire des modules, de sorte que leur partie distale située en aval des modules relais s'affaisse vers l'extérieur du tronc.

La phyllotaxie et la forme foliaire : tant que les axes sont rampants, leur phyllotaxie est distique et les feuilles sont tri- à pentalobées ; c'est le cas sur toutes les catégories d'axes lorsque la plante est au sol ou commence à grimper sur un arbre support. Mais dès qu'un axe n'a plus la capacité de se fixer et ne croît plus appliqué au support sa phyllotaxie devient spiralée et ses feuilles deviennent oblongues. Ce changement concerne les axes 2 et 3 mais aussi l'extrémité de l'axe 1 des modules quand ils ne produisent plus de racines-crampon.

La ramification : lorsque la plante rampe sur le sol la ramification de l'axe primaire des modules est irrégulière et sporadique. Seuls certains nœuds sont concernés. Les rameaux longs plagiotropes sont rares et se forment de manière acrotone ou basitone selon l'unité de croissance concernée. Les rameaux courts, eux aussi peu nombreux, sont dispersés le long des UC. Leur développement s'effectue de manière différée d'un an ou plus de sorte que leur nombre s'accroît lentement au cours du temps sur des parties déjà anciennes tandis que certains se transforment en rameaux longs après avoir produit plusieurs unités de croissance courtes. Lorsque la plante rampe sur un tronc d'arbre ou un rocher la ramification de l'axe primaire des modules est régulière et s'étend à presque toute la longueur de ses unités de croissance. Les rameaux longs sont en position acrotone sur chaque unité de croissance tandis que les rameaux courts naissent à l'aisselle de toutes les autres feuilles.

La floraison : elle n'intervient dans l'ontogénèse qu'à partir du moment où la plante produit des axes qui ne se fixent pas au support. Elle apparaît alors terminalement sur les axes 2 et 3 et cette formation est suivie par le développement de relais de même nature selon un mode de ramification sympodiale polychasiale.

***Ruscus aculeatus* L.**

Ruscus aculeatus est une espèce buissonnante rhizomateuse de la famille des Asparagaceae, largement dispersée des Açores jusqu'à l'Est du Caucase et latitudinalement jusqu'au Sud de l'Angleterre et la Belgique. C'est une espèce qui peut vivre dans les milieux ouverts ou à leur marge, mais que l'on retrouve dans les endroits plus humides et plus abrités, comme les sous-bois (Ref dans Thomas, 2004). Elle a fait l'objet de nombreuses études en raison de la présence sur ses tiges aériennes d'organes en forme de feuilles aciculées portant latéralement une inflorescence, dont la nature caulinaire (cladode) ou foliaire (phylloclade) a fait longtemps l'objet de débats (Turpin 1820, De Candolle 1827, Schacht 1853, Duval-Jouve 1877, Van Tieghem 1884, Zweigelt 1913, Arber 1924, Wenk 1935, Hirsch 1977). Ils semblent aujourd'hui considérés comme un exemple d'organe intermédiaire entre une tige et une feuille (Cooney-Sovetts et Sattler, 1986, Hirayama et al. 2007), conformément aux conceptions de la "morphologie floue" (Rutishauser, 1995, Rutishauser et Moline, 2005).

Si la nature de cet organe a été bien étudiée le reste de la plante l'est beaucoup moins. Comme le mentionne Hirsch (op.cit.), *Ruscus aculeatus* est une plante sympodiale. Elle est constituée de modules qui se relaient les uns les autres par ramification basitone. La succession des parties initiales des modules constitue un rhizome pérenne, tandis que leurs portions distales forment la partie aérienne de la plante.

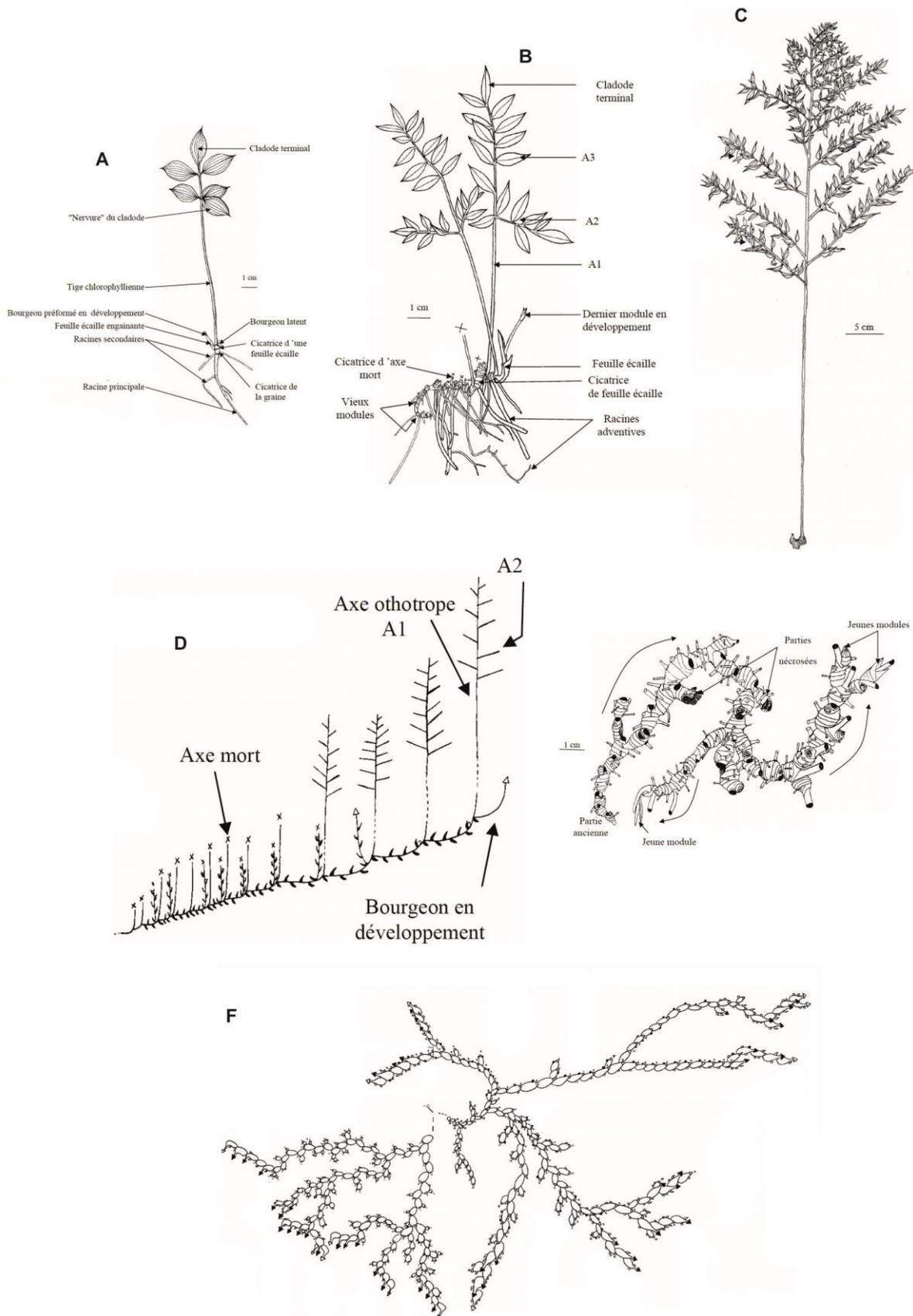


Figure 6|Architecture de *R. aculeatus*. A Plantule. B Jeune plant. C Module. D Suite linéaire de modules. E Suite dichasiale de modules. F Plante âgée

Nous avons étudié la structure des modules et ses transformations au cours du temps ainsi que l'architecture de l'organisme résultant de leur succession lors du développement de la plante.

Structure du module

Le module de *Ruscus aculeatus* est un monopode mixte à développement déterminé dont l'axe principal comporte trois parties (Fig. 6C) :

- Une partie initiale souterraine plagiotrope courte constituée de quelques phytomères porteurs de cataphylles engainantes fines, disposées selon un indice phyllotaxique $\frac{1}{2}$, qui laissent une cicatrice annulaire autour de la tige ; les entrenœuds sont courts mais leur diamètre est important du fait de l'accumulation de réserves dans les tissus caulinaires. Elle est pourvue des racines adventives. A l'aisselle des dernières cataphylles se développent un ou deux bourgeons axillaires latents.
- Une partie médiane aérienne, orthotrope, longue, fine, canaliculée, chlorophyllienne et ramifiée; sa phyllotaxie est alterne spiralée (3/8). Les feuilles sont réduites à de petites cataphylles indurées. Le premier entrenœud est très long et peut atteindre 50 cm ; les suivants, très courts, axillent chacun un rameau latéral à développement immédiat. Au-delà de cet étage comportant 3 à 4 rameaux, les cataphylles suivantes, séparées par des entrenœuds plus longs axillent un "phylloclade" aciculé portant une petite inflorescence latérale sur sa face adaxiale. Les rameaux latéraux sont plagiotropes. Leurs feuilles réduites à de petites cataphylles sont disposés selon un indice phyllotaxique 2/5 ; elles axillent chacune un phylloclade. Les rameaux latéraux ont un développement défini ; leur extrémité se transforme en phylloclade avant de cesser toute croissance.
- Une partie distale plagiotrope fine portant latéralement des cladodes axillés par des cataphylles disposées selon un indice phyllotaxique 2/5. L'axe se termine par un phylloclade résultant de la différenciation de son méristème apical. La transition entre la partie médiane orthotrope et distale plagiotrope est progressive alors que le passage de la partie initiale plagiotrope souterraine à la partie orthotrope aérienne est soudain et s'effectue à angle droit.

D'un point de vue temporel, le développement du module se produit en deux phases. Lors de la première le méristème apical forme la partie initiale plagiotrope puis cesse tout allongement. Avant que celui-ci reprenne il met en place les ébauches de toutes les pièces qui vont constituer la partie aérienne. Au moment de la reprise de croissance celle-ci complètement préformée s'allonge rapidement jusqu'à atteindre sa taille finale. Le module est donc constitué de deux unités de croissance. Les bourgeons latéraux qui donneront naissance aux modules-relais sont en position acrotone sur la première UC.

Etapas du développement

Comme mentionné précédemment, la plante est formée par la succession des modules dont les parties initiales plagiotropes mises bout à bout par ramification sympodiale constituent le rhizome. Celui-ci est la seule partie pérenne de l'organisme ; les parties aériennes des modules, dont la durée de vie varie de 2 à 15 ans, sont seulement temporaires et ne participent pas à l'infrastructure de la plante ; elles assurent exclusivement l'assimilation chlorophyllienne et la reproduction.

Plantule

La plantule est constituée de quelques modules de petite taille. Leur partie initiale est grêle et n'est formée que de deux à 3 entrenœuds ; les parties médiane et distale, dépourvues d'étages de rameaux portent seulement quelques phylloclades latéraux et le terminal (Fig. 6A).

Jeune plant

Le jeune plant est une suite linéaire d'une vingtaine de modules dérivant les uns des autres par ramification sympodiale monochasiale. Leur taille et leur complexité s'accroît au fil de la série (Fig. 6B, C). La structure des derniers modules est conforme à celle décrites ci-dessus.

Plante adulte

Le rhizome de la plante adulte est un système ramifié divariqué disposé en éventail dans le sol. (Fig. 6E) Il constitué par des fourches successives dont chaque élément est une suite linéaire de modules. Le nombre de modules par série n'est pas constant entre deux fourches : il peut varier de 3 à 15. Les fourches sont le résultat d'une ramification sympodiale dichasiale qui implique les deux derniers bourgeons latéraux de la partie initiale d'un module.

Plante âgée

Sa structure est globalement semblable à celle de la plante adulte, mais elle en diffère par la dissociation du rhizome en plusieurs portions indépendantes (Fig. 6F). Celle-ci provient de la nécrose progressive de la partie initiale des modules qui intervient en moyenne après une vingtaine d'années.

Sur certaines parties anciennes du rhizome on note également le développement de bourgeons latents qui sont le point de départ de nouvelles séries de modules dont la taille et la complexité croissantes évoquent la structure d'un jeune plant.

Discussion

L'analyse architecturale est née de l'étude de la structure d'ensemble des arbres et a permis de mettre en place. Elle s'est révélé être un outil synthétique et pertinent permettant de décrire et d'analyser l'ensemble d'une structure arborescente, et de contribuer une meilleure compréhension de cette forme de vie dans différents contextes. A la lumière des résultats des analyses morphologiques que nous venons de présenter nous allons vérifier si les grands concepts de l'architecture des plantes peuvent s'appliquer aux formes de croissance autres que les arbres.

La notion de catégories d'axes

Nos résultats mettent en évidence que qu'à l'exception des plantes herbacées, les individus des différentes espèces que nous avons étudiées sont constitués de différentes sortes d'axes caulinaires. Chez *C. rigidum* et *A. cerasiferus*, les individus ne sont composés que d'une seule sorte d'axe, dont la structure fondamentale est toujours la même. Les modules de *C. rigidum* présentent tous deux zones distinctes : une zone à entre-nœuds courts portant des feuilles membraneuses et une zone à entre nœuds courts portant des feuilles rubanées. Pareillement, chez *A. cerasiferus*, les modules sont tous constitués de deux zones distinctes : une zone proximale portant des feuilles écailles et une zone distale portant des feuilles assimilatrices. Chez *B. guianensis*, les modules ne sont constitués de deux sortes d'axes différents : les axes longs à fort diamètre qui contribuent à l'organisation de la structure et les axes courts à crochets portant l'essentiel des feuilles permettant l'accrochage et l'assimilation. Chez *F. thymifolia* les modules présentent uniquement trois sortes d'axes : un axe principal orthotrope, à fonctionnement indéfini, fort diamètre, qui fleurit terminalement et qui a un rôle de soutien et d'organisation au sein du module. Des axes longs qui ont un diamètre moyen, fleurissent terminalement qui ont un rôle d'exploration. Des axes courts non ramifiés à fonctionnement indéfini et non ramifiés qui ne porte que des feuilles séparées par des entre nœuds subnuls et permettent l'exploitation du milieu et l'assimilation carbonée. Les modules d'*H. helix* sont également composé de trois types d'axes différents : un axe principal de fort diamètre à fonctionnement indéfini, des rameaux longs à

développement différé et des rameaux courts qui portent les feuilles et la sexualité. De la même manière, chez *R. aculeatus*, nous avons identifiés les modules sont constitués de trois sortes d'axes différents : un axe principal à direction de croissance mixte présentant trois zones distinctes. Une partie proximale, plagiotrope, à entre nœuds courts et rhizomateuse, une partie médiane, aérienne, orthotrope qui présente des entre nœuds longs et enfin une zone distale plagiotrope, terminée par un phylloclade. Des axes latéraux à développement défini et des phylloclades qui portent les fleurs.

Ces résultats mettent en évidence que malgré la diversité morphologique des types d'axes que l'on peut observer chez les différentes espèces que nous avons étudiées, ils peuvent être regroupés en catégories sur la base de leurs propriétés morphologiques et des fonctions qu'ils assurent au sein de l'individu. Le nombre de ces catégories est variables entre les espèces de notre étude, mais leur nombre reste limité en comparaison de ce qui a été observé chez les arbres. Bien qu'il existe des arbres constitués d'un faible nombre de catégories d'axes comme le *Dydimopanax attenuatum* (Hallé et al., 1978), la majorité d'entre eux présente entre 3 (e.g. *Acer saccharum*, Millet, 2012 ; *Laetia procera*, Heuret et al., 2003) et 5 (e.g. *Acacia auriculiformis*, Edelin, 1984 ; *Cedrus atlantica*, Sabatier et al., 1999) catégories d'axes et certains conifères peuvent présenter jusqu'à sept catégories d'axes (Edelin, 1977).

Unité architecturale

Les modules des différentes plantes que nous avons étudiées se présentent comme un système ramifié (*B. guianensis*, *F. thymifolia*, *H. helix*, *R. aculeatus*) ou non (*C. rigidum*, *A. cerasiferus*), dans lequel le nombre d'ordres d'axes et de catégories d'axes est fini et la distribution des axes suit une hiérarchie particulière. Chez *C. rigidum* et *A. cerasiferus*, lorsque le module est mis en place, l'apparition d'un ordre d'axe supérieur sur le module entraîne la répétition totale de la structure du module et les nouveaux rameaux se développent selon la même architecture que le module primaire. Chez les plantes ramifiées, la ramification entraîne une différenciation morphologique, de l'axe porté et ainsi l'expression d'une catégorie d'axe. Chez *B. guianensis*, lorsque que les axes longs ramifient, ils produisent uniquement des rameaux courts, qui peuvent selon leur localisation sur le module, se transformer en rameau long et à leur tour porter des rameaux courts. Lorsqu'un troisième ordre d'axe apparaît à partir de la différenciation d'un rameaux court, il apparaît très souvent dans la zone de courbure du module primaire. Il n'y a dans un premier temps qu'un seul axe qui soit capable de prendre la dominance, les autres axes de la zone de courbure restent des rameaux longs. L'axe qui réussit à prendre la dominance sur les autres répète l'architecture du module qui le porte. Ces relations hiérarchiques entre les axes entraînent la formation d'un niveau d'organisation au sein duquel les modules se succèdent de manière unichasiale, la suite linéaire de modules. Après un certain nombre de modules (10-15), ce fonctionnement linéaire est stoppé par l'apparition d'une fourche, donc de relais dichasiaux. Cette étape marque le changement les relations de hiérarchie lors de la ramification subapicale, à partir de laquelle les modules se succèdent de manière dichasiale pour former le complexe ramifié. Chez cette espèce, la plante entière est constituée de plusieurs complexes ramifiés dont la disposition varie considérablement en fonction de l'histoire de vie des individus. Il en est de même chez *F. thymifolia*, *H. helix*, *R. aculeatus* ; les catégories d'axes sont disposées de manière régulière et hiérarchique, de telle manière que l'apparition d'un ordre de ramification supérieur entraîne la différenciation morphologique de l'axe émis et l'expression d'une catégorie d'axe supérieure. Les relations hiérarchiques entre les axes ne se limitent pas à l'échelle du module, mais se retrouvent à des niveaux d'organisation supérieurs et permettent constituer des unités structurales bien identifiables comme la suite linéaire de modules, le complexe ramifié et la plante entière. Ainsi, ces différents niveaux d'organisation présentent des séquences de différenciation et de fonctionnement hiérarchique particulières qui sont propres à l'espèce. Ils ont un fonctionnement cohérent et caractérisent les unités

architecturales qui sont répétées pour constituer l'architecture de l'espèce. Ces relations hiérarchiques entre les différentes catégories d'axes, permettant de définir des unités basiques de construction de la plante qui correspondent des unités architecturales identifiées sur les arbres par Edelin (1977), définies par les relations hiérarchiques entre les différentes catégories d'axes. Défini dans un premier temps chez les plantes monopodiales, ce concept a été élargi pour l'étude des plantes sympodiales dont l'architecture repose sur l'agencement hiérarchique des différents niveaux d'organisation, et donc différentes unités architecturales, à la différence des arbres monopodiaux (Edelin, 1991). Différentes études ont montré que les propriétés de ramification de chacun des niveaux d'organisation ont un rôle particulier dans l'organisation de la plante et son occupation de l'espace (Oldeman, 1990, Millet et al., 1998, 1999; Charles-Dominique et al., 2010, 2012 ; Charles-Dominique, 2011)

Réitération

Les plantes sont des organismes modulaires dont la construction se fait par répétition d'unités élémentaires telles que le métamère, l'unité de croissance, l'axe ou l'unité architecturale (Barnola, 1970 ; White, 1979 ; Barthélémy, 1991 ; Barthélémy et Caraglio, 2007). Dans sa conception initiale, Oldeman (1974) décrit la réitération comme étant un processus de ramification particulier par lequel la plante répète son modèle architectural. Cette définition a été révisée ensuite par Barthélémy et Caraglio (2007) et reflète désormais un processus de ramification qui entraîne une rupture de la hiérarchie établie par l'unité architecturale, et par lequel la plante répète l'intégralité (réitération totale) ou seulement une partie de son unité architecturale (réitération partielle). Ce processus peut s'exprimer selon deux déterminismes principaux. Le déterminisme de la réitération peut être endogène, et dans ce cas la réitération est intégrée à la séquence de développement de l'individu ; on parle alors de réitération séquentielle. Il peut être d'origine environnementale et apparaître en réponse à une perturbation (Edelin, 1984, Grosfeld et al., 1999, Stecconi et al., 2010, Barthélémy et Caraglio, 2007, Charles-Dominique, 2011). Dans ce cas, la réitération n'est pas intégrée dans la séquence de développement, et permet à la plante de réponse à une variation des niveaux de ressources disponibles (réitération adaptative) ou à un dommage porté à la structure (réitération traumatique). On parle alors de réitération différée. Nous allons dans ce paragraphe analyser les événements de répétition que nous avons observée chez les espèces de notre étude et vérifier s'il s'agit de réitération et discuter de son type le cas échéant.

L'architecture de *C. rigidum* repose sur une répétition du module à partir des bourgeons situés à l'aisselle des feuilles membraneuses, qui apparaissent de manière séquentielle. Ces rameaux possèdent une structure et une morphologie identique et correspondent dans ce cas au phénomène de réitération séquentielle totale. Lorsqu'un module est endommagé, on constate l'apparition d'un nouveau module à l'aisselle d'une feuille proche de la zone traumatisée. Il s'agit là de réitération totale différée d'origine traumatique.

Chez *B. guianensis*, *R. aculeatus*, *A. cerasiferus*, nous avons constaté dans un premier temps la mise en place séquentielle d'une série linéaire de modules équivalents. Il s'agit là de la réitération séquentielle totale de l'unité architecturale la plus petite de ces espèces, le module. Dans un second temps, la construction des complexes ramifiés se fait par la répétition di- ou polychasiale de la série linéaire de modules. Il s'agit là aussi de l'expression la réitération séquentielle totale, mais qui implique dans ce cas la répétition d'un niveau d'organisation supérieure. De la même manière la construction de la plante entière se fait par répétition séquentielle des complexes ramifiés.

Chez *F. thymifolia*, nous n'avons pas observé la mise en place de série linéaire de modules ; la construction des complexes ramifiés se fait immédiatement à travers la répétition dichasiale de modules équivalents. Ces complexes ramifiés sont donc l'expression de la réitération totale séquentielle

de l'unité architecturale la plus simple de l'espèce, le module. Il en va de même pour la construction de la plante entière qui se fait par la répétition séquentielle des complexes ramifiés et qui correspond à l'expression de la répétition séquentielle totale de la plante unité architecturale de l'espèce.

Chez *B. guianensis*, *R. aculeatus*, *A. cerasiferus* et *F. thymifolia* nous avons relevés l'apparition de systèmes ramifiés à développement différé. Ces axes se développent à partir d'un bourgeon latent ou de la différenciation d'un axe déjà présent sur la structure. Ils sont généralement localisés à la base des différents niveaux d'organisation ou de la plante entière. Ces axes répètent l'intégralité de l'unité architecturale du niveau d'organisation à la base duquel ils se développent. Ils correspondent à l'expression de la répétition totale différée.

Indifféremment de leur caractère ligneux, de leur mode de développement ou de leur durée de vie, toutes les espèces que nous avons étudiées présentent des deux grandes modalités de répétition qui ont été identifiées chez les arbres. Ce processus est un élément central de leur développement endogène et de leur réponse aux variations des conditions environnementales.

Ontogénèse

L'ontogénèse des arbres peut être décomposée en différentes étapes qui marquent de profondes modifications structurales, morphologiques et physiologiques. La première de ces étapes est la mise en place de l'unité architecturale. Cette phase peut-être généralement décomposée en sous-étapes marquées par l'apparition successive des différentes catégories d'axes et de la répétition partielle (Edelin, 1984 ; Edelin, 1991 ; Heuret et al., 2004 ; Barthélémy et Caraglio, 2007). La seconde étape consiste en la mise en place de la couronne de la plante au moyen de la répétition séquentielle totale. Ce processus permet à la plante d'établir des branches maitresses de fort diamètre répétant l'ensemble de l'unité architecturale, qui vont structurer l'organisation spatiale de la couronne. La mise en place de répétitions d'ordre de plus en plus élevé peut être considérée comme une étape sous-jacente de la mise en place de la couronne. Cette séquence de répétition conduit progressivement à la dernière étape de l'ontogénèse chez les arbres qui consiste en l'apparition d'unités minimales, qui sont des versions simplifiées de l'unité architecturale. Cependant nous ne savons pas si cette décomposition au moyen de caractères morphologiques et structuraux est possible pour les formes de croissance non arborescentes. Dans le paragraphe suivant nous apportons des éléments de réponse à cette question.

C. rigidum étant une plante annuelle, les nombre d'étapes et la durée ces étapes sont très faibles. On observe cependant une succession ordonnée *sine qua non* de ces étapes que l'on peut facilement identifier à l'aide de l'expression de la ramification. Chez *B. guianensis*, *R. aculeatus*, *A. cerasiferus*, *H. helix* et *F. thymifolia* la première étape de l'ontogénèse consiste en la mise en place du module. Chez *F. thymifolia*, la mise en place du module peut prendre plusieurs cycles de croissance. Chez *B. guianensis*, *R. aculeatus*, *A. cerasiferus* cette étape est achevée rapidement et est immédiatement suivie de la mise en place de la succession linéaire de module. La succession linéaire de modules représente un état de hiérarchie comparable à la phase monopodiale que l'on observe chez *F. thymifolia* et *H. helix* et chez les arbres lors de la mise en place de l'unité architecturale. Le développement de ces quatre espèces est ensuite marqué par la mise en place du complexe ramifié à travers la répétition di- ou polychasiale de la suite linéaire de module, marquant un état de hiérarchie moins forte au sein de la structure. Les modules de ces séries sont de dimensions décroissantes et leur structure se simplifie au fil des ordres successifs, de façon comparable à ce qui a été observé chez les arbres. Chez *R. aculeatus* et *A. cerasiferus*, la mise en place du complexe ramifié est la dernière étape de son ontogénèse, mais chez *B. guianensis*, *H. helix* et *F. thymifolia* le développement se poursuit par la répétition séquentielle du complexe ramifié. C'est par la répétition de ce niveau d'organisation que les individus de ces espèces mettent en place les branches maitresses qui leur permettent d'élargir leur couronne.

Nos résultats montrent que le nombre et la durée des phases de l'ontogénèse sont particulièrement sujets à variation et peuvent entraîner une grande variabilité entre les espèces mais aussi au sein d'une espèce, (Loup, 1994). Bien que le nombre de stades constituant l'ontogénèse ne soit pas homogène d'une espèce à l'autre et que l'expression temporelle de celle-ci puisse passer de quelques mois (*C. rigidum*, *Zea mais*, *Pisum sativum* (Mouliat et al., 1999)) à quelques dizaines d'années (*A. cerasiferus*, *B. guianensis*, *H. helix*, *F. thymifolia*, *R. aculeatus*), il apparaît comme chez les arbres, il soit possible d'identifier les étapes de l'ontogénèse à partir de caractères relatifs à la ramification et à l'expression de l'architecture des espèces, sur la base des mêmes caractères que les arbres.

Perspectives pour une classification naturelle des formes de croissance

Au-delà des différences morphologiques considérables existant entre les espèces présentées dans cette étude, leur analyse montre que l'organisation de leur structure et leur mode de développement répondent aux mêmes principes architecturaux que les arbres : l'existence de catégories d'axes, l'organisation hiérarchique de ces catégories d'axe en un ensemble fonctionnel : l'unité architecturale (Edelin, 1984, Bathélémy, 1991, Barthélémy et Caraglio, 2007), la répétition des unités architecturales à travers la répétition (Oldemann, 1974) et que leur développement peut être discrétisé en stades de développement définis par des caractères morphologiques objectifs (Rabotnov, 1950, Gatsuk et al., 1998, Barthélémy et Caraglio, 2007). La mise en évidence de règles architecturales identiques entre des plantes a priori extrêmement différentes conduit à s'interroger sur la notion de forme de croissance. Cette notion est très ancienne puisqu'on la retrouve dès les travaux de Théophraste. A son origine elle repose sur des caractères qui combinent à la fois la physionomie, la structure et le mode de vie. Quatre formes fondamentales seulement étaient distinguées par les botanistes jusqu'à la fin du 17^{ème} siècle, en se fondant sur des caractères simples à reconnaître : les arbres, les arbrisseaux, les sous-arbrisseaux et les herbes. A partir du 18^{ème} siècle, les phytogéographes (Humboldt, Grisebach) puis les écologues ont perçu l'existence d'une relation entre la forme de croissance des plantes, le climat, et la nature et la dynamique des formations végétales. Les formes de croissance sont alors devenues un outil de description du milieu et leur nombre n'a cessé de croître à mesure qu'on cherchait un degré plus grand de précision. Les formes de croissance étant censées être éphémères, leurs distinctions reposent sur des caractères morphologiques, fonctionnels et adaptatifs. L'inconvénient de cette approche est qu'elle est fortement contextuelle, chacun mettant l'accent à sa même manière sur la nature des traits adaptatifs à considérer (Raunkiaer, 1907, 1934, Serebriakov, 1962, Ellenberg & Mueller-Dombois, 1967, 1974 ; Hedberg, 1964, Hedberg et Hedberg, 1979, Halloy, 1990, Rowe et Speck, 1999). Chaque classification s'avère cohérente et pertinente dans le cadre précis de la problématique qu'elle s'est fixée mais n'est guère exportable dans un autre contexte, ce qui conduit jusqu'à nos jours à l'apparition récurrente de classifications sans cesse nouvelles et sans cesse insatisfaisantes. Comme le faisait déjà remarquer Du Rietz (1931) et plus récemment Barkman (1988), il est nécessaire de fonder un système de classification des formes de croissance indépendant de toute théorie évolutive et écologiques, sans quoi leur usage n'aurait aucun intérêt dans les études écologiques et évolutives ("Only life forms delimited independently of any adaptation theory can be of any use at all as units for the inductive study of the adaptation problem and of the actual correlation between life-form and environment"; Du Rietz, 1931).

Si l'approche écologique des formes de croissance ne permet pas de parvenir à en donner une vue objective et conduit seulement à des classifications dont la valeur est relative, ce n'est pas le cas de l'approche morphologique. Les travaux de Troll (1937-1942) et surtout de Rauh (1950) montrent à l'évidence avec quelle rigueur et quelle précision on peut définir les formes de croissance de manière parfaitement objective. Pourtant l'ultime classification présentée par Rauh (1950) reste incomplète et fait intervenir des traits qui n'ont rien à voir avec la morphologie. En fait l'analyse morphologique est

puissante mais elle se heurte au nombre considérable de formes dont il faudrait décrire la structure et le développement avant de parvenir à découvrir l'ordre hiérarchique naturel de leur classification. En considérant non plus la structure pure de la plante mais son organisation, comme le fait l'approche architecturale, il semble possible de disposer du caractère objectif de l'analyse morphologique tout en évitant l'obstacle de l'exhaustivité. En effet, ce que nous avons commencé à développer dans cette étude fait ressortir l'existence d'une sorte de fil conducteur commun à l'ensemble de toutes les formes de croissance. Bien que l'expression des concepts architecturaux varie d'une forme de croissance à l'autre, ils constituent une grille de lecture homogène sur laquelle il est possible de rapporter les événements morphologiques et structuraux qui arrivent au cours du développement des différentes formes de croissance. Grâce à ce référentiel homogène et commun, il est alors possible de comparer des espèces de formes de croissance différentes afin de comprendre et de mettre en évidence les mécanismes et les processus responsables de leur diversité.

Par exemple, on peut s'interroger sur ce qui différencie un asphodèle d'un lierre. Nous avons montré dans nos résultats, que ces deux espèces ont un développement relativement similaire d'un point de vue architectural : des modules qui s'enchainent et édifient une série linéaire qui, par répétition séquentielle totale donne naissance à un complexe ramifié polychasial. Si les différences entre ces deux formes de croissance ne reposent pas sur l'organisation fondamentale de ces deux organismes, elles sont à rechercher dans la structure morphologique et la fonctionnalité des axes caulinaires et racinaires qui expriment cette architecture commune : pour l'asphodèle, des tiges herbacées verticales à entrenœuds courts rapidement nécrosées localisant ses réserves dans des racines adventives tubérisées et caduques ; pour le lierre : des tiges ligneuses rampantes pérennes à entrenœuds longs possédant des réserves carbonées dans l'ensemble de ses axes et formant des racines adventives modifiées pour l'accrochage. Chacun de ces caractères est l'expression d'un fonctionnement particulier des méristèmes primaires et de la différenciation tissulaire qui lui fait suite. Ainsi décomposée chaque forme de croissance apparaît comme une spécialisation d'une architecture, chaque trait de cette spécialisation correspondant à un caractère de rang inférieur au trait architectural dans le sens où il lui est naturellement subordonné. Bien qu'il soit encore impossible aujourd'hui, par manque d'informations suffisantes, de pouvoir aller beaucoup plus loin dans ce raisonnement, il nous semble que cette démarche analytique contient en germe à la fois les bases d'une conception nouvelle des formes de croissance, plus objective que celle dominante encore aujourd'hui, et d'une classification naturelle de ces formes car on voit s'établir spontanément l'ébauche d'une hiérarchie fondée sur l'enchainement naturel des processus de différenciation morphogénétiques. Tout comme la prise en compte objective des caractères morphologiques des fleurs et de leur subordination a pu conduire au 18^{ème} siècle à l'émergence d'une classification taxonomique naturelle indépendante de préoccupation contextuelle, il nous semble que l'approche architecturale appliquée aux formes de croissance peut permettre de les définir objectivement et de percevoir les liens naturels et les subordinations qui existent entre elles. Ce n'est là qu'une piste de réflexion mais les premiers résultats semblent aller suffisamment en ce sens pour justifier de prolonger et d'élargir les recherches architecturales à un nombre plus élevé de formes de croissance : plantes à bulbe, lianes herbacées, plantes aquatiques etc.

Conclusions

L'étude que nous avons menée nous a permis de mettre en évidence la pertinence et l'efficacité de l'utilisation des concepts architecturaux pour la description des différentes formes de croissance. Ces résultats apportent de nouvelles opportunités d'apporter de nouveaux éléments à la réflexion sur les formes de croissance. Cette réflexion a été plus ou moins délaissée par la communauté depuis l'avènement de l'utilisation de la classification des formes de vie de Raunkiaer dans les études en écologie et en évolution. Or, si l'on cherche à comprendre la nature profonde de la forme végétale et la nature des mécanismes sur lesquels elle repose, il est complètement réducteur de se contenter de considérer uniquement de l'aspect adaptatif à un gradient particulier, comme c'est le cas des formes de vie de Raunkiaer. Il est important d'ajouter aux caractères reflétant des adaptations particulières de la forme végétale, des caractères reflétant uniquement les caractéristiques propres à la vie végétale par la description de l'architecture de leur appareil végétatif. C'est d'ailleurs dans ce sens que Warming a développé la notion de forme de croissance. La trame que nous avons dessinée dans ce chapitre permet de donner un cadre intégratif à de futures recherches sur la caractérisation des formes de vie végétales, résultantes de la synthèse des approches épharmoniques et purement morphologiques. Les résultats de ces recherches pourraient devenir des éléments fondamentaux permettant d'aborder de manière maîtrisée les problèmes écologiques et évolutifs et c'est pour cela que les investigations sur la caractérisation des formes de croissance doivent être poursuivie et largement étendues.

Bibliographie

- ARBER, A. 1924. *Danae, Ruscus, and Semele: a morphological study. Annals of Botany* 38: 229-260.
- ATGER, C., AND C. EDELIN. 1994. Premières données sur l'architecture comparée des systèmes racinaires et caulinaires. *Canadian Journal of Botany* 72: 963-975.
- BARET, S., E. NICOLINI, T. LE BOURGEOIS, AND D. STRASBERG. 2003. Developmental patterns of the invasive bramble (*Rubus alceifolius* Poiret, Rosaceae) in Réunion Island: an architectural and morphometric analysis. *Annals of Botany* 91: 39-48.
- BARKMAN, J. J. 1988. New systems of plant growth forms and phenological plant types. In M. J. A. Werger, P. J. M. van der Aart, and H. J. During, Verhoeven, J.T. A., [eds.], *Plant Form And Vegetation Structure - Adapation, Plasticity And Relations To Herbivory*. SPB Publishing, The Hague.
- BARNOLA, P. 1970. Recherche sur le déterminisme de la basitonie chez le framboisier (*Rubus idaeus* L.). *Annales des Sciences naturelles, Botanique*, 12: 129-152.
- BARTHÉLÉMY, D. 1991. Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. *Acta Biotheoretica* 39: 309-323.
- BARTHÉLÉMY, D., AND Y. CARAGLIO. 2007. Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny. *Annals of Botany* 99: 375-407.
- BELL, A. D. 1979. The Hexagonal Branching Pattern of Rhizomes of *Alpinia speciosa* L. (Zingiberaceae). *Annals of Botany* 43: 209-223.
- BELL, A. D., AND P. B. TOMLINSON. 1980. Adaptive architecture in rhizomatous plants. *Botanical Journal of the Linnean Society* 80: 125-160.
- BOATWRIGHT, J. S. 2012. *Asphodelus fistulosus* (Asphodelaceae, Asphodeloideae), a new naturalised alien species from the West Coast of South Africa. *South African Journal of Botany* 79: 48-50.
- BUCHENAU, F. 1864. Zur Morphologie von *Hedera helix*. *Botanische Zeitung* 22: 233-236.
- CHARLES-DOMINIQUE, T. 2011. Analyse des relations entre plasticité architecturale des buissons et prolifération de leurs populations. PhD, Université de Montpellier, Montpellier.
- CHARLES-DOMINIQUE, T., C. EDELIN, AND A. BOUCHARD. 2010. Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub of Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy. *Annals of Botany* 105: 205-220.
- CHARLES-DOMINIQUE, T., C. EDELIN, J. BRISSON, AND A. BOUCHARD. 2012. Architectural strategies of

- Rhamnus cathartica* (Rhamnaceae) in relation to canopy openness. *Botany-Botanique* 90: 976-989.
- CLARK, S. 1974. *Catapodium Rigidum* (L.) CE Hubbard. *Journal of Ecology* 62: 937-958.
- COONEY-SOVETTS, C., AND R. SATTLER. 1987. Phylloclade development in the Asparagaceae: an example of homoeosis. *Botanical Journal of the Linnean Society* 94: 327-371.
- CREMERS, G. 1974. Architecture de quelques lianes d'Afrique tropicale. 2. *Candollea* 29: 57-110.
- CREMERS, G. 1977. Architecture végétative de quelques espèces malgaches du genre *Euphorbia* L. *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique / Bulletin van de National Plantentuin van Belgique* 47: 55-81.
- CREMERS, G., AND C. EDELIN. 1995. Etude de l'architecture aérienne de quelques plantes tropicales à ramification basitone: vers une révision du modèle de Tomlinson. *Canadian Journal of Botany* 73: 1490-1503.
- DE CANDOLLE, A. P. 1827. Organographie végétale. Deterville.
- DE CASTRO E SANTOS, A. 1981. L'appareil végétatif des monocotylédones. Un essai de synthèse Université de Montpellier.
- DÍAZ LIFANTE, Z. 1996. Pollen morphology of *Asphodelus* L. (Asphodelaceae): taxonomic and phylogenetic inferences at the infrageneric level. *Grana* 35: 24-32.
- DOORENBOS, J. 1954. Rejuvenation of *Hedera helix* in graft combinations. *Proc. kon. ned. Akad. Wet. C*, 57: 99-102.
- DU RIETZ, G. E. 1931. Life-forms of terrestrial flowering plants, 1. *Acta Phytogeographica Suedica* 3: 3-95.
- DUVAL-JOUE, M. 1877. Etude histotaxique des cladodes du *Ruscus aculeatus* L. *Bulletin de la Société Botanique de France* 24: 143-148.
- EDELIN, C. 1977. Image sur l'architecture des conifères. PhD Thesis, Université de Montpellier.
- EDELIN, C. 1984. L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale. Thesis, Université de Montpellier.
- EDELIN, C. 1991. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation. *L'Arbre, Biologie et développement. Naturalia Monspeliensia*, Montpellier.
- ELLENBERG, H., AND D. MUELLER DOMBOIS. 1967. A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions. *Ber. geobot. Inst. eidg. tech. Hochschule Rubel* 37: 56-73.
- FRYDMAN, V. M., AND P. WAREING. 1973. Phase Change in *Hedera helix* L. I. Gibberellin-like substances in the two growth phases. *Journal of Experimental Botany* 24: 1131-1138.
- FURLANI, J. 1914. Zur Heterophyllie von *Hedera helix* L. *Plant Systematics and Evolution* 64: 153-169.
- GATSUK, L. E., O. V. SMIRNOVA, L. I. VORONTZOVA, L. B. ZAUGOLNOVA, AND L. A. ZHUKOVA. 1998. AGE STATES OF PLANTS OF VARIOUS GROWTH FORMS - A REVIEW. *Journal of Ecology* 68: 675-696.
- GBIF SECRETARIAT. 2015. GBIF Backbone Taxonomy [accessed Accessed via <http://www.gbif.org/species/7331278> on 2015-11-10 2015].
- GOEBEL, K. 1900. Organography of plants. *General Organography (English translation by IB Balfour)*. Reprinted by Hafner, New York, 270p.
- GROSFELD, J., D. BARTHÉLÉMY, AND C. BRION. 1999. Architectural variations of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (Araucariaceae) in its natural habitat. In H. A. R. Kurmann M.H. [ed.], *The evolution of plant architecture*, 109-122. Kew : Royal Botanic Gardens.
- HALLÉ, F., AND R. OLDEMAN. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux.
- HALLÉ, F., R. A. A. OLDEMAN, AND P. B. TOMLINSON. 1978. *Tropical Trees and Forests*. Masson, Paris.
- HALLOY, S. 1990. A morphological classification of plants, with special reference to the New Zealand alpine flora. *Journal of Vegetation Science* 1: 291-304.
- HEDBERG, O. 1964. Features of afroalpine plant ecology, *Acta Phytogeographica Suedica*. Almqvist & Wiksells Boktryckeri AB, Uppsala.
- HEDBERG, I., AND O. HEDBERG. 1979. Tropical-alpine life-forms of vascular plants. *Oikos*: 297-307.
- HEURET, P., É. NICOLINI, C. EDELIN, AND J.-C. ROGGY. 2003. Approche architecturale pour l'étude des arbres de forêt tropicale humide guyanaise. *Revue forestière française* 55: 158-178.
- HILL, K. 1997. Architecture of the Wollemi pine (*Wollemia nobilis*, Araucariaceae), a unique combination of model and reiteration. *Australian Journal of Botany* 45: 817-826.

- HIRAYAMA, Y., T. YAMADA, Y. OYA, M. ITO, M. KATO, AND R. IMAICHI. 2007. Expression patterns of class I KNOX and YABBY genes in *Ruscus aculeatus* (Asparagaceae) with implications for phylloclade homology. *Development genes and evolution* 217: 363-372.
- HIRSCH, A. M. 1977. A developmental study of the phylloclades of *Ruscus aculeatus* L. *Botanical Journal of the Linnean Society* 74: 355-365.
- IRMISCH, T. 1863. Beitrage zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen: 4. Schmidt.
- ISHII, H. T., E. D. FORD, AND M. C. KENNEDY. 2007. Physiological and ecological implications of adaptive reiteration as a mechanism for crown maintenance and longevity. *Tree Physiology* 27: 455-462.
- ISNARD, S., J. PROSPERI, S. WANKE, S. T. WAGNER, M.-S. SAMAIN, S. TRUEBA, L. FRENZKE, et al. 2012. Growth Form Evolution in Piperales and Its Relevance for Understanding Angiosperm Diversification: An Integrative Approach Combining Plant Architecture, Anatomy, and Biomechanics. *International Journal of Plant Sciences* 173: 610-639.
- JEANNODA-ROBINSON, V. 1977. Contribution à l'étude de l'architecture des herbes. , Université de Montpellier.
- KELLER, R. 1994. Neglected vegetative characters in field identification at the supraspecific level in woody plants: phyllotaxy, serial buds, syllepsis and architecture. *Botanical Journal of the Linnean Society* 116: 33-51.
- KOMAROV, A. S., M. M. PALENOVA, AND O. V. SMIRNOVA. 2003. The concept of discrete description of plant ontogenesis and cellular automata models of plant populations. *Ecological Modelling* 170: 427-439.
- KRANZ, G. 1931. Zur Kenntnis der wechselnden Blattform des Efeus und ihrer Ursachen. *Flora* 25: 289-320.
- MILLET, J., A. BOUCHARD, AND C. ÉDELIN. 1998. Plant Succession and Tree Architecture: An Attempt at Reconciling Two Scales of Analysis of Vegetation Dynamics. *Acta Biotheoretica* 46: 1-22.
- MILLET, J., A. BOUCHARD, AND C. EDELIN. 1999. Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest. *Ecoscience* 6: 187-203.
- MOULIA, B., C. LOUP, M. CHARTIER, J. M. ALLIRAND, AND C. EDELIN. 1999. Dynamics of architectural development of isolated plants of maize (*Zea mays* L.), in a non-limiting environment: the branching potential of modern maize. *Annals of Botany* 84: 645-656.
- MUELLER DOMBOIS, D., AND H. ELLENBERG. 1974. Aims and methods of vegetation ecology, vol. 581.5 M8.
- OLDEMAN, R. 1974. L'architecture de la forêt guyanaise.
- OLDEMAN, R. A. 1990. Forests: elements of silvology. Springer Science & Business Media.
- PUNTIERI, J., AND S. GHIRARDI. 2010. Growth-unit structure in trees: effects of branch category and position on *Nothofagus nervosa*, *N. obliqua* and their hybrids (Nothofagaceae). *Trees* 24: 657-665.
- PUNTIERI, J., D. BARTHÉLÉMY, P. MARTINEZ, E. RAFFAELE, AND C. BRION. 1998. Annual-shoot growth and branching patterns in *Nothofagus dombeyi* (Fagaceae). *Canadian Journal of Botany* 76: 673-685.
- RABOTNOV, T. 1950. Problems in Analyzing the Composition of Populations for Phytocenological Purposes. *Problemy botaniki*: 465-482.
- RABOTNOV, T. A. 1969. On coenopopulations of perennial herbaceous plants in natural coenoses. *Vegetatio* 19: 87-95.
- RABOTNOV, T. 1975. On phytocoenotypes. *Phytocoenologia*: 66-72.
- RAUH, W. 1937. Die Bildung von Hypokotyl- und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen.(Dissertation) *Nova* 4: 395-553.
- RAUH, W. 1939. Über polsterförmigen Wuchs: ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der höheren Pflanzen. Kaiserlich Leopoldinisch-Carolinische Deutschen Akademie der Naturforscher.
- RAUH, W. 1950. Morphologie der Nutzpflanzen. Quelle und Meyer, Heidelberg.
- RAUH, W. 1979. Die Wuchs- und Lebensformen der tropischen Hochgebirgsregionen und der Subantarktis, ein Vergleich. Geoökologische Beziehungen zwischen der temperierten Zone der Südhalbkugel und den Tropengebirgen. , Erdwiss. Forschung, 11: 62-92.
- RAUH, W. 1988. Tropische Hochgebirgspflanzen - Wuchs- und Lebensformen. Springer-Verlag, Berlin,

- Heidelberg, New-York, London, Paris, Tokyo.
- RAUNKIAER, C. 1905. Types biologiques pour la géographie botanique. *Bull. Acad. Roy. d. Sci. de Danemark*, 5 : 347-437
- RAUNKIAER, C. 1934. The Life Forms of Plants and Statistical Geography. Clarendon Press, Oxford.
- ROBBINS, W. J. 1964. Topophysis, a problem in somatic inheritance. *Proceedings of the American Philosophical Society* 108: 395-403.
- ROGLER, C. E., AND W. P. HACKETT. 1975. Phase change in *Hedera helix*: induction of the mature to juvenile phase change by gibberellin A3. *Physiologia Plantarum* 34: 141-147.
- RUTISHAUSER, R. 1995. Developmental patterns of leaves in Podostemaceae compared with more typical flowering plants: saltational evolution and fuzzy morphology. *Canadian Journal of Botany* 73: 1305-1317.
- RUTISHAUSER, R., AND P. MOLINE. 2005. Evo-devo and the search for homology ("sameness") in biological systems. *Theory in Biosciences* 124: 213-241.
- SABATIER, S., AND D. BARTHELEMY. 1999. Growth dynamics and morphology of annual shoots, according to their architectural position, in young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae). *Annals of Botany* 84: 387-392.
- SACHS, J. 1875. Geschichte der Botanik vom 16. Jahrhundert bis 1860. R. Oldenbourg.
- SACHS, T., AND A. NOVOPLANSKY. 1995. Tree form: architectural models do not suffice. *Israel Journal of Plant Sciences* 43: 203-212.
- SCHACHT, H. 1853. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte flächenartiger Stammorgane. *Flora* 11: 457-472.
- SEREBRIAKOV, I. 1962. Plant Ecological Morphology. Moscow: Vyshaia Shkola.
- SEREBRIAKOVA, T. 1969. Branching and tillering in the Poaceae family. *Bot Zhurn Moscow*, 54: 858-871.
- SINOUE, C., F. FOREST, G. P. LEWIS, AND A. BRUNEAU. 2009. The genus *Bauhinia* sl (Leguminosae): a phylogeny based on the plastid trn L-trn F region. *Botany* 87: 947-960.
- SMIRNOVA, O. V., AND M. V. BOBROVSKII. 2001. Tree Ontogeny and Its Reflection in the Structure and Dynamics of Plant and Soil Covers. *Russian Journal of Ecology* 32: 159-163.
- SORENG, R. J., P. M. PETERSON, K. ROMASCHENKO, G. DAVIDSE, F. O. ZULOAGA, E. J. JUDZIEWICZ, T. S. FILGUEIRAS, et al. 2015. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae). *Journal of Systematics and Evolution* 53: 117-137.
- SPECK, T., AND N. P. ROWE. 1999. A quantitative approach for analytically defining size, growth form and habit in living and fossil plants In M. H. Kurmann and A. R. Hemsley [eds.], *The Evolution Of Plant Architecture*, 447 – 479. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- STECCONI, M., J. G. PUNTIERI, AND D. BARTHELEMY. 2010. An architectural approach to the growth forms of *Nothofagus pumilio* (Nothofagaceae) along an altitudinal gradient. *Botany* 88: 699-709.
- STEINHEIL, A. 1835. Quelques observations relatives à la théorie de la phyllotaxie et des verticilles. *Annales des Sciences naturelles, Botanique* 2: 100-109, 142-161.
- TOMLINSON, P. B. 1990. The structural biology of palms. Oxford University Press.
- TRÉCUL, A. 1846. Recherches sur l'origine des racines. *Annales des Sciences naturelles, Botanique* 6: 303-450.
- TROLL, W. 1937. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen 1. Boroträger, Berlin.
- , 1939. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen 2. Boroträger, Berlin.
- , 1942. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen 3. Boroträger, Berlin.
- TURPIN, P. J. F. 1820. Essai d'une iconographie élémentaire et philosophique des végétaux avec un texte explicatif. Panckoucke.
- URANOV, A. 1975. Age spectrum of the phytocoenopopulation as a function of time and energetic wave processes. *Biologicheskie Nauki* 2: 7-34.
- VAN TIEGHEM, M. P. 1884. Sur les feuilles assimilatrices et l'inflorescence des *Danae*, *Ruscus* et *Semele*. *Bulletin de la Société Botanique de France* 31: 81-90.
- VEILLON, J. M. 1976. Architecture végétative de quelques arbres de l'Archipel Neo caledonien.
- VESTER, H., AND A. CLEEF. 1998. Tree architecture and secondary tropical rain forest development. A case study in Araracuara, Colombian Amazonia. *Flora* 193: 75-97.
- WARMING, E. 1884. Om skudbygning, overvintring og foryngelse. Festkr. Naturh. Foren, Copenhagen.
- WATSON, L., AND M. DALLWITZ. 1992. The Grass Genera of the World. *CAB International*, 1038pp: 512-

513.

- WEISSE, A. 1924. Blattstellungsstudien an *Hedera helix*. I. Plagiotrope Sprosse und Sämlinge. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 42: 391-396.
- 1925. Blattstellungsstudien an *Hedera helix*. II. Orthotrope Sprosse und Blütenstandfüten. *Ibid* 43: 11-15.
- WENCK, S. 1935. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Assimilationsorgane von *Semele*, *Ruscus*, *Danae* und *Myrsiphyllum*. *Beih. bot. Zbl. A* 534: 1-25.
- WHITE, J. 1979. The plant as a metapopulation. *Annual review of Ecology and Systematics* 10: 109-145.
- ZHUKOVA, L. A. 2001. Diversity of Ontogenetic Pathways in Plant Populations. *Russian Journal of Ecology* 32: 151-158.
- ZHUKOVA, L. A., AND N. V. GLOTOV. 2001. Morphological Polyvariance of Ontogeny in Natural Plant Populations. *Russian Journal of Developmental Biology* 32: 381-387.
- ZWEIGELT, F. 1913. Was sind die Phyllokladien der Asparageen? *Plant Systematics and Evolution* 63: 313-335.

Chapitre 2 : Variabilité des traits architecturaux au sein de formes de croissances mal connues : les exemples de *Thymus vulgaris* L. (LAMIACEAE) et de *Crepis foetida* L. (ASTERACEAE)

Soumis à *American Journal of Botany*

Version Anglaise en Annexe

Introduction

La littérature botanique fait sporadiquement état de plantes capables de développer plusieurs formes de croissance au sein d'une même espèce. Chez les plantes ligneuses par exemple, certaines espèces peuvent se rencontrer à l'état d'arbre ou de buisson (*Pinus montana*, *Juniperus communis* (Kirchner 1904), *Acacia karoo*, *A. arenaria*, *A. seyal* (Palgrave, 1983 ; Van Wyk et al., 1997, Arbonnier 2002, Dharani 2006) ; d'autres présentent jusqu'à trois formes de croissance différentes : arborescente, buissonnante ou lianescente (*Acacia ataxacantha* ; Arbonnier, 2002, Dharani 2006). De telles variations ont également été signalées chez des taxons herbacés. Elles impliquent généralement le passage d'une forme annuelle à une forme bisannuelle ou pérenne à plus long terme, comme il est observable en populations naturelles chez *Trifolium pratense*, *Trifolium montanum*, *Helichrysum arenarium*, *Medicago falcata*, *Centaurea scabiosa*, *Pimpinella saxifraga*, *Plantago major*, *Seseli libanotis*, *Scabiosa ochroleuca*, *Taraxacum officinale*, *Deschampsia flexuosa*, *Rumex acetosela*, *Scutellaria supina*, *Pastanica sativa* (Zhukova et Glotov, 2001), *Spartina alternifolia* (Valiela et al., 1978) ou en conditions expérimentales chez *Arabidopsis thaliana* (Melzer et al., 2008).

Malheureusement, les études décrivant la diversité des formes de croissance au sein d'une espèce sont encore assez peu fréquentes. Non seulement on ne connaît pas la gamme des modalités de variations possibles au sein des formes de croissance les plus courantes, mais encore la plupart d'entre elles n'a jamais fait l'objet d'une étude mettant en évidence de telles variations. C'est en effet principalement chez les plantes arborescentes et les herbacées annuelles et bisannuelles que de telles variations ont été observées. En revanche on ignore à peu près tout de ce phénomène chez des plantes comme les buissons, les lianes ou les chamaephytes. Par ailleurs, lorsque les changements de formes de croissance sont mentionnés, il est très rare que les descriptions soient interprétées en termes de structure et fassent état de la nature des traits morphologiques directement impliqués dans ce processus.

Or la connaissance des traits morphologiques qui concernent la structure globale de la plante et qui sont impliqués dans le passage d'une forme de croissance à une autre est fondamentale en biologie ; notamment pour des aspects taxonomiques, évolutifs, agronomiques et écologiques. Si ces traits sont plastiques, ils peuvent permettre d'estimer la fitness des individus d'une population, notamment au travers de la caractérisation des stratégies d'occupation de l'espace et des fonctions développementales (Bradshaw, 1965 ; Briggs et Walters, 1997 ; Zhukova, 2001 ; Zhukova et Glotov, 2001 ; Perez-Harguideguy et al., 2013). Si ces traits ne sont pas plastiques mais variables en relation à l'appartenance à un taxon de rang inférieur (sous-espèce, variété, écotype, chémotypes, etc.), ils reflètent alors des mécanismes potentiellement adaptatifs et révèlent les relations morphologiques qui existent entre les différentes formes de croissance, ouvrant la voie à la compréhension de leur phylogenèse (Troll, 1937 ; Rauh, 1962)

C'est dans ce contexte que nous avons entrepris l'étude d'un chamaephyte ligneux, *Thymus vulgaris* L. (Lamiaceae) et d'un thérophyte, *Crepis foetida* (Asteraceae), tous deux originaires de la région méditerranéenne.

Avec plus de 250 taxons, le genre *Thymus* est l'un des plus grands de sa famille (Morales, 2002). Il est connu pour comprendre des formes de croissance différentes, comme des « buissons érigés », des « buissons nains », des « sous-buissons » et des plantes rampantes avec des axes érigés ou non (Schmidt, 1968 ; Jalas, 1971). *T. vulgaris* est une espèce exploitée pour ses huiles essentielles ; les études dont elle a fait l'objet révèlent qu'elle comporte six chémotypes distincts qu'on sépare en deux grands groupes sur la base de la nature phénolique ou non du monoterpène dominant (Vernet et al.,

1986). A cette variabilité chimique s'ajoute une variabilité architecturale. Au sein même de l'espèce on rencontre des individus ayant des ports différents, les uns érigés, les autres plus affaissés et évoquant un buisson nain.

La famille des Asteraceae présente une gigantesque diversité de formes de croissance, allant des plantes herbacées aux arbres en passant par les lianes, les buissons et les arbustes. *Crepis foetida* L. (Asteraceae) est une espèce principalement connue sous sa forme annuelle en Europe (Hummel et al., 2007 ; Enke, 2008, Enke et al., 2011 ; Tison et al., 2014), qui a cependant été observée sur le continent américain sous une forme bisannuelle ou pérenne (Babcock et Cave, 1938 ; USDA ; Flora of Wisconsin ; Flora of North America).

L'objectif de notre étude était (1) de caractériser les différentes formes de croissance existant au sein de ces espèces en nous appuyant sur l'analyse de la structure morphologique de la plante, mais aussi son architecture, *i.e.* l'organisation de sa structure dans l'espace au cours du temps, (2) de déterminer quels sont les traits architecturaux impliqués dans cette variation et (3) de mettre en évidence les transitions possibles entre les formes. Nous avons en même temps vérifié l'existence de formes de croissances bisannuelles et pérennes chez *C. foetida* et testé l'existence d'un lien entre la variabilité architecturale de *T. vulgaris* et ses chémotypes.

Matériel et méthodes

Matériel végétal

Thymus vulgaris L.

Au sein des 250 genres de la famille des Lamiaceae (Martinov) (The Plant List, 2013), le genre *Thymus* L. comporte environ 215 espèces (Morales, 2002). Le thym vulgaire (*Thymus vulgaris* L.) est un petit ligneux (5-60 cm) inféodé aux milieux ouverts. Comme dans l'ensemble de la famille, la section des jeunes tiges de cette espèce est quadrangulaire, puis circulaire lorsqu'elles sont plus âgées. Disposées selon une phyllotaxie opposée-décussée, les feuilles simples, dont la forme du limbe varie de lancéolé à ovale, possèdent un pétiole un très court. Le limbe, coriace, aux marges enroulées, est couvert sur ses deux faces de trichomes glanduleux contenant l'huile essentielle ; en plus de ces trichomes, la face abaxiale est couverte d'un indument de poils peltés, caractéristiques, comme l'enroulement de la marge, des adaptations à la sécheresse. Les fleurs à symétrie axiale, de couleur blanche à rosée, sont regroupées en épi sur la partie terminale des axes longs. Les fruits sont des tétrakènes. Cette espèce se développe dans les garrigues, sur les pelouses sèches et dans les zones rocailleuses de l'étage thermo-méditerranéen jusqu'à l'étage montagnard de l'ouest méditerranéen (Granger et Passet, 1973, Tison et al., 2014).

Des études ont montré l'existence de deux polymorphismes sous contrôle génétique au sein de cette espèce : La gynodioécie et le polymorphisme de la composition de l'huile essentielle en composés monoterpéniques (Thompson *et al.*, 1998). Ce dernier est responsable de l'existence de 6 chémotypes, thymol (T), carvacrol (C), geraniol (G), alpha-terpineol (A), thuyanol-4 (U) et linalool (L), définis par le monoterpène majoritaire de l'huile essentielle (Vernet *et al.*, 1986) dont la présence est contrôlée par une chaîne épistasique à 5 loci dont les relations sont telles que : G>A>U>L>C>T. Ainsi, il est possible de considérer le chémotype comme un marqueur du génotype (Vernet et al., 1986 ; Thompson et al., 1998). On distingue deux grandes classes au sein des chémotypes selon la nature du composé monoterpénique dominant de l'huile essentielle : les chémotypes phénoliques (thymol et carvacrol) ou non phénoliques (géraniol, alpha-terpineol, thuyanol-4 et linalool). En France, les chémotypes

phénoliques sont principalement présents dans les zones chaudes bordant le littoral méditerranéen alors que les chémotypes non-phénoliques vivent principalement dans les collines situées à l'intérieur des terres qui sont plus froides en hiver (Thompson et al., 1998, 2013 ; Amiot et al., 2005).

Crepis foetida L.

Le genre *Crepis* appartient à la famille des Asteraceae (Cichoroae). Il est composé de 196 espèces (Enke, 2000, Enke et al., 2008). *Crepis foetida* est une plante annuelle (Hummel et al., 2007 ; Tison et al., 2014) de la section *Hostia* dont le centre de distribution est l'Est méditerranéen et s'étend vers l'ouest méditerranéen et vers l'est en Asie centrale (Enke et Gemeinholzer, 2008 ; Enke, 2009). Cette espèce a souvent été incluse dans le cadre des études systématiques et phylogéniques du genre *Crepis* (Babcock et Cave, 1938 ; Babcock, 1947 ; Dimitrova, 1999 ; Enke et Gemeinholzer, 2008 ; Enke, 2009 ; Enke et al., 2011). Elle a aussi été prise comme modèle pour l'étude des stratégies reproductives (Hugues, 1943 ; Hugues et Babcock, 1950) et elle est utilisée comme marqueur des espèces de début de succession en milieu méditerranéen dans les études en écologie expérimentale (Kazakou et al., 2006 ; Hummel et al., 2007)

Sites d'étude

L'étude de *T. vulgaris* s'est déroulée sur le bassin de Saint-Martin de Londres, situé à environ 25 Km au Nord de Montpellier (43°48'N, 03°46'E ; Hérault, France. Fig. 7). Cette zone de 8 x 10 km a été sélectionnée, car les peuplements de *Thymus vulgaris* recouvrent environ 80% de sa surface (Vernet et al., 1977a). Au pied du Pic Saint-Loup (658 m) et de l'Hortus (512 m), cette zone bénéficie de conditions climatiques particulières, telles que des températures basses et un niveau d'humidité élevée en basse altitude (<200m) et des températures plus élevées et une humidité plus faible à des altitudes plus hautes (>250m) (Thompson, 2002) qui permettent la présence de chacun des six chémotypes de thym présents en France (Vernet et al., 1977a ; Vernet et al., 1986, Thompson et al., 1998).

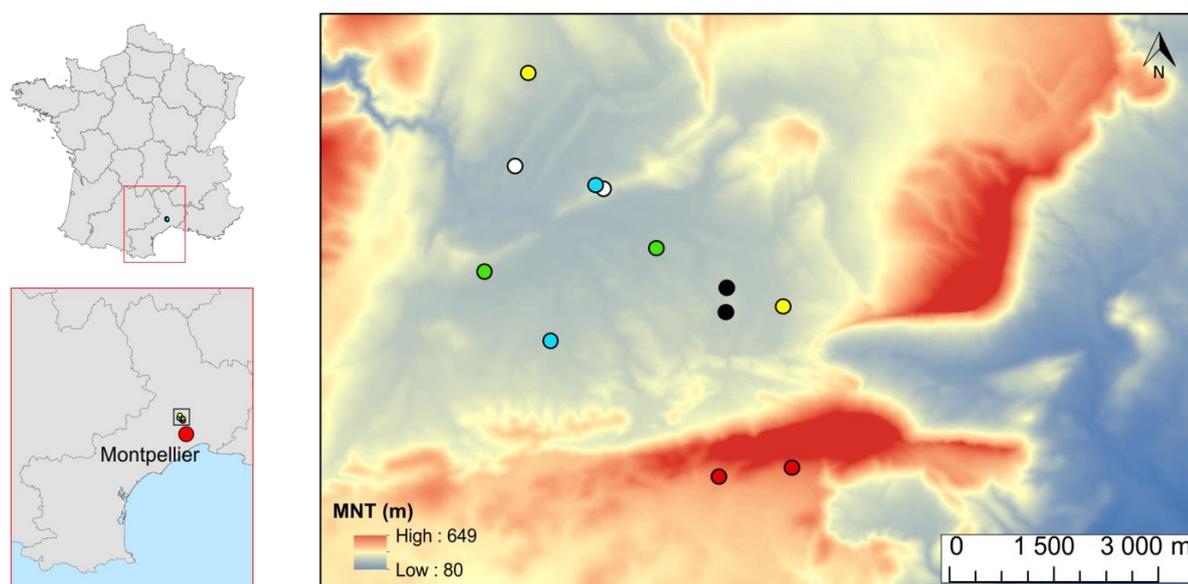


Figure 7 | Distribution spatiale des sites dans le bassin de Saint-Martin de Londres. Les points rouges représentent les sites à carvacrol, les points jaunes aux sites à thymol, les points verts aux sites à thuyanol, les points bleus aux sites à alpha-terpineol, les points blancs aux sites à linalool et les points noirs aux sites à géranol

Site	Nb indiv. P1	Nb indiv. P2	G	A	U	L	C	T
Carvacrol 1	204	114	0	0	0	0	100	0
Carvacrol 2	162	159	0	0	0	0	97	3
Thymol 1	93	82	0	0	0	0	3	97
Thymol 2	109	151	0	0	0	0	0	100
Linalool 1	81	203	17	0	0	80	0	3
Linalool 2	86	93	0	3	10	87	0	0
Alpha-terpineol 1	123	190	0	47	7	40	3	3
Alpha-terpineol 2	55	56	0	100	0	0	0	0
Tuyanol 1	200	379	0	3	84	13	0	0
Tuyanol 2	137	226	0	17	73	10	0	0
Geraniol 1	62	140	86	0	0	14	0	0
Geraniol 2	150	135	86	0	0	14	0	0

Tableau 1|Distribution des chémotypes sur les 12 sites d'études. Proportion des chémotypes (%) sur chaque site d'étude. (G= geraniol ; A = alpha-terpineol ; U= Thujanol-4 ; L = linalool ; C= carvacrol; T= thymol; P1 and P2 représentent les cadrats 1 et 2. D'après Thompson et al. (2002, 2013)

Depuis le début des années 60, cette zone a fait l'objet de nombreuses études (Thompson et al., 1998) et la composition chémotypique de plus de 150 stations a pu être déterminée (Granger et Passet, 1973, Thompson et al., 2013). En nous basant sur la carte des profils des populations de chémotypes définie par Vernet et al. (1977b) et des données plus récentes (Thompson et al., 2013), nous avons sélectionné 2 stations représentant chacun des chémotypes (soit 12 au total ; Tableau 1) pour lesquelles la composition en chémotypes est connue et où le chémotype ciblé est dominant.

Occupant des habitats différents, les individus des chémotypes phénoliques et non-phénoliques se développent également au sein de communautés végétales différentes. Les individus des chémotypes phénoliques *thymol* et *carvacrol* poussent au milieu de formations ligneuses hautes, qui correspondent à des chênaies mixtes (*Quercus ilex-Q. pubescens*) où le chêne vert domine (Vernet et al., 1977a). Le thym se développe alors en lisière des chênes, sur des sols rocaillieux où ils forment des peuplements denses et représentent l'essentiel du couvert. Les individus des chémotypes non-phénoliques poussent quant à eux sur des sites moins rocaillieux au sein de formations ligneuses basses et herbacées caractérisées par *Rosmarinus officinale*, *Lavandula angustifolia*, *Brachypodium phoenicoides*, *Carex halleriana*, *Carex glauca*, *Festuca ovina*, (Vernet et al., 1977a). Les individus de ces chémotypes se développent en mélange au sein de cette végétation herbacée dense. Le chémotype *thuyanol-4* vit dans des milieux intermédiaires aux deux groupes de chémotypes, en lisière de formations ligneuses hautes mais plus humides que les précédentes, caractérisées par la présence d'*Amelanchier rotundifolia*, *Cornus sanguinea*, *Acer monspessulanum*, *Brachypodium pinnatum* et *Viola alba*.

L'étude de *C. foetida* a été réalisée dans la région du nord de Montpellier, dans un rayon de 20 Km dans les endroits perturbés qu'elle affectionne particulièrement comme les bords de routes et les friches.

Analyse de l'architecture de *Thymus vulgaris* et de *Crepis foetida*

Des observations préliminaires informelles ayant révélé l'existence de variations architecturales au sein des espèces *T. vulgaris* (Fig. 8) et *C. foetida*, nous avons cherché 1° à connaître l'architecture de ces espèces et 2° à révéler et à caractériser les traits architecturaux impliqués dans ces variations.

Pour *C. foetida*, plus d'une centaine d'individus ont été échantillonnés de manière à pouvoir disposer de l'ensemble des stades ontogéniques et retranscrire l'ontogénèse complète de l'espèce.

Pour *T. vulgaris* l'analyse de l'architecture et du mode de développement a été effectuée sur 50 individus couvrant les différents stades ontogéniques de l'espèce sur chacune des douze stations. L'analyse architecturale a été réalisée selon les concepts et les méthodes définis par Hallé et Oldeman (1970), Hallé et al. (1978), modifiée par Edelin (1984, 1990) et Barthélémy et al. (1989, 1991),



Figure 8|Différents ports de *T. vulgaris*. (A, B) Port arbustif. (C) Port buissonnant. (D) Vieil individu

récemment mis à jour par Barthélémy et Caraglio (2007). Cette méthode nécessite d'abord de trouver des individus à différents stades ontogéniques, allant de la plantule à l'individu sénescant puis d'analyser qualitativement la structure de la plante. Cette analyse se déroule en deux temps. La première phase est destinée à révéler et à caractériser les catégories d'axes qui constituent l'organisme ; cette démarche permet de définir l'unité architecturale de l'espèce, c'est-à-dire le système ramifié élémentaire de la plante constitué par l'agencement hiérarchisé de ces catégories.

La détermination des catégories d'axes est effectuée en utilisant des descripteurs classiques en morphologie végétale destinés à définir le mode de croissance, le mode de ramification et la différenciation morphologique des tiges. La seconde phase de l'analyse a pour objet de révéler les éventuels processus de réitération de l'unité architecturale, c'est-à-dire sa duplication totale ou partielle qui peut intervenir au cours de l'ontogénèse de la plante, soit comme une étape normale de son développement (réitération séquentielle) soit en réponse à des stress divers (réitération différée).

La synthèse des analyses effectuée sur les différents sites, nous a permis de caractériser les différentes modalités des traits architecturaux qui varient au sein de chaque espèce et de les résumer à travers des schémas interprétatifs.

Analyse des liens entre l'architecture et les chémotypes de T. vulgaris

Afin de déterminer si la variabilité de l'architecture de *T.vulgaris* est en lien avec ses différents chémotypes, nous avons mesuré l'occurrence des traits mis en évidence par l'analyse architecturale sur chacun des douze sites représentant les 6 chémotypes. Nous avons pour cela disposé deux quadrats de 4 x 4 m sur chaque site et caractérisé les traits architecturaux pour l'ensemble des individus présents dans chacun des quadrats, soit un total de 3400 individus. Nous avons ensuite comparé les proportions de chacun de ces traits entre les sites puis entre les sites groupés selon la nature de leur chémotype dominant avec le test des proportions équivalentes. Les analyses ont été effectuées à l'aide du logiciel R (R Core Team, 2016).

Estimation de la proportion des différentes architectures dans les populations de C. foetida.

Lorsque nous avons identifié la variabilité de l'architecture de l'espèce, nous avons procédé à un échantillonnage complémentaire dans le courant du mois de juillet 2015 sur 54 individus, visant à estimer les proportions de chacune des architectures en population naturelle. Nous avons donc sélectionné quatre sites le long de talus routiers dans le Nord montpelliérain où elle se développe naturellement. Nous avons relevé et qualifié la structure de tous les individus sur chacun de ces sites, dans une zone de 16 x 4 m, selon quatre classes : les plantules, les plantes non-ramifiées, les plantes à deux ordres d'axes et les plantes à trois ordres d'axes. Nous avons ensuite compilé nos observations afin d'estimer les proportions moyennes de chacune des classes.

Résultats

Analyse de l'architecture de Thymus vulgaris

L'analyse architecturale de *Thymus vulgaris* permet de reconnaître trois niveaux de complexité structurale : le module, le complexe ramifié, la plante entière.

Le module

Le module est la structure élémentaire de cette plante (Fig. 9A). Il se présente sous forme d'un petit monopode composé de trois catégories d'axes à phyllotaxie opposée-décussée : l'axe 1 (C1), orthotrope et de fort diamètre, se termine par une inflorescence apicale. Sa croissance et sa ramification sont rythmiques (*i.e* les axes présentent des marques morphologiques périodiques d'arrêt de croissance et les branches sont réparties selon des étages). Ses unités de croissance, séparées par quelques entrenœuds courts, portent des étages de rameaux longs (C2) en position mésotone et des rameaux courts (C3) en position basitone et acrotone. La symétrie de la ramification est radiale. Les axes (C2) sont des monopodes orthotropes de faible diamètre terminés par une inflorescence apicale. Leur croissance et leur ramification sont rythmiques. Leurs unités de croissance portent des étages de rameaux courts placés en position mésotone. Leur symétrie de ramification est radiale. Les rameaux courts (C3) sont de petits axes orthotropes non-ramifiés qui présentent une croissance primaire et secondaire très faible, voire nulle et ne fleurissent pas.

Le complexe ramifié

Le complexe ramifié est un grand sympode polychasial (Fig.9B). Il est constitué d'une succession de modules monopodiaux semblables à celui précédemment décrit, et qui dérivent les uns aux autres par ramification subapicale, à l'aisselle des dernières feuilles situées sous les inflorescences terminales des axes C1. Cependant de module en module leur longueur décroît et leur structure se simplifie. Les

modules périphériques sont courts et dépourvus d'axes C2. Ils comportent seulement un axe C1 à floraison terminale et des rameaux courts (C3) latéraux. Par ailleurs, si la ramification sympodiale est polychasiale à l'extrémité du premier module, le nombre de relais diminue à mesure que le complexe ramifié se développe : à sa périphérie la ramification devient alors monochasiale. Les axes C2 que l'on trouve sur la portion mésotone des modules sont formés d'une série de relais uniquement constitués par des axes C2, à la différence des grands sympodes précédemment décrits.

La plante entière

Certains individus sont constitués d'un seul complexe ramifié primaire (Fig.9C) ; dans ce cas leur partie apicale comporte un nombre élevé de modules successifs d'assez grande taille et la plante apparaît globalement acrotone. Chez d'autres en revanche, l'organisme est formé de plusieurs complexes ramifiés comprenant le complexe primaire précédemment décrit, et des complexes secondaires qui se développent en même temps que lui à partir de son premier module (Fig.9C). Chaque complexe secondaire est un système ramifié sympodial dont l'architecture est semblable à celle du complexe primaire. Cependant leur taille et leur degré de complexité varient selon leur position sur leur axe porteur. Deux situations sont possibles : 1) les complexes ramifiés issus de la première unité de croissance du module porteur sont les plus grands, et ceux portés par l'unité de croissance suivante sont plus courts : la plante entière est alors globalement basitone, ou 2) les complexes ramifiés issus de la première unité de croissance sont de petite taille mais ceux issus de la seconde unité de croissance sont les plus développés ; la disposition de ces complexes est alors mésotone par rapport au module porteur.

De petits complexes ramifiés ou de simples axes de types C2 à développement différé complètent souvent l'architecture que nous venons de décrire. Mis en place généralement à la suite de traumatismes ils proviennent de bourgeons latents situés à proximité des arrêts de croissance. On les observe principalement à la base du premier module du complexe ramifié primaire mais aussi dans sa partie apicale, à la base des modules qui lui font suite et à la base des complexes ramifiés secondaires.

Le développement des complexes ramifiés séquentiels et différés s'accompagne d'un processus particulier de fragmentation longitudinale. Sur les axes de la catégorie C1, des sillons apparaissent le long de la tige provenant d'un arrêt localisé du fonctionnement cambial. Entre les sillons le cambium continue de fonctionner et des veines de bois formant des lobes se forment et grossissent d'année en année. Sur les modules les plus anciens la tige finit par se fendre en longueur jusqu'aux racines au niveau des sillons ce qui peut conduire à l'isolement complet d'une partie ou d'un complexe ramifié entier.

Architecture et chémotypes de *T. vulgaris*

Chémotypes et position des complexes ramifiés séquentiels

T. vulgaris existant à l'état adulte sous trois formes différentes (acrotone, mésotone et basitone) nous avons cherché à déterminer s'il existe un lien entre ces formes et le chémotype auquel appartient la plante. Pour cela, nous nous focalisons sur la présence d'individus basitones dont l'architecture est buissonnante que nous comparons à celle d'individus mésotones et acrotones qui ont une architecture arbustive.

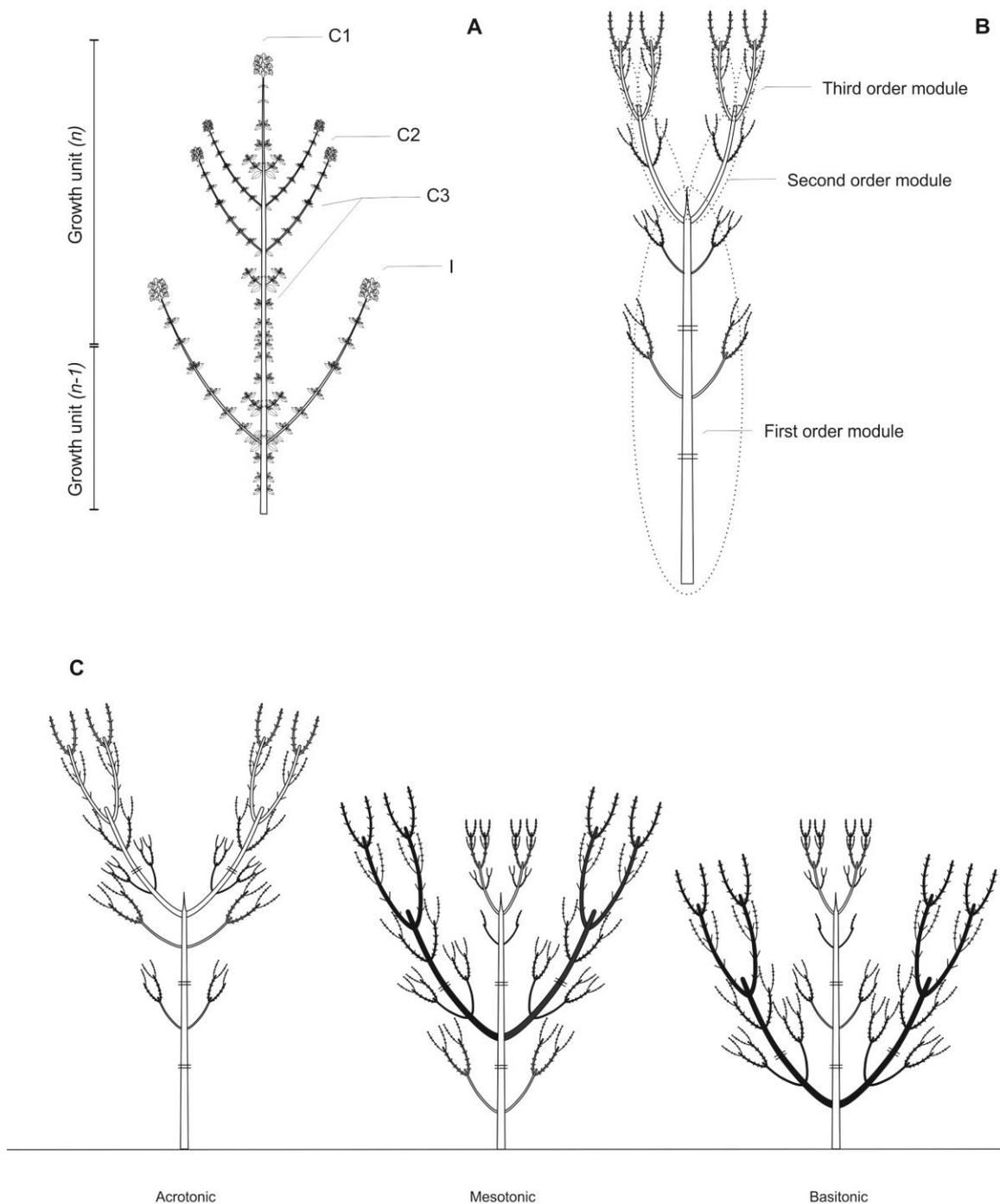


Figure 9|Niveaux d'organisation et architectures. L'architecture de *Thymus vulgaris* est basée sur 3 niveaux d'organisation : (A) le module, formé par un axe principal monopodial orthotrope (C1), des branches (C2) et des rameaux courts (C3). L'axe principal et les branches portent des inflorescences (I) ; (B) Le complexe ramifié, constitué d'une succession dichasiale de modules et (C) La plante entière : Dans le cadre d'une architecture acrotone, la plante entière est constituée d'un seul complexe ramifié « géant ». Les architectures mésotones sont constituées du complexe ramifié primaire et de complexes ramifiés secondaires (réitération séquentielle ; en noir sur la figure) se développant sur la seconde unité de croissance du complexe primaire. Les architectures basitones sont constituées du complexe ramifié primaire et de complexes ramifiés secondaires (réitération séquentielle) se développant sur la première unité de croissance du complexe primaire

Sur les sites dominés par les chémotypes phénoliques (thymol et carvacrol) la proportion d'individus basitones est plus importante que sur les sites dominés par les chémotypes non-phénoliques ($\chi^2 = 159.2298$, ddl = 1, $P < 0.001$. Fig.10) ; les individus mésotones représentent un tiers des individus échantillonnés et les individus acrotones restent largement minoritaires avec moins de 10% du total des individus échantillonnés. Sur les sites à carvacrol, un peu plus de 60 % des individus échantillonnés présentaient une architecture basitone. Sur les sites à thymol, la proportion d'individus basitones est un peu moins importante que sur les sites à carvacrol, mais avoisine tout de même les 50% ; la proportion d'individus mésotones est légèrement plus importante et varie autour de 40%. Les individus acrotones sont également minoritaires sur ces sites.

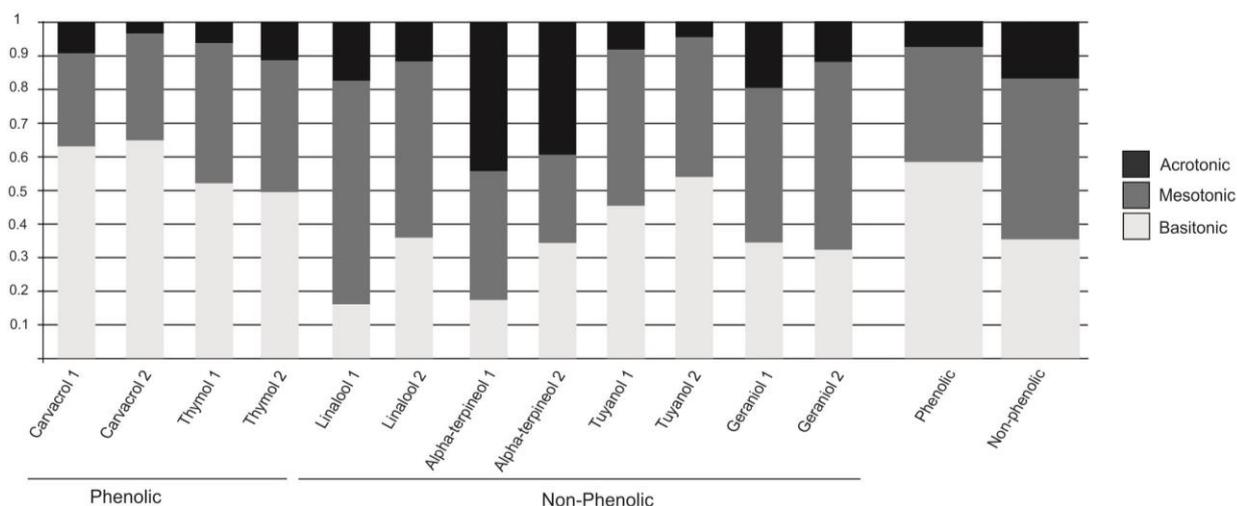


Figure 10|Architecture séquentielle des chémotypes. Proportions des architectures acrotones, mésotones et basitones sur les 12 sites de l'étude. Chacune des stations est représentée par le nom du chémotype dominant. Sur la droite, les diagrammes présentent les proportions cumulées des différentes architectures entre sites dominés par les chémotypes phénoliques et non-phénoliques.

En revanche, sur les sites dominés par les chémotypes non-phénoliques (alpha-terpineol, geraniol, thuyanol-4, linalool), les architectures buissonnantes sont moins représentées que les architectures arbustives (Fig. 10). Sur les sites dominés par le chémotype linalool, les individus mésotones sont largement majoritaires. Les proportions d'individus basitones varient entre 15,9% et 35% selon le site. Les individus ayant une architecture acrotone, bien que minoritaires, représentent plus de 10% de l'échantillon sur les deux sites. Bien que les contrastes ne soient pas aussi marqués que sur les autres sites, les sites à alpha-terpineol sont dominés par des individus présentant une architecture acrotone ; les architectures basitones sont faibles et représentent moins d'un tiers de l'échantillonnage sur les deux sites. Sur les sites à thuyanol-4, les proportions d'individus basitones représentent approximativement la moitié des individus échantillonnés, ce qui est particulièrement élevé sur les sites dominés par les chémotypes non-phénoliques. Enfin, sur les sites à geraniol, les individus basitones représentent autour d'un tiers de l'échantillon alors que les individus mésotones représentent à peu près la moitié de l'échantillon.

Chémotypes et complexes ramifiés différés basaux

Sur les sites dominés par les chémotypes phénoliques, les individus développent plus de complexes ramifiés différés basaux ($\chi^2 = 23.2688$, ddl = 1, $P < 0.001$. Fig. 11A) que ceux des sites dominés par les

chémotypes non-phénoliques, avec respectivement 100% dans le cas des sites à carvacrol, 80% et 95% sur les sites thymol 1 et thymol 2. Sur les sites dominés par les chémotypes non-phénoliques la proportion globale d'individus à réitération différée basale est plus faible, mais représente tout de même 64% de l'échantillon. Cette proportion varie selon le site concerné : elle est de 65% pour "thuyanol 1", 90% pour "thuyanol 2", 70% pour "linalool 1, 50% pour "linalool 2", 55% pour le site à alpha-terpeneol 1 et 50% pour le site à alpha-terpeneol 2. Enfin, sur les sites à géraniol les proportions d'individus ayant des réitérats différés basaux sont identiques entre les sites et s'élèvent à 65%.

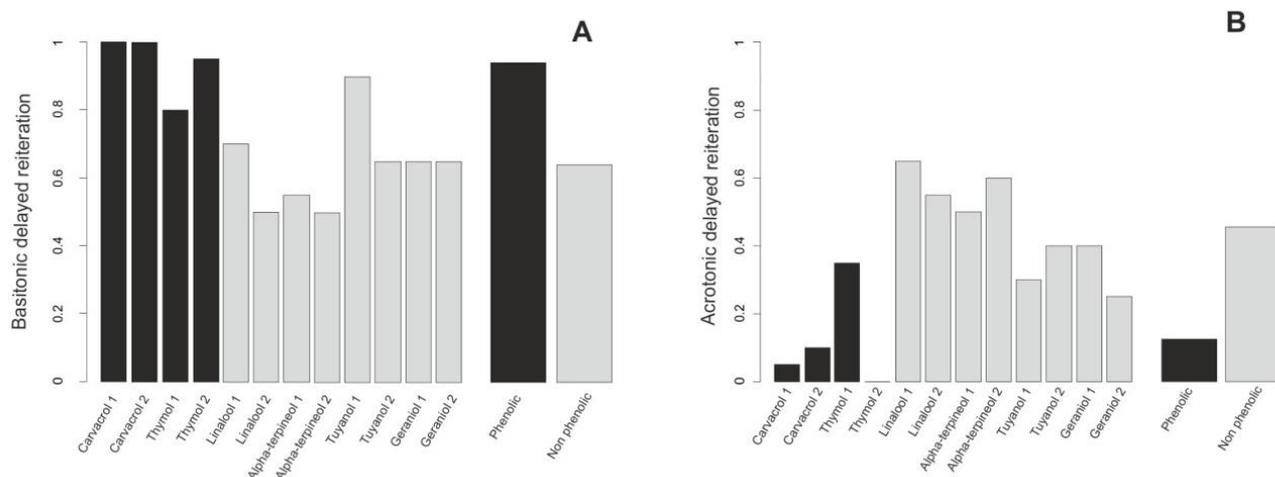


Figure 11|Architecture différée. Proportions d'individus présentant (A) de la réitération différée basitone et (B) de la réitération différée acrotonic sur les 12 sites de l'étude. Le résumé des proportions moyennes pour l'ensemble des sites dominés par les chémotypes phénoliques et non-phénoliques, sont présentés dans les histogrammes de droite.

Chémotypes et systèmes ramifiés différés apicaux

Sur les sites dominés par les chémotypes phénoliques la proportion globale d'individus développant des systèmes ramifiés différés apicaux est plus faible que sur les sites dominés par les chémotypes non-phénoliques ($\chi^2 = 24.4241$, ddl = 1, $P < 0.001$. Fig.11B) et ne représentent que 12,5% de l'échantillonnage. Elle varie de 5% pour les individus du site carvacrol 1 jusqu'à 35% pour le site thymol 1. En revanche sur les sites dominés par les chémotypes non phénoliques ce sont 46% des individus qui forment des systèmes ramifiés différés apicaux. Il existe toutefois une forte disparité selon les chémotypes : Sur les sites à thuyanol-4 les proportions varient de 30% sur le site thuyanol-4 1 à 40% sur le site thuyanol-4 2. Sur les sites à linalool, les proportions atteignent le plus haut score relevé et oscillent entre 55% (linalool 2) et 65% (linalool 1). Sur les sites à alpha-terpeneol, les proportions d'individus ayant des systèmes ramifiés différés apicaux varie entre 50% (alpha-terpeneol 1) et 60% (alpha-terpeneol 2). Enfin, sur les sites à géraniol, les proportions varient entre 40% (geraniol 1) et 25% (geraniol 2).

Analyse de l'architecture de C. foetida

L'analyse architecturale de *C. foetida* fait ressortir deux niveaux de complexité : le module et la plante entière.

Le module

La germination a lieu dans le courant de l'hiver (Fig. 12). La plantule est alors constituée d'un axe très court, monopodial, orthotrope, monocaule, à phyllotaxie alterne spiralée. Les premières feuilles sont oblongues à marge dentée et sont plaquées au sol ; elles axillent des bourgeons qui restent latents et les entrenœuds les séparant sont de taille quasi nulle. A la fin du printemps, l'axe principal s'est épaissi et a mis en place une vingtaine de feuilles de grandes dimensions dont la forme varie de sinuées à pennatifides pour les plus récentes et qui sont dressées à la différence des premières. Au cours de l'été, les premières feuilles ont séché, la partie basale de l'axe principal s'est épaissie et son méristème a changé de fonctionnement pour passer à l'état floral et mettre en place les inflorescences. On distingue alors deux zones particulières sur ce dernier. Une zone basale issue de la phase végétative, à fort diamètre et à entre-nœuds très courts et une zone distale de faible diamètre, initiée pendant la phase reproductive, terminée par une inflorescence, qui présente des entre-nœuds longs portant des feuilles aux dimensions réduites qui peuvent axiller des inflorescences de renfort (annexe 1A, B, C). Dans certains cas nous avons observé des individus possédant des tiges inflorescentielles supplémentaires, prenant origine au niveau des nœuds marquant la transition entre la zone à entre nœuds courts et la zone à entre nœuds longs. Ces axes ont une phyllotaxie alterne spiralée, sont orthotropes et ne présentent que des entre-nœuds longs portant des feuilles pennatiséquées de petites dimensions. Ils sont également terminés par une inflorescence et peuvent porter à l'aisselle des feuilles les plus hautes, des inflorescences de renfort (annexe 1 A, C, E).

Certains individus germent plus tard, dans le courant du printemps et restent sous forme de rosette pendant plus d'une année et fleurissent l'été de l'année suivant celle de leur germination (Fig. 12). Ils sont bisannuels. Dans les deux cas, les individus meurent après leur floraison. Cependant certains individus poursuivent leur développement après l'été.

La plante entière/ramifiée

Chez les individus qui ne meurent pas après avoir fleuri et lorsque les inflorescences ont donné leurs fruits à la fin du premier été, des bourgeons entrent en croissance à l'extrémité de la zone à entre-nœuds courts de l'axe principal au niveau des dernières aisselles foliaires précédant la tige inflorescentielle (Fig. 12). Leur développement se poursuit au cours de l'automne et l'hiver et au début du printemps suivant, ils ont donné naissance à axes très courts pourvus de feuilles disposées en rosette dont la morphologie est identique à celle du module primaire avant floraison. La plante est alors constitué d'un axe primaire monopodial, orthotrope, de fort diamètre à entrenœuds très courts portant dans sa partie apicale deux axes relais, monopodiaux, orthotropes, à entre nœuds très courts. Au cours du deuxième été, ces relais passent à l'état floral et produisent de longues tiges inflorescentielles de faible diamètre, à entrenœuds longs, portant des feuilles de petites dimensions et une inflorescence en position terminale. Après floraison, à la fin de l'été, de petits bourgeons apparaissent à leur tour à l'aisselle des derniers entre-nœuds de la rosette de chacun de ces modules. Ils poursuivent leur croissance au cours de l'automne et de l'hiver et au printemps suivant ils se présentent sous la forme de nouvelles rosettes de feuilles. L'individu est alors un petit sympode constitué d'une suite polychasiale à trois ordres de modules aux diamètres décroissants (2-3 cm pour les plus gros observés) dont seules les feuilles en rosette émergent au-dessus du sol. Les derniers modules formés fleurissent à leur tour pendant l'été.

En cas de traumatisme, notamment dans la zone inflorescentielle du module, des nouveaux axes inflorescentiels sont émis à partir de bourgeons resté latents à la base de la zone à entre-nœuds longs et/ou à la base de l'axe traumatisé. Nous avons également observé des individus non traumatisés qui

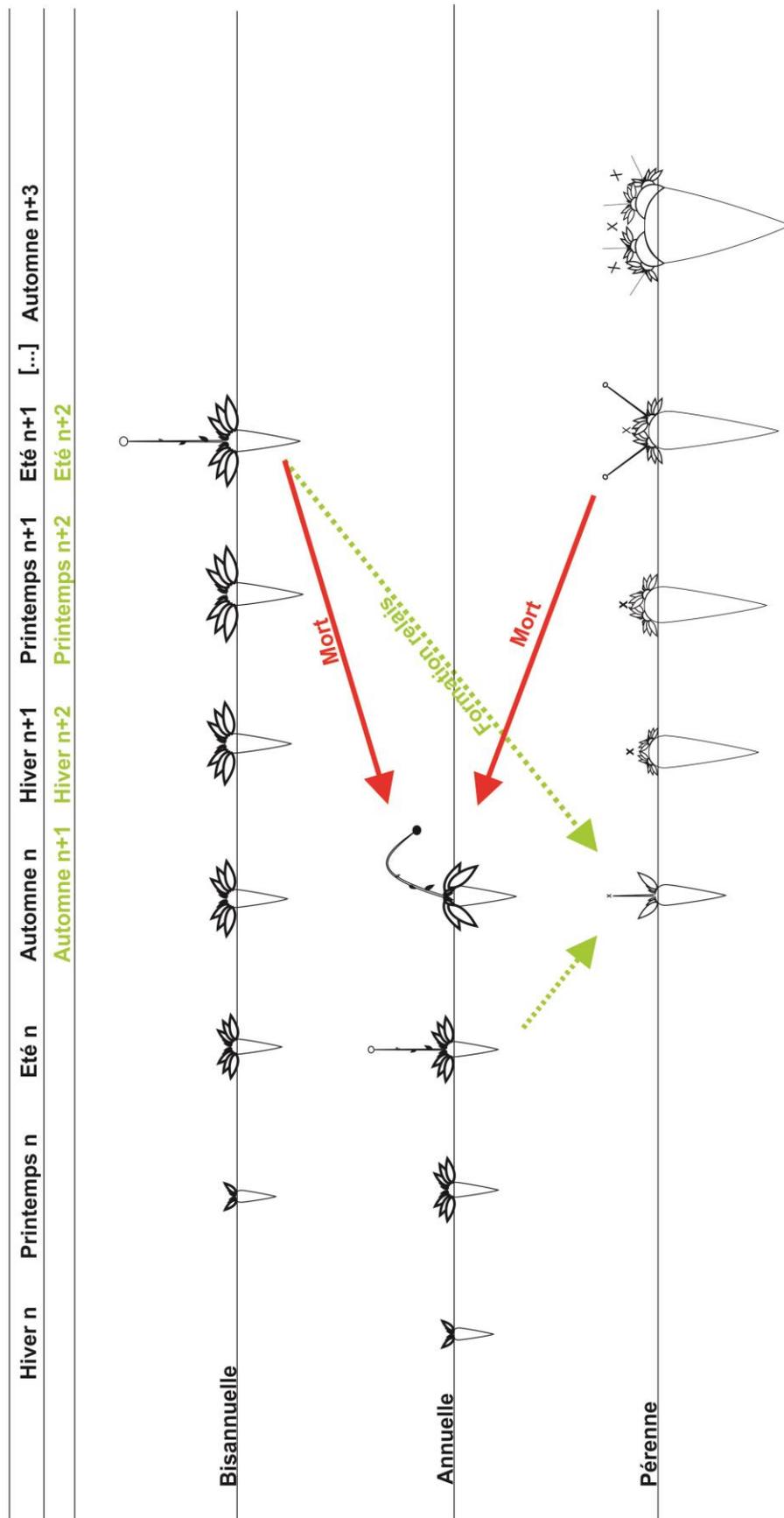


Figure 12|Trajectoires ontogéniques de *Crepis foetida*. *Crepis foetida* peut être trouvée sous différentes formes en populations naturelles. Les individus manifestant une trajectoire annuelle ou bisannuelle sont des plantes monocaules. Les individus présentant une trajectoire pérenne sont des plantes sympodiales dont l'architecture repose sur la réitération polychasiale du module.

présentaient des modules à développement différé dans la partie proximale de la zone à entre-nœuds courts du module primaire (annexe1E).

Proportions des différentes architectures de C. foetida en populations naturelles

Les relevés complémentaires que nous avons effectués nous ont permis d'estimer la fréquence des différentes architectures de l'espèce en populations naturelles. La majorité des individus que nous avons analysé sur les talus routiers se présentaient sous la forme d'un module unique, non ramifié (76% ; Fig. 7). Ces individus sont grêles et accomplissent leur cycle de développement entre l'automne de l'année de leur germination et l'été suivant (Fig. 13).

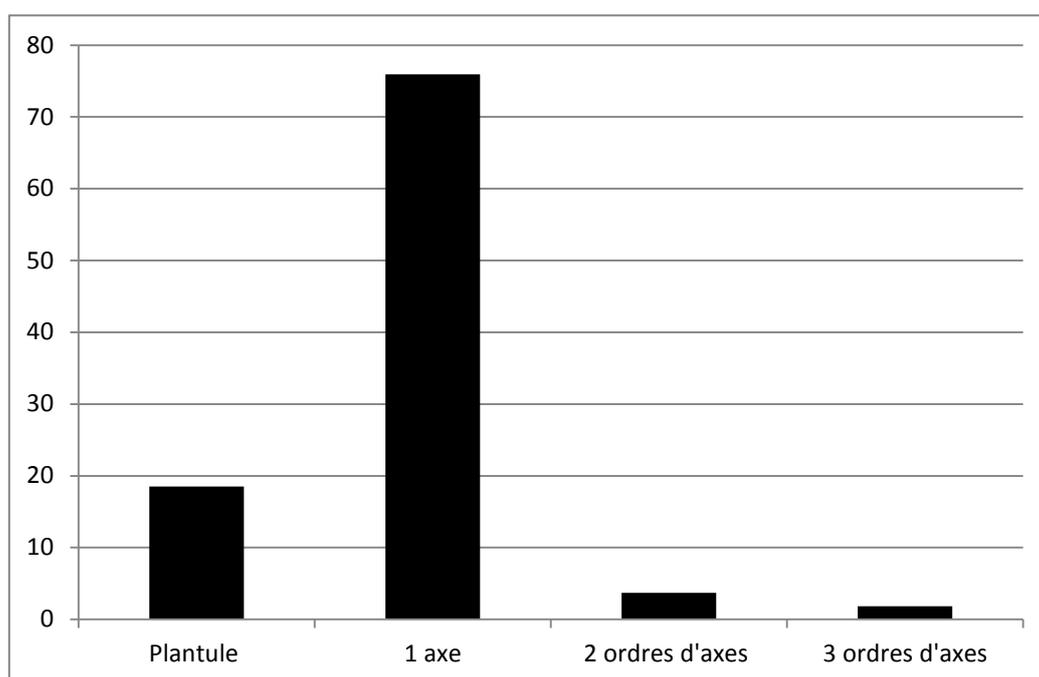


Figure 13 Proportions des différentes architectures de *Crepis foetida*. Proportions cumulées des 4 sites sur lesquels nous avons réalisé l'échantillonnage (juillet 2015) des proportions des différentes formes de vie de *C. foetida*.

Les individus ramifiés à deux ordres d'axes représentent une faible proportion des individus rencontrés (3% ; Fig. 13). Ils ont un module initial de fort diamètre et présentent généralement plusieurs tiges inflorescentielles à la fin de la partie à entre nœuds courts. Les individus ramifiés, présentant trois ordres d'axes correspondent également à un faible pourcentage de l'échantillonnage (1% ; Fig. 7). Les plantules représentent 18,5% de l'échantillonnage (Fig. 13). Elles étaient toujours à l'état monopodial et portaient une petite dizaine de feuilles dans le courant de l'été et ne présentaient aucun signe de passage à l'état floral. Ils correspondent aux individus bisannuels

Discussion

Interprétation architecturale de Thymus vulgaris et Crepis foetida

Lors de la description de la structure de ces espèces nous avons utilisé les termes très généraux de module, complexe ramifié et plante entière afin de garder une grande neutralité dans notre analyse. Mais fort des résultats obtenus, il est maintenant possible d'interpréter leur structure en termes architecturaux. Le module, ramifié chez *T. vulgaris* ou monocaule chez *C. foetida*, correspond à la

structure hiérarchisée fondamentale de ces organismes ; elle correspond à l'unité architecturale de ces espèces, et toute la plante provient de sa répétition. Chaque nouvelle rosette chez *C. foetida* peut être interprétée comme la réitération séquentielle totale de son unité architecturale monocaule. De même, chez *T. vulgaris*, le complexe ramifié est le résultat de la réitération séquentielle totale acrotone de son unité architecturale monopodiale. Les complexes ramifiés qui peuvent s'ajouter au complexe primaire durant l'ontogénèse sont quant à eux l'expression d'un processus de réitération séquentielle totale qui permet la duplication du complexe ramifié. Quant à l'apparition des rameaux différés, elle correspond à un processus de réitération totale ou partielle différée qui se manifeste comme des événements occasionnels hors de toute séquence prévisible de développement.

L'architecture de *C. foetida* est simple : elle repose uniquement sur l'agencement de modules monopodiaux à floraison terminale. On observe deux situations: 1) le module primaire est incapable de réitérer ; dans ce cas la plante est monocaule monocarpique annuelle ou bisannuelle, ou 2) le module primaire est capable de réitérer ; la plante est alors un petit sympode di- ou polychasial basé sur une répétition du module à partir de la partie distale de la zone à entre nœuds courts du module primaire.

L'architecture de *T. vulgaris* est plus complexe car elle présente plusieurs niveaux d'organisation de complexité croissante qui se déploient au cours de l'ontogénèse. En tant que telle, l'existence de plusieurs niveaux architecturaux au sein d'une même plante n'est pas nouvelle. Plusieurs travaux ont déjà mis en évidence l'importance de la répétition et de l'emboîtement de structures élémentaires dans le développement des architectures (Millet et al., 1998, Millet, 2012, Charles-Dominique & al., 2010, 2012, 2015, Barthélémy, 1991). Mais le processus d'apparition des niveaux successifs d'organisation a été décrit sur un nombre encore trop faible d'espèces pour être considéré comme connu et conceptuellement maîtrisé. En ce sens l'étude de *T. vulgaris* apporte des éléments de réflexion supplémentaires. Ainsi le processus de réitération est souvent perçu comme un moyen d'acquérir des structures de taille considérables et très longévives propres aux arbres (Hallé, 1986). L'exemple du thym qui reste une plante de petite taille ne vivant que quelques décennies ne va pas dans ce sens et semble montrer que l'existence de plusieurs architectures emboîtées est un processus général indépendant de la taille de l'organisme.

Changement de formes de croissance et traits architecturaux

Les deux espèces que nous avons étudiées présentent diverses variations de leur forme de croissance et l'analyse architecturale permet de révéler les traits dont les changements sont à l'origine de ces modifications. Dans les deux cas, c'est la réitération qui est le facteur majeur de ces variations, mais selon des modalités propres à chaque espèce.

Cas de *Crepis foetida*

L'aptitude de cette espèce à réitérer de manière séquentielle varie selon les individus entre ceux qui en sont incapables et ceux qui peuvent le faire jusqu'à deux fois de suite. Ceci conduit à l'apparition de plusieurs trajectoires ontogéniques possibles (Fig. 12). Les différentes formes de vie annuelle, bisannuelle et pérenne qui ont déjà été mentionnées dans différents contextes (Babcock et Cave, 1938 ; USDA ; Flora of Wisconsin ; Flora of North America) correspondent à l'expression de ces trajectoires ontogéniques. Toutefois l'architecture de *C. foetida* reste inchangée entre les différentes formes et repose sur le module et ses capacités à réitérer. La manifestation de ces modalités de réitération caractérise le passage d'une forme de vie à une autre.

Ces trajectoires peuvent être interprétées comme des différences de vigueur entre les individus pouvant être liées aux conditions climatiques ou aux niveaux de ressources disponibles. Les individus ayant des faibles niveaux de vigueur présentent une phase juvénile plus longue et présentent de faibles dimensions (Smirnova et al., 1999, Zhukova, 2001 ; Zhukova et Glotov, 2001). Chez les plantes herbacées une faible vigueur se traduit par une durée de vie plus courte et des variations des formes de vie (Thomas et al., 2000 ; Zhukova, 2001 ; Zhukova et Glotov, 2001). La forme annuelle de *C. foetida* peut être considérée comme l'expression minimale de l'ontogenèse de l'espèce. La forme bisannuelle peut être interprétée comme reflétant les bénéfices d'un niveau de ressources supérieur, mais garde une architecture similaire à la forme annuelle et représente toujours le même stade ontogénique. La forme pérenne représente alors l'expression aboutie de l'ontogenèse de l'espèce (Smirnova et al., 1999, Zhukova et Glotov, 2001).

Bien que l'interprétation des variations des trajectoires ontogéniques en termes de degré de vitalité puisse paraître satisfaisante d'un point de vue général, nous ne pouvons pas conclure sur ce point, d'autant plus que nous ne disposons pas d'analyses de sol permettant de savoir s'il existe des différences de fertilité entre nos différents sites d'études, ni au sein d'un même site d'étude. De plus, lorsque nous avons échantillonné les individus dans les populations, nous avons trouvé côte à côte des individus annuels et pérennes, sans qu'il n'y ait de disparité apparente de conditions du milieu (ombrage, roches, etc.). Une autre hypothèse qui pourrait expliquer cette variabilité serait la contribution directe du génome dans ce processus (Harper et Ogden, 1970 ; Hallé, 1978 ; Loup, 1994 ; Thomas, 2000). Nous avons considéré l'espèce *C. foetida* dans sa définition au sens large, sans considération des sous espèces et des formes incluses dans les sous-espèces (Babcock, 1948 ; Enke, 2008, Enke et al., 2011). Il est possible qu'il puisse y avoir une influence directe de ces sous taxons, d'autant plus qu'il a été démontré qu'il existe au sein du genre *Crepis*, une relation étroite entre la taille du génome des espèces et leur forme de vie ; les taxons ayant les génomes les plus petit sont annuels (Babcock et Cave, 1938 ; Enke, 2008 ; Enke et al., 2011). Bien que cette corrélation puisse paraître triviale au sein des angiospermes (*e.g.* Bennet et Leitch, 2005), il semble que dans le genre *Crepis*, cela soit également lié aux niveaux d'autoincompatibilité reproductive ; les espèces possédant un génome de petite taille sont capables de faire de l'autofécondation alors que les espèces présentant un génome plus grand sont allogames (Enke, 2008 ; Enke et al., 2011). Cependant, *Crepis foetida* est connue pour avoir à la fois un génome de petite taille, et de faibles niveaux d'autoincompatibilité reproductive ou ne pas en être capable du tout (Babcock et Cave, 1938 ; Hugues et Babcock, 1950 ; Enke et al., 2011). Il se peut alors que le génome des différents individus joue un rôle dans l'expression des trajectoires ontogéniques. Des études approfondies incluant des analyses de sols des sites d'étude et un génotypage des individus échantillonnés permettraient d'apporter des conclusions sur les contributions respectives des niveaux de ressources et du génome dans les variations de trajectoires ontogéniques.

Par ailleurs, nous constatons que les proportions d'individus qui ne sont pas annuels représentent plus de 20% des individus des populations que nous avons observées. Ces observations mériteraient de faire l'objet d'investigations plus poussées sur un plus grand nombre d'individus et sur un plus grand nombre de populations afin de confirmer la robustesse de ces données à l'échelle régionale, voire globale. Nous pouvons tout de même affirmer que de considérer cette espèce comme une annuelle stricte, peut mener à de mauvaises interprétations dans les analyses de ce taxon et particulièrement dans les études écologiques.

Cas de Thymus vulgaris

Notre étude met en évidence l'existence de trois variantes architecturales différentes au sein de l'espèce *Thymus vulgaris* : une forme acrotone, une forme basitone et une forme mésotone. Conformément aux conceptions de Troll (1937) qui attribue à l'acrotonie la genèse du port arborescent, les individus purement acrotones ont ici une physionomie d'arbres miniatures : ils possèdent un axe initial unique équivalent à un tronc se terminant par une suite de modules divariqués dont l'ensemble équivaut à la couronne d'un arbre. Les individus basitones ont en revanche un port buissonnant puisqu'en plus de l'axe primaire ils possèdent plusieurs axes semblables issus de la base de la plante. Cette structure buissonnante est accentuée par la scission longitudinale de l'axe primaire qui favorise l'affaissement et l'enracinement adventif des axes latéraux. La forme mésotone a une physionomie intermédiaire entre les deux précédentes mais là encore la scission longitudinale de l'axe primaire favorisant l'isolement des axes latéraux basitones et leur affaissement donne à ces plantes un port également buissonnant

L'analyse de l'architecture de *T. vulgaris* révèle par ailleurs que les changements de forme de croissance chez cette espèce dépendent d'un trait architectural unique : l'aptitude à réitérer du module ou du complexe ramifié primaire. Chez *T. vulgaris*, deux situations se présentent : 1) le complexe primaire est incapable de réitérer ; dans ce cas la plante est constituée de cet unique complexe dont la structure est acrotone. 2) le complexe primaire est capable de réitérer ; il s'agit d'une réitération séquentielle totale qui se produit à partir de rameaux latéraux en croissance sur le premier module de la plante. La différence entre les plantes repose alors sur la localisation des réitérats. S'ils se développent sur la première unité de croissance du module, la plante devient basitone ; s'ils se développent le long de la seconde ou de la troisième unité de croissance, l'organisme devient alors mésotone.

L'importance de la réitération dans le changement de forme de croissance est attestée par d'autres exemples. Le passage d'individus monocaules à polycalles chez *Trifolium pratense*, *Helichrysum arenarium*, ou *Pastanica sativa* mentionné par Zhukova et Glotov (2001) repose sur leur aptitude à réitérer à la base. Il en est de même chez *Zea mays*, *Pisum sativum* (Moulija *et al.*, 1999) et *Plantago lanceolata* (Zhukova, 2001). Chez *Arabidopsis thaliana* (Brauchler *et al.*, 2010), *Trifolium pratense*, *Medicago falcata*, *Centaurea scabiosa*, *Plantago major*, *Scabiosa ochroleuca*, ou encore *Rumex acetosella* (Zhukova et Glotov, 2001) c'est l'aptitude à réitérer de manière différée qui permet la transformation de ces plantes annuelles en bisannuelles. Au sein de la section *Gamotion* du genre *Hedysarum* (Fabaceae), cette aptitude à réitérer définit les capacités à construire une souche pérenne et engendre le passage de formes herbacées (*H. setigerum*, *H. dahuricum*, *H. austrosibiricum*) à des formes buissonnantes (*H. fruticosum*) (Karnaukhova, 2015).

Architecture et chémotypes de T. vulgaris

Nos résultats indiquent l'existence d'un lien entre la variation de l'architecture de *Thymus vulgaris* et les chémotypes dans cette espèce. Cependant nous ne pouvons qu'émettre des hypothèses sur la nature de cette relation.

Il est peu probable qu'elle soit d'ordre causal. Il n'existe en effet à notre connaissance aucune étude qui rapporte l'implication possible de monoterpènes dans la morphogenèse et l'architecture d'une plante. Il est cependant intéressant de signaler que la relation entre architecture et chémotype est extrêmement fine. Les monoterpènes élaborés par le thym constituent des étapes plus ou moins poussées de la chaîne de biosynthèse. Selon le génotype la synthèse peut produire, par ordre de complexité croissante, du géraniol, de l' α -terpinéol, du thuyanol-4, du linalool, du carvacrol ou du thymol (Vernet *et al.*, 1986 ; Thompson *et al.*, 1998). D'un point de vue architectural l'existence des formes strictement basitones et

d'autres strictement acrotones ne doit pas occulter celle de formes intermédiaires. C'est précisément le cas du chémotype thuyanol-4 qui, situé au milieu de la chaîne de biosynthèse correspond à des plantes produisant des réitérats différés acrotones et basitones donc intermédiaires entre les deux architectures extrêmes car manifestant les deux types de réitération différée.

En revanche on peut penser que la relation constatée est liée aux conditions environnementales de l'habitat des chémotypes et en particulier au micro-climat. Selon les conceptions de Raunkiaer en effet la disposition des bourgeons de renouvellement d'une plante, donc sa structure globale, est liée aux conditions climatiques dans lesquelles elle vit. Il considère d'une manière générale que plus ces conditions sont contraignantes plus les bourgeons de renouvellement sont localisés vers la base de la plante, à proximité du sol. Dans le cas du *T. vulgaris* de notre zone d'étude, les plantes basitones ou acrotones vivent dans des microclimats différents. Les premières correspondant aux chémotypes phénoliques se rencontrent dans des habitats chauds et secs ; les secondes liées aux génotypes non phénoliques croissent dans des sites plus froids et humides qui subissent des gelées précoces en hiver (Amiot *et al.*, 2005). Malheureusement ces deux conditions sont aussi contraignantes l'une que l'autre et dans les deux cas on pourrait s'attendre à rencontrer des plantes ayant une architecture basitone, ce qui n'est pas le cas. Le facteur climatique ne semble donc pas être la variable pertinente pour expliquer pourquoi les chémotypes vivant dans les zones chaudes et sèches présentent une fréquence d'individus basitone plus importante que ceux vivants dans des environnements plus frais.

Une troisième interprétation est envisageable. Selon les travaux de Vernet *et al.* (1977a) les chémotypes non phénoliques, à l'exception du chémotype thuyanol-4 de *T. vulgaris* croissent principalement dans des communautés végétales correspondant à des formations végétales herbacées denses (*Lithodora fruticosa*, *Fumana cordifolia*, *Festuca ovina*, *Brachypodium phoenicoides*, *Carex halleriana*, *Carex glauca*). En revanche les chémotypes phénoliques croissent dans des sites dominés par des espèces ligneuses hautes qui ménagent entre elles des espaces ouverts dans lesquels la part de sol nu est importante et où le thym est l'espèce dominante. Les formes acrotones des chémotypes non phénoliques donnent aux plantes l'aptitude à s'élever au milieu des plantes herbacées environnantes et d'accéder aisément à la lumière. Dans les communautés végétales ouvertes où la compétition pour la lumière est moindre, la réitération basitone séquentielle et différée donne aux plantes appartenant aux chémotypes phénoliques la capacité de s'étendre latéralement et d'occuper le vaste espace libre qui leur est imparti. La basitonie des chémotypes phénoliques serait alors un trait architectural particulièrement bien adapté au développement des chémotypes phénoliques vivant dans ces communautés ouvertes.

Architecture, chémotypes et taxonomie

Le lien entre l'architecture et les chémotypes a des incidences pratiques intéressantes. La détermination chimique d'un chémotype sur le terrain est difficilement réalisable (Thompson *et al.*, 1998) ce qui peut constituer un frein aux études écologiques. La présence ou l'absence des réitérats et leur localisation constitue en revanche un trait facile à observer. Sa reconnaissance *in situ* permet alors d'inventorier aisément sinon chaque chémotype isolément, les deux grands groupes de chémotypes (phénoliques et non phénoliques).

Jusqu'à des études moléculaires récentes, le genre *Thymus* était considéré comme monophylétique et bien défini, sur la base de critères morphologiques et chimiques (Morales, 2002), lesquels semblent étroitement liés (Adzet *et al.*, 1977). Des travaux récents de phylogénie moléculaire sur la famille des Lamiaceae ont révélé que le genre *Thymus* est paraphylétique incluant les genres *Argantoniella* et *Saccocalyx* selon les caractères moléculaires utilisés (Brauchler *et al.*, 2010). Cependant la délimitation

des espèces dans le genre *Thymus* est particulièrement difficile à effectuer, que cela soit avec les outils moléculaires ou morphologiques, du fait de la présence d'une grande variabilité intraspécifique et une faible variabilité interspécifique. Une expérience de DNA barcoding au sein du genre *Thymus* incluant des caractères morphologiques et moléculaires met en évidence que ces deux types de caractères ne concordent pas (Federici et al., 2013). Cette discordance est peut-être due à la présence d'un fort taux de mutation de l'ADN et d'hybridations interspécifiques, mais également au fait que les traits morphologiques actuellement utilisés sans doute insuffisamment pertinents reflètent mal les frontières entre certaines espèces (Federici et al., 2013). Plusieurs auteurs s'accordent pour considérer qu'il serait nécessaire de réviser entièrement le genre *Thymus* à l'aide d'une approche mixte en reconsidérant notamment l'emploi des traits morphologiques (Federici et al., 2013). Dans cet ordre d'idée il serait utile de tester à l'échelle du genre entier les traits architecturaux employés durant notre étude de *Thymus vulgaris*. Le genre *Thymus* est en effet connu pour présenter de nombreux chémotypes et diverses formes de croissance (Jalas, 1971, Morales, 2002) ; comme chez *T. vulgaris* ces caractères sont directement liés aux modalités réitératives, plus ou moins basitones, on peut légitimement penser que d'autres variations de ce trait ou des variations plus vastes pourraient se rencontrer au sein du genre. L'emploi des traits architecturaux pourrait alors aider à séparer des espèces naturelles tout comme il permet de séparer des sous-ensembles liés aux chémotypes au sein de l'espèce *T. vulgaris*.

Conclusions

L'étude que nous avons menée montre que l'analyse architecturale est pertinente pour révéler les traits morphologiques sur lesquels reposent les changements de forme de croissance chez *Thymus vulgaris* et *Crepis foetida*. L'existence de plusieurs formes de croissance au sein d'un même taxon et les possibilités de transition entre elles, constituent un caractère important aussi bien en taxonomie qu'en écologie, et la recherche des traits architecturaux impliqués dans ces variations représente aujourd'hui un enjeu majeur dans ces deux disciplines. Pour des raisons évidentes de simplicité on tend généralement à se focaliser sur des traits morphologiques élémentaires faciles à observer mais tellement simplificateurs qu'ils ne reflètent qu'un aspect partiel du fonctionnement de l'organisme ou qu'ils finissent même par être dépourvus de tout sens biologique. Notre étude montre qu'il est possible d'avoir recours à des traits architecturaux, tout aussi simples à observer que les traits morphologiques, mais beaucoup plus riches de sens biologiques car reflétant le fonctionnement de la plante entière. L'emplacement des structures réitérées, qui est au cœur des variations des formes de croissance de *Thymus vulgaris* et de *Crepis foetida*, est en effet un trait déterminant dans l'occupation du milieu par la plante et dans ses relations avec les organismes voisins, et en même temps un macro-caractère facile à observer. La réitération n'est certainement pas le seul trait architectural qui peut être impliqué dans les changements de formes de croissance, comme en atteste l'importance de la durée des phases de l'ontogénèse dans les variations de formes de vie chez *Crepis foetida*. Il est donc nécessaire de pousser plus en avant ces recherches, non seulement au sein des genres *Thymus* et *Crepis*, mais aussi au sein de des formes de croissance que nous connaissons encore mal.

Bibliographie

- ADZET, T., R. GRANGER, J. PASSET, AND R. SAN MARTIN. 1977. Le polymorphisme chimique dans le genre *Thymus*: sa Signification taxonomique. *Biochemical Systematics and Ecology* **5**: 269-272.
- AMIOT, J., Y. SALMON, C. COLLIN, AND J. D. THOMPSON. 2005. Differential resistance to freezing and spatial distribution in a chemically polymorphic plant *Thymus vulgaris*. *Ecology Letters* **8**: 370-377.
- ARBONNIER, M. 2002. Arbres, arbustes et lianes des zones sèches d'Afrique de l'Ouest. Editions Quae.
- BABCOCK, E. B. 1947. The Genus *Crepis*: II. University of California.

- BABCOCK, E. B., AND M. S. CAVE. 1938. A study of Intra- and Interspecific relations of *Crepis foetida* L. *Zeitschrift für Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* **75**: 124-160.
- BARTHELEMY, D. 1989. Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales: le concept de floraison automatique, Université de Montpellier.
- BARTHÉLÉMY, D. 1991. Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. *Acta Biotheoretica* **39**: 309-323.
- BARTHÉLÉMY, D., AND Y. CARAGLIO. 2007. Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny. *Annals of Botany* **99**: 375-407.
- BENNETT, M. D., AND I. J. LEITCH. 2005. Genome size evolution in plants. In T. R. Gregory [ed.], *The Evolution of the Genome*, 89-162. Elsevier, San Diego.
- BOGLER, D. J., 2006. *Crepis*. Flora of North America, Provisional Publication. Flora of North America Association. 15 mai 2015. http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=250005011 Vol. 19, 20, 21. Pages 214, 216, 217, 219, 222, 223, 228.
- BRADSHAW, A. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in genetics* **13**: 115-155.
- BRÄUCHLER, C., H. MEIMBERG, AND G. HEUBL. 2010. Molecular phylogeny of Menthinae (Lamiaceae, Nepetoideae, Mentheae) – Taxonomy, biogeography and conflicts. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **55**: 501-523.
- BRIGGS, D. 1997. Plant variation and evolution. Cambridge University Press.
- CHARLES-DOMINIQUE, T., C. EDELIN, AND A. BOUCHARD. 2010. Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub of Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy. *Annals of Botany* **105**: 205-220.
- CHARLES-DOMINIQUE, T., C. EDELIN, J. BRISSON, AND A. BOUCHARD. 2012. Architectural strategies of *Rhamnus cathartica* (Rhamnaceae) in relation to canopy openness. *Botany-Botanique* **90**: 976-989.
- CHARLES-DOMINIQUE, T., C. EDELIN, A. BOUCHARD, P. LEGENDRE, AND J. BRISSON. 2015. Using intra-individual variation in shrub architecture to explain population cover. *Oikos* **124**: 707-716.
- DHARANI, N. 2006. Field guide to acacias of East Africa. Struik.
- DIMITROVA, D., I. EBERT, J. GREILHUBER, AND S. KOZHUHAROV. 1999. Karyotype constancy and genome size variation in Bulgarian *Crepis foetida* s. l. (Asteraceae). *Plant Systematics and Evolution* **217**: 245-257.
- EDELIN, C. 1977. Image sur l'architecture des conifères. PhD Thesis, Université de Montpellier France.
- EDELIN, C. 1984. L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale. PhD Thesis, Université de Montpellier.
- ENKE, N. 2009. Phylogeny and character evolution in the genus *Crepis* L. (Cichorieae, Compositae). PhD Thesis, Freie Universität Berlin.
- ENKE, N., AND B. GEMEINHOLZER. 2008. Babcock revisited: new insights into generic delimitation and character evolution in *Crepis* L. (Compositae: Cichorieae) from ITS and matK sequence data. *Taxon* **57**: 756-768.
- ENKE, N., J. FUCHS, AND B. GEMEINHOLZER. 2011. Shrinking genomes? Evidence from genome size variation in *Crepis* (Compositae). *Plant Biology* **13**: 185-193.
- FEDERICI, S., A. GALIMBERTI, F. BARTOLUCCI, I. BRUNI, F. DE MATTIA, P. CORTIS, AND M. LABRA. 2013. DNA barcoding to analyse taxonomically complex groups in plants: the case of *Thymus* (Lamiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **171**: 687-699.
- Flora of Wisconsin. <http://wisflora.herbarium.wisc.edu/taxa/index.php?taxon=Crepis%20foetida%20subsp.%20rheodifolia>
- GRANGER, R., AND J. PASSET. 1973. *Thymus vulgaris* spontané de France: Races chimiques et chemotaxonomie. *Phytochemistry* **12**: 1683-1691.
- HALLÉ, F. 1986. Deux stratégies pour l'arborescence: gigantisme et répétition. In C. Edelin [ed.], *Colloque International sur l'arbre*, 159-170, Montpellier, France.
- HALLÉ, F., AND R. OLDEMAN. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux.

- HALLÉ, F., R. A. A. OLDEMAN, AND P. B. TOMLINSON. 1978. Tropical Trees and Forests. Masson, Paris.
- HARPER, J. L., AND J. OGDEN. 1970. The reproductive strategy of higher plants: I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. *Journal of Ecology* **58**: 681-698.
- HUGHES, M. B. 1943. Self-sterility in *Crepis Foetida* (L.) Subsp. *Rhoadifolia* (Bieb.) Schinz Et Keller. University of California, Berkeley.
- HUGHES, M. B., AND E. B. BABCOCK. 1950. Self-Incompatibility in *Crepis Foetida* (L.) Subsp. *Rhoadifolia* (Bieb.) Schinz et Keller. *Genetics* **35**: 570-588.
- HUMMEL, I., D. VILE, C. VIOLLE, J. DEVAUX, B. RICCI, A. BLANCHARD, É. GARNIER, AND C. ROUMET. 2007. Relating root structure and anatomy to whole-plant functioning in 14 herbaceous Mediterranean species. *New Phytologist* **173**: 313-321.
- JALAS, J. 1971. Notes on *Thymus* L. (Labiatae) in Europe. I. Supraspecific classification and nomenclature. *Botanical Journal of the Linnean Society* **64**: 199-235.
- KARNAUKHOVA, N. A. 2015. Ontogenesis and life forms of *Hedysarum* L. (Fabaceae) in South Siberia. *Contemporary Problems of Ecology* **8**: 614-623.
- KAZAKOU, E., D. VILE, B. SHIPLEY, C. GALLET, AND E. GARNIER. 2006. Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology* **20**: 21-30.
- MELZER, S., F. LENS, J. GENNEN, S. VANNESTE, A. ROHDE, AND T. BEECKMAN. 2008. Flowering-time genes modulate meristem determinacy and growth form in *Arabidopsis thaliana*. *Nature Genetics* **40**: 1489-1492.
- MILLET, J. 2012. L'architecture des arbres des régions tempérées: son histoire, ses concepts, ses usages. Éditions MultiMondes.
- MILLET, J., A. BOUCHARD, AND C. ÉDELIN. 1998. Plant Succession and Tree Architecture: An Attempt at Reconciling Two Scales of Analysis of Vegetation Dynamics. *Acta Biotheoretica* **46**: 1-22.
- MORALES, R. 2002. The history, botany and taxonomy of the genus *Thymus*. In R. Morales, E. Stahl Biskup, AND F. Sáez [eds.], *Thyme: the genus Thymus*, 1-43. CRC Press, London.
- MOULIA, B., C. LOUP, M. CHARTIER, J. M. ALLIRAND, AND C. EDELIN. 1999. Dynamics of architectural development of isolated plants of maize (*Zea mays* L.), in a non-limiting environment: the branching potential of modern maize. *Annals of Botany* **84**: 645-656.
- PALGRAVE, K. C. 1983. Trees of Southern Africa (Second Revised Edition). Struik publisher, Cape Town.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N., S. DÍAZ, E. GARNIER, S. LAVOREL, H. POORTER, P. JAUREGUIBERRY, M. S. BRET-HARTE, et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **61**: 167-234.
- SCHMIDT, P. 1968. Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Thymus* L. in Mitteldeutschland. *Hercynia-Ökologie und Umwelt in Mitteleuropa* **5**: 385-419.
- SMIRNOVA, O., A. CHISTYAKOVA, L. ZAUGOLNOVA, O. EVSTIGNEEV, R. POPADIOUK, AND A. ROMANOVSKY. 1999. Ontogeny of a tree. *БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ* **84**.
- TEAM, R. C. 2016. R: A language and environment for statistical computing. website: <http://www.r-project.org/>.
- THE_PLANT_LIST. 2013. Version 1.1.
- THOMAS, H., H. M. THOMAS, AND H. OUGHAM. 2000. Annuality, perennality and cell death. *Journal of Experimental Botany* **51**: 1781-1788.
- THOMPSON, J. D. 2002. Population structure and the spatial dynamics of genetic polymorphism in thyme. In R. Morales, E. Stahl Biskup, AND F. Sáez [eds.], *Thyme: the genus Thymus*, 44-74. CRC Press, London.
- THOMPSON, J. D., D. MANICACCI, AND M. TARAYRE. 1998. Thirty-five years of thyme: a tale of two polymorphisms. *BioScience* **48**: 805-815.
- THOMPSON, J., A. CHARPENTIER, G. BOUGUET, F. CHARMASSON, S. ROSET, B. BUATOIS, P. VERNET, AND P.-H. GOUYON. 2013. Evolution of a genetic polymorphism with climate change in a Mediterranean landscape. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **110**: 2893-2897.
- TISON, J. M., P. JAUZEIN, AND H. MICHAUD. 2014. Flore de la France méditerranéenne continentale. Naturalia Publications, Turrier.
- TROLL, W. 1937. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen.
- USDA, <http://plants.usda.gov/core/profile?symbol=CRFO2>

- VALIELA, I., J. M. TEAL, AND W. G. DEUSER. 1978. The Nature of Growth Forms in the Salt Marsh Grass *Spartina alterniflora*. *The American Naturalist* **112**: 461-470.
- VAN WYK, B., AND P. VAN WYK. 1997. Field guide to trees of southern Africa. Struik.
- VERNET, P., J. GUILLERM, AND P. GOUYON. 1977a. Polymorphisme chimique de *Thymus vulgaris* L. (Labiée) I. Repartition des formes chimiques en relation avec certains facteurs écologiques. *Oecologia Plantarum* **12**: 159-179.
- . 1977b. Chemical polymorphism of *Thymus vulgaris* L. (Labiatae). II. 1-25000 Scale map of chemical morphs in region of Saint-Martin-de-Londres (Hérault-France) *Oecologia Plantarum* **12**: 181-190.
- VERNET, P., R. H. GOUYON, AND G. VALDEYRON. 1986. Genetic control of the oil content in *Thymus vulgaris* L.: a case of polymorphism in a biosynthetic chain. *Genetica* **69**: 227-231.
- ZHUKOVA, L. A. 2001. Diversity of Ontogenetic Pathways in Plant Populations. *Russian Journal of Ecology* **32**: 151-158.
- ZHUKOVA, L. A., AND N. V. GLOTOV. 2001. Morphological Polyvariance of Ontogeny in Natural Plant Populations. *Russian Journal of Developmental Biology* **32**: 381-387.

Annexe 1



Figure 1 | Photos d'individus de *C. foetida*. A, B, C Individus monocaulés présentant des inflorescences de renfort. D Individu bisannuel.



Figure 1 (suite) | Photos d'individus de *C. foetida*. E Individus bisannuel présentant en plus des deux relais, de nombreuses inflorescences de renfort (apparue manifestement après un traumatisme). F Jeune individu bisannuel présentant de la réitération différée adaptative.

Chapitre 3 : Variabilité des traits architecturaux au cours de la succession et en réponse à une fauche rase

En préparation pour soumission à *Functional Ecology*

Introduction

La succession végétale désigne les changements de structure des communautés de plantes au cours du temps. Les variations les plus marquantes au cours de la succession sont certainement celles qui concernent le remplacement des formes de croissance dominantes et qui se traduisent par une modification de la structure de la végétation. La végétation passe successivement de communautés dominées par des plantes herbacées, puis buissonnantes et enfin par des plantes arborescentes (Clements, 1932 ; Horn, 1974 ; Whittaker, 1975 ; Huston et Smith, 1987). Au cours de ces transformations, le milieu se ferme progressivement et la compétition pour la lumière augmente (Horn, 1974 ; Grime, 1979 ; Tilman, 1985 ; Craine, 2005). Cela se traduit soit par l'exclusion des plantes qui ne peuvent tolérer les nouvelles conditions lumineuses, soit par la favorisation d'espèces qui peuvent tolérer des conditions de faible intensité lumineuse ou qui disposent de stratégies d'exploration latérale ou verticale leur permettant d'atteindre des trouées ou la canopée et par conséquent un accès satisfaisant à la lumière (Küppers, 1989 ; Novoplansky, 2012).

Les différences entre espèces de début et de fin de succession ont fait l'objet de nombreuses études (Bazzaz, 1979 ; Grime, 1979 ; Hutson et Smith, 1987 ; Ricklefs et al., 1994). Les traits caractéristiques des espèces de début de succession sont par exemple un taux de croissance rapide, une hiérarchie faible du système ramifié, une durée de vie courte, une petite taille à l'âge adulte, une production importante de graines de petite taille, pouvant se disperser à des distances considérables grâce au vent ou aux petits animaux, leur conférant des avantages compétitifs dans les milieux ouverts (voir Huston et Smith, 1987 pour revue détaillée ; Diaz et al., 2016). Les plantes des stades plus avancés de la succession ont des comportements caractérisés par des traits tels qu'un taux de croissance lent, une forte hiérarchie du système ramifié, une durée de vie longue, une grande taille à l'âge adulte, une faible production de grosses graines se dispersant sur de courtes distance grâce à la gravité ou à des animaux de grande taille (mammifères), leur conférant un avantage dans les milieux fermés (voir Hutson et Smith, 1987 pour revue détaillée ; Diaz et al., 2016). Ces combinaisons de traits covarient avec les formes de croissance des plantes : plutôt herbacées, annuelles ou pérennes en début de succession, puis progressivement lianescentes, arbustives et arborées en fin de succession (Clements, 1916 ; Horn, 1974 ; Whittaker, 1975 ; Küppers, 1989).

Chez les plantes ligneuses, ces stratégies sont liées aux propriétés de ramification (Warming, 1884, 1918 ; Raunkiaer, 1934 ; Whittaker, 1975 ; Barkman, 1988 ; Küppers, 1989). Des études montrent, dans le cadre d'une succession forestière, que la végétation dominante passe de plantes ayant des architectures basitones et peu couteuses à des plantes ayant des architectures acrotones et plus couteuses (Pickett et Kempf, 1980 ; Küppers, 1989 ; Givnish, 1995). Les plantes buissonnantes dont l'architecture basitone permet l'expansion latérale de la couronne sont dominantes en début de succession (Pickett et Kempf, 1980 ; Küppers, 1989) sont remplacées par des plantes arborescentes dont l'architecture permet de dépasser la canopée des buissons à travers la construction d'un tronc de grandes dimensions au détriment des branches et d'une large couronne (Pickett et Kempf, 1980, Küppers, 1989, Millet et al., 1998, 1999). Ces espèces d'arbres sont ensuite remplacées par des arbres dont l'architecture permet la construction d'une couronne très large après avoir atteint la canopée, maximisant ainsi l'espace colonisé (Millet et al., 1998). La transition de plantes buissonnantes et basitones (shrub like ; *Rosa* sp., *Rubus* sp.) à des plantes arborescentes et acrotones (tall tree ; *Quercus* sp., *Fagus* sp.) peut être ainsi facilement résumée par une combinaison de traits relatifs à la ramification (Pickett et Kempf, 1980 ; Küppers, 1989). L'étude détaillée de l'architecture des arbres au cours d'une succession forestière a permis de mettre en évidence les différences d'organisation entre les espèces de début de succession et celles présentes à stades plus avancés de la succession. Millet et al. (1998, 1999)

ont montré qu'en milieu de la succession forestière, la structure des arbres est d'abord très hiérarchisée avec un tronc fortement dominant et des capacités restreintes à former une large couronne (propriétés réitératives faibles ; *Tilia americana* L. ; *Ulmus americana* L.). En revanche, les arbres vivant à des stades plus avancés de la succession des alternances de phases hiérarchiques et polyarchiques qui leur permet de construire une couronne de grandes dimensions grâce à des propriétés réitératives très marquées (*Fagus grandifolia* Ehrh. ; *Tsuga canadensis* (L.) Carr. ; Millet et al., 1998, 1999). Si les stratégies exprimées au cours des successions forestières ont été largement étudiées, nous ne disposons en revanche que de peu d'informations concernant le mode de développement des plantes qui se succèdent dans les premières phases de succession entre un sol nu (par exemple après perturbation) et l'établissement des communautés buissonnantes. Bien que ces mécanismes soient bien connus pour les successions forestières, ils ont été moins étudiés dans le cadre des successions des milieux ouverts comme les garrigues ou les savanes et on ne dispose que de peu d'informations sur les variations du comportement des plantes dans ces milieux. Quels sont les mécanismes impliqués dans la fermeture de ces milieux ? Comment varie l'architecture des plantes au cours d'une succession en milieu ouvert ? Quels sont les traits qui leur permettent de survivre aux conditions de compétition ? La réponse à ces questions peut apporter des éléments essentiels à la compréhension des biomes herbacés qui couvrent plus de 50% de la surface du globe et dont la gestion et la conservation à l'échelle globale sont des enjeux majeurs pour l'écologie actuelle (Tikka et al., 2000 ; Zaloumis et Bond., 2016).

Les milieux peuvent être maintenus ouverts par le passage de feux, l'herbivorie (naturelle ou pâturage), les inondations saisonnières ou l'exploitation forestière ou fourragère. Les plantes qui dominent ces milieux et qui sont responsables de la structure de la végétation sont principalement des herbes (Weaver, 1958). En revanche, l'essentiel de la diversité dans ces milieux est liée à la présence d'herbacées non-graminées ("forbs" ; Uys et al., 2006 ; Zaloumis et Bond, 2016). Ces plantes sont généralement peu tolérantes à l'ombrage et à la fermeture du milieu et sont exclues des communautés dominées par les buissons et les arbustes. Elles peuvent toutefois trouver spontanément refuge dans des habitats alternatifs dans des zones ayant été fortement perturbées comme les bords de routes et de voies ferrées (Tikka et al., 2000 ; Zwaenepoel et al., 2006 ; Garnier et al., 2006 ; Bochet et al., 2007 ; Raevel et al., 2012), qui ont un fonctionnement similaire que les milieux ouverts naturels et semi naturels à cause d'une fauche régulière (pour des raisons de sécurité) qui produit un effet comparable à la présence d'herbivores ou de feux.

Les infrastructures comme les talus constituent une zone intéressante pour étudier les mécanismes de la succession en milieu ouvert car leur mise en place nécessite la mise à nu du terrain et donc une ouverture complète du milieu. Connaissant la date de leur mise en œuvre, il est alors possible de reconstituer une chronoséquence à partir de talus d'âges différents illustrant la succession dans ces milieux. En France, la fauche des talus est gérée à l'échelle régionale par les services territoriaux et repose sur des protocoles standardisés dont l'historique est facilement accessible (Services Techniques Départementaux), ce qui représente une opportunité de contrôle des conditions environnementales. L'entretien régulier de ces sites ne concerne généralement que la partie proche de la voie et laisse une zone non fauchée, ce qui permet d'observer l'effet de la fauche sur la trajectoire successioneuse des communautés de talus. Les effets de la fauche sur les plantes sont comparables à l'action d'herbivores, et sont connus depuis longtemps pour affecter la structure des communautés (e.g., Darwin, 1859 ; Tansley et Adamson, 1925). De nombreuses études ont montré la diversité des conséquences de la fauche sur la succession ; elle peut ralentir ou renverser sa trajectoire (e.g. Cléments, 1926), l'accélérer (Crawley 1983, Brown and Cange, 1984,) la dévier de sa trajectoire initiale vers une autre trajectoire

(changement de séquence de dominance ; e.g. Godwin, 1929), ou bloquer sa trajectoire (e.g. Tansley, 1935). Ces éléments sont essentiels pour comprendre la réponse de la végétation à l'entretien des infrastructures de transport. Les méthodes actuelles permettant de prédire la réponse de la végétation en fonction des hypothèses que nous avons présentées nécessitent une caractérisation des comportements écologiques des espèces à travers les traits fonctionnels (Mc Intyre et al., 1999 ; Violle et al., 2007). Cependant la littérature actuelle met en évidence l'incohérence des traits fonctionnels employés aujourd'hui pour décrire de manière satisfaisante les stratégies de persistance des plantes (Klimesova et al., 2008 ; Schamp et al., 2011). Nous proposons donc d'étudier le fonctionnement et la structure des plantes de milieux ouverts afin de d'évaluer la contribution des traits architecturaux à leur survie dans ces zones perturbées.

Afin de comprendre les traits impliqués dans les réponses fonctionnelles des plantes à la fermeture du milieu dans le cadre d'une succession en milieu ouvert et leur permettant de survivre dans des zones fauchées, nous avons dirigé notre étude sur les talus routiers du nord Montpelliérain. Ces talus permettent d'étudier les aspects combinés de la succession et de la fauche. En effet nous avons pu constituer une chronoséquence de plus de 40 ans en nous basant sur la date de mise en œuvre des infrastructures qui nous permet d'étudier la variabilité de la structure des communautés depuis un sol nu jusqu'à l'installation de la strate buissonnante. Au sein des talus, la délimitation des zones fauchées et non fauchées rend possible la mise en évidence des traits caractérisant les espèces de ces deux milieux. Pour réaliser ces objectifs nous nous sommes basés sur la méthode architecturale qui nous permet d'aborder les propriétés morphologiques décrivant les traits caractérisant le système ramifié des plantes à l'échelle de la plante entière (Hallé et al., 1978 ; Millet et al., 1998 ; Barthélémy et Caraglio, 2007 ; Charles Dominique et al., 2015). Ces traits morphologiques permettent de décrire le développement des plantes à travers quatre concepts essentiels : 1° le concept de catégorie d'axes qui constate que le corps des plantes est constitué de catégories caulinaires (Edelin, 1977) et racinaires (Atger et al., 1994) morphologiquement et fonctionnellement différenciées les unes par rapport aux autres. 2° le concept d'unité architecturale (Edelin, 1977 ; Barthélémy et al, 1991) qui reflète le fait que ces catégories sont disposées de manière hiérarchisée et forment des ensembles ramifiés fonctionnellement cohérents qui constituent l'architecture élémentaire de la plante, 3° la réitération (Oldeman, 1974) qui correspond à un mode de ramification particulier par lequel l'unité architecturale est capable de se dupliquer totalement ou partiellement au cours de l'ontogenèse (concept de réitération), 4° le concept de stades de développement (Edelin, 1984 ; Barthélémy et Caraglio, 2007) qui définit les étapes de l'ontogenèse de l'organisme végétal par des caractères morphologiques objectifs et simples.

Nous présentons dans ce chapitre l'étude combinée de la variabilité des traits architecturaux sur l'ensemble des formes de croissance des communautés le long d'une chronoséquence de plus de 40 ans, en fonction de différents régimes de fauche sur les talus routiers dans le nord Montpelliérain. Nous avons pour objet de 1) mettre en évidence la variabilité des traits architecturaux décrivant les différentes stratégies de développement des espèces dominantes au cours de la succession, 2) comparer les traits des plantes des zones fauchées et non-fauchées pour comprendre l'effet de la fauche sur les communautés de talus et 3) discuter de l'intérêt d'une caractérisation structurale et fonctionnelle des formes de croissance pour les études en écologie des communautés.

Matériel et méthodes

Sites de l'étude

Nous avons sélectionné 15 talus routiers (remblais et déblais) dans un rayon de 35 km au nord-ouest de Montpellier dans la région méditerranéenne du sud de la France (Fig. 14). Les conditions climatiques sont caractéristiques des régions méditerranéennes avec des étés chauds et secs, des automnes pluvieux aux températures clémentes (600mm/an en moyenne au cours du dernier siècle). La sélection des talus s'est faite sur des critères topologiques et de propriétés du sol. Les talus sélectionnés présentent une pente comprise entre 30 et 45° et sont situés dans des zones où la végétation adjacente aux talus, dans un rayon d'un kilomètre, varie entre végétation naturelle (garrigues à *Quercus ilex* et à *Pinus halepensis*) et champs cultivés. Chacun des talus sélectionnés est mécaniquement fauché chaque année sur une largeur de 1.5 à 3 m. L'outil utilisé pour la fauche est un broyeur horizontal dont la hauteur de coupe est d'environ 10 cm. Les limites entre zones fauchées et non fauchées ont été identifiées et marquées préalablement à l'étude, après la période de fauche.

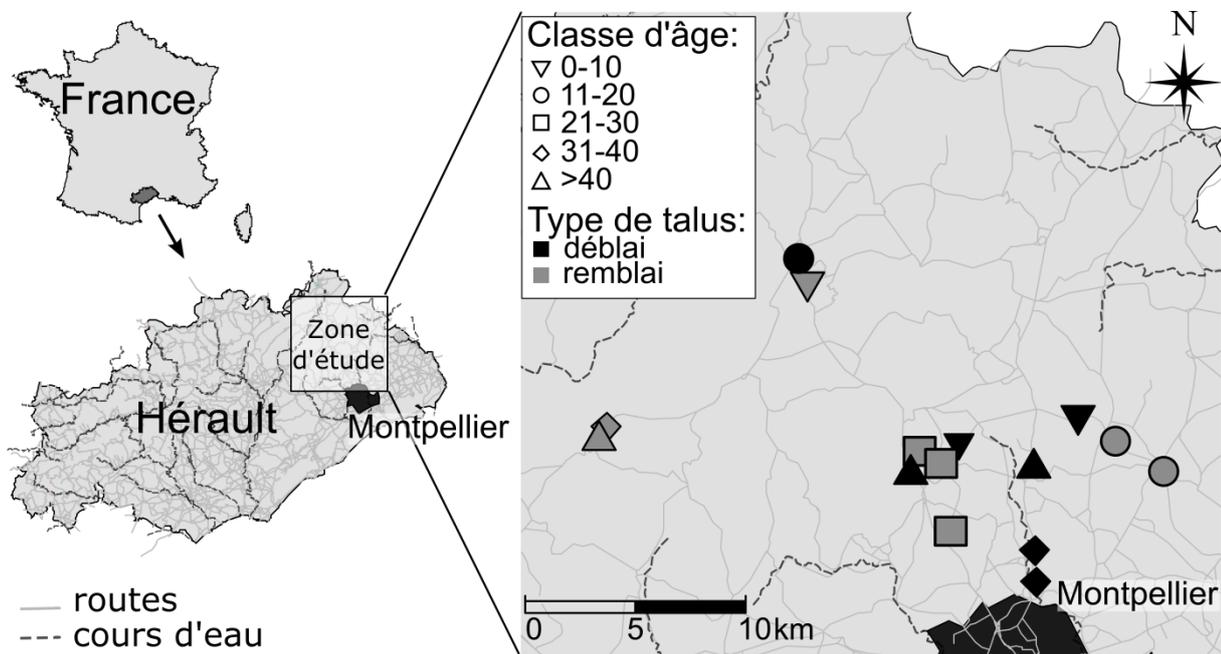


Figure 14 : Carte de la zone et des sites d'études

L'âge de chacun des talus a été établi (± 2 ans pour tous les talus de 40 ans ou moins) à l'aide de séries chronologiques de photographies aériennes, d'images satellite (Geoportail.gouv et Google Earth) et de données du Service Technique du Département de l'Hérault. Bien que ces talus aient étéensemencés après les travaux de construction afin d'initier la revégétalisation, les données précises concernant la composition du jeu de graines initial ne sont pas disponibles pour la plupart d'entre eux. Nous avons pu, à partir de ces données mettre en place une chronoséquence découpée en cinq classes d'âge (0-10, 11-20, 21-30, 31-40, 40+ ans) que nous avons répliquée cinq fois. Chacune des classes d'âge comprend des talus en remblai et en déblai.

Analyse de la végétation

Nous avons évalué la composition des espèces présentes sur chacun des talus entre avril et mai 2014. Pour cela nous avons délimité sur chaque site une parcelle de 16m x 4m qui inclue une sous-parcelle fauchée et une sous-parcelle non fauchée. Nous avons disposé régulièrement dans chacune des sous-

parcelles 4 quadrats de 1m x 2m (Fig 15), afin d’avoir un échantillon représentatif des communautés végétales locales. Nous avons ensuite identifié les espèces et estimé visuellement leur recouvrement relatif (projection verticale de la couronne). A l’issue de cet échantillonnage nous avons identifié 246 espèces appartenant à 53 familles, parmi lesquelles nous avons retenu les 84 espèces représentant plus de 80% du couvert pour la mesure des traits.

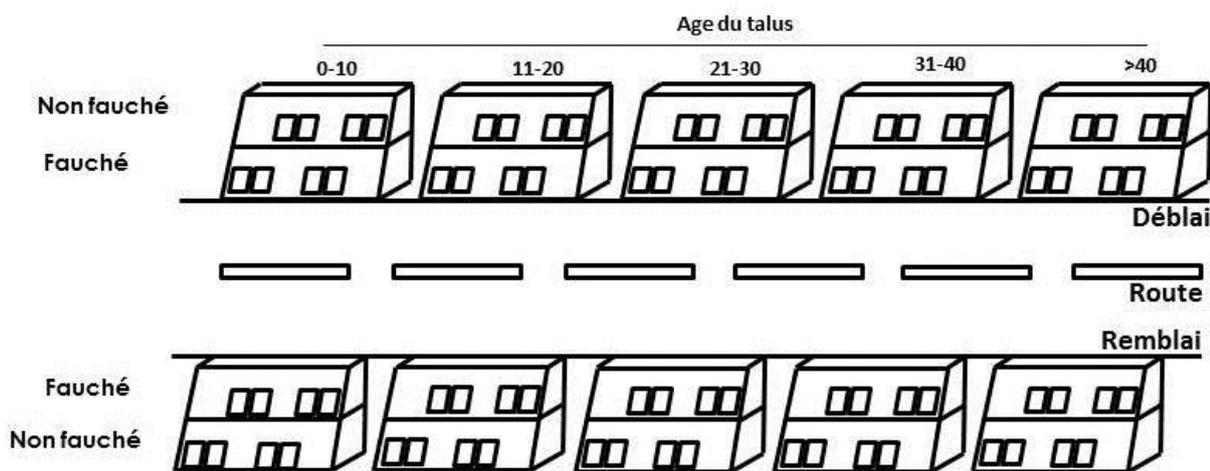


Figure 15 : Méthode d’échantillonnage sur les talus en remblai et en déblai au cours de la chronoséquence

Traits architecturaux

En nous basant à partir de la littérature existante au sujet des traits permettant de décrire la plante dans son ensemble (Rowe et Speck, 2005 ; Barthélémy et Caraglio, 2007 ; Charles-Dominique, 2011) nous avons sélectionné neuf traits (présence et la localisation de réitération séquentielle, le nombre d’ordre d’axes, les propriétés biomécaniques de l’axe principal, la présence de structures de propagation végétative, la direction de croissance des axes longs, la présence et la localisation de réitération différée, la capacité des axes longs à fleurir, la présence de rameaux courts, la présence d’une axe édificateur pérenne) permettant de caractériser l’architecture des plantes et les principales stratégies développementales des espèces: la structure de la plante (space holding capacity), les capacités de régénération, la différenciation et la sexualité et les stratégies d’exploration (space acquiring capacity) (Fig . 16). Nous avons mesuré chacun de ces traits sur 5 individus pour chacune des 84 espèces sur les 15 talus de l’étude.

Analyses statistiques

Nous avons ensuite analysé les changements de traits morphologiques des espèces au cours de la succession et en fonction du régime de fauche. L’analyse utilisée fait intervenir deux méthodes complémentaires qui permettent de révéler et de tester le filtrage des traits réalisés par l’environnement (Kleyer et al. 2012): RLQ et problème du 4^{ème} coin (4th corner method), réalisées à l’aide du logiciel R (R CORE TEAM, 2016) et des package ade4 (Dray et al., 2007) et Vegan (Okassen et al., 2016). La méthode RLQ analyse simultanément trois matrices : une matrice « environnementale » (matrice R : sites x variables environnementales), une matrice « espèces » (matrice L : sites x espèces)

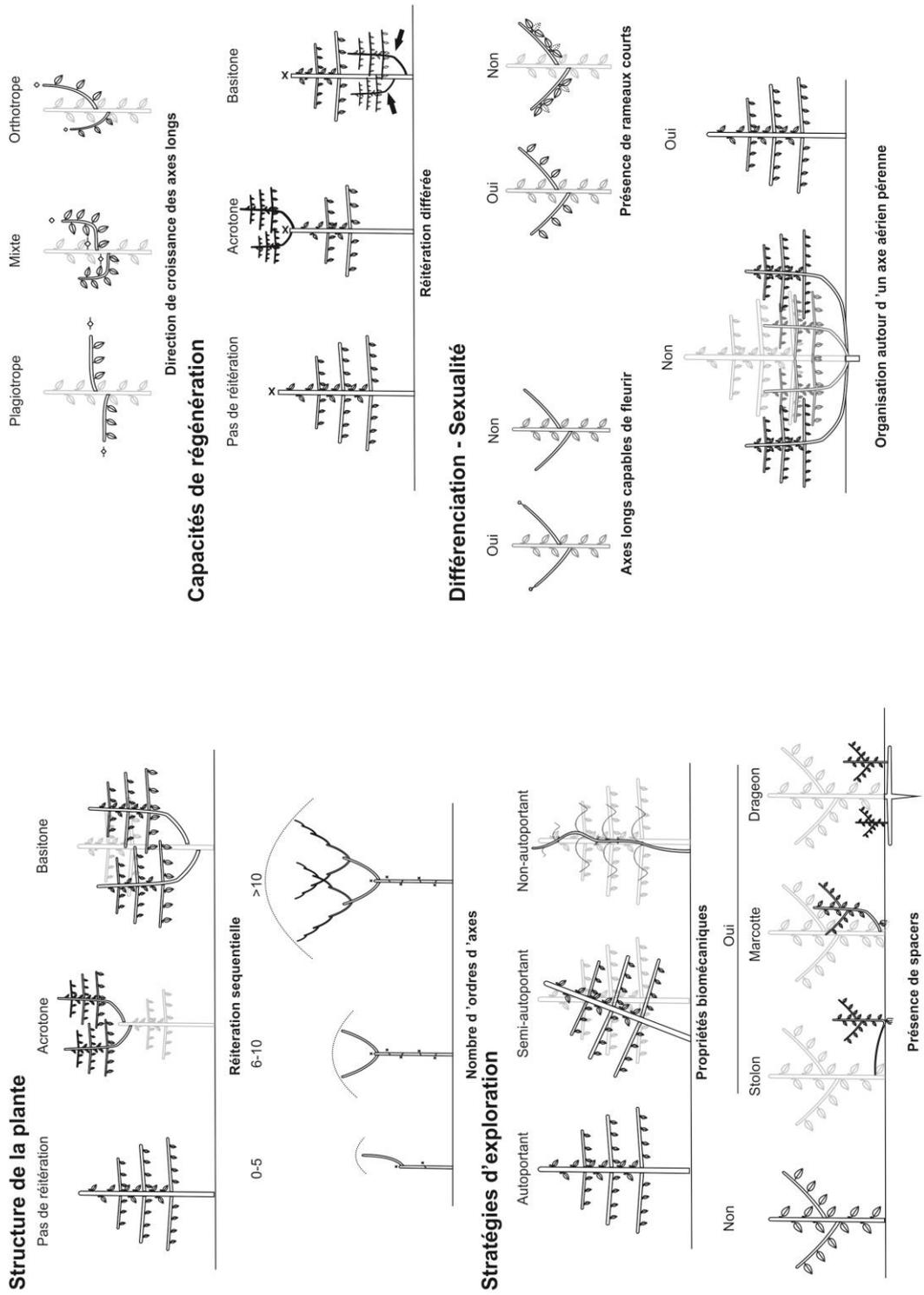


Figure 16 : Récapitulatif des traits architecturaux utilisés dans l'étude sur les talus

et une matrice « traits » (matrice Q : espèces x traits). La matrice L, qui contient les relevés floristiques (pourcentages de recouvrement) a été analysée par une Analyse en Composante Principale (ACP). Les poids des espèces et des sites dans cette analyse sont ensuite utilisés comme contraintes lors des analyses des matrices R et Q. Ces dernières, contenant des variables qualitatives et quantitatives ont été analysées à l'aide de l'ordination de Hill & Smith (Hill et Smith, 1976 ; Dray et Dufour, 2007). Un test par permutation (Monte-Carlo, 9999 permutations R et Q) a été effectué pour tester la significativité globale du modèle (co-inertie totale du modèle; Dray et al., 2014). Une analyse du quatrième coin a ensuite été effectuée pour tester la significativité des relations observées au cours de l'analyse RLQ. Les rangs des espèces ont été permutés (9999 permutations) et les p-values ont été corrigées pour tenir compte du problème des comparaisons multiples (en utilisant la méthode du « false discovery rate »).

Résultats

Traits architecturaux

L'analyse RLQ a permis l'analyse des relations entre la composition spécifique des communautés, des traits architecturaux et les caractéristiques environnementales des talus. Les tests de permutation de Monte-Carlo indiquent que la co-inertie entre les matrices R et Q est significative au seuil $P < 0.001$. Au niveau du gradient successional l'axe 1 de la RLQ contribue à 99%, 75, 6% and 74,8% de l'explication du premier axe des analyses séparées des variables environnementales (R), du recouvrement des espèces (L) et des traits architecturaux (Q). Comme l'analyse RLQ et les ordinations individuelles ont montré que la plupart de la variation est expliquée par son premier axe, nous avons utilisé une analyse du quatrième coin pour résumer les corrélations entre les gradients environnementaux des talus et les traits architecturaux.

De manière globale, nos analyses montrent que la réitération séquentielle acrotone, la présence de propagation végétative, la présence de rameaux courts, l'organisation autour d'un axe aérien pérenne, le nombre d'ordres d'axes sont positivement associés au gradient successional. Le fait de ne pas faire de réitération différée est négativement associé au gradient successional (Fig. 17). Nos résultats montrent également que les propriétés mécaniques, la capacité des axes longs à fleurir et le fait de ne pas faire de réitération différée sont positivement associés à la fauche. La réitération séquentielle acrotone, la présence de propagation végétative, la présence de rameaux courts sont négativement associés au gradient de fauche. Parmi les traits utilisés, un seul n'est jamais associé aux deux gradients étudiés : la direction de croissance des axes longs (Fig. 17).

Cette analyse met en évidence des changements significatifs dans les stratégies de développement des plantes dominantes des talus au cours de la chronoséquence que nous avons étudiée. Les talus les plus jeunes sont dominés par des plantes ayant une structure simple, non réitérée ou présentant de la réitération séquentielle basitone, peu différenciée, peu hiérarchique et ne présentant pas de structures de propagation végétative alors que ces tendances s'inversent au cours du gradient successional (Fig. 18 et 19).

Les espèces dominantes en début de succession ont une structure simple non réitérée ou présentant de la réitération basitone se manifestant par un faible nombre d'ordres d'axes ($r = 0,21$; $P = \text{NS}$; Fig. 17). En revanche les plantes des stades de successions les plus avancés que nous avons étudiés présentent une structure plus complexe présentant de la réitération séquentielle acrotone ($r = 0,42$; $P < 0,01$; Fig. 17) et un grand nombre d'ordre d'axes ($r = 0,51$; $P < 0.001$; Fig. 17) (Fig. 18A et 19).

Gradient	Test	Stat	Obs	Std.Obs	Pvalue	Pvalue.adj	Signif.
Classe.d.age	Réitération séquentielle acrotone	r	0.41784867	2.5233677	0.0058	0.0058	**
Classe.d.age	Réitération séquentielle basitone	r	-0.20847255	-1.2185200	0.2396	0.2396	
Classe.d.age	Pas de réitération différée	r	-0.36549149	-2.2107291	0.0222	0.0222	*
Classe.d.age	Présence de structures de propagation végétative	r	0.36549149	2.2107291	0.0222	0.0222	*
Classe.d.age	Organisation autour d'un axe principal pérenne	r	0.33236727	2.0186626	0.0386	0.0386	*
Classe.d.age	Direction de croissance des axes longs	r	0.24469372	1.8692648	0.0995	0.0995	.
Classe.d.age	Propriétés biomécaniques des axes principaux	r	-0.10324098	-0.7305176	0.4181	0.4181	
Classe.d.age	Présence de rameaux courts	r	0.33203781	1.9645356	0.0439	0.0439	*
Classe.d.age	Axes longs capables de fleurir	r	-0.25287785	-1.6148616	0.1211	0.1211	
Classe.d.age	Nombre d'ordre d'axes	r	0.50638737	2.9504147	9,00E-04	9,00E-04	***
Fauche	Réitération séquentielle acrotone	r	-0.21252419	-2.0633163	0.0366	0.0366	*
Fauche	Réitération séquentielle basitone	r	0.11539613	1.0858440	0.2982	0.2982	
Fauche	Pas de réitération différée	r	0.22749016	2.2231514	0.0203	0.0203	*
Fauche	Présence de structures de propagation végétative	r	-0.22749016	-2.2231514	0.0203	0.0203	*
Fauche	Organisation autour d'un axe principal pérenne	r	-0.12619977	-1.2378716	0.222	0.222	
Fauche	Direction de croissance des axes longs	r	0.03460007	0.3453853	0.7101	0.7101	
Fauche	Propriétés biomécaniques des axes principaux	r	0.27889001	2.9116166	0.0036	0.0036	**
Fauche	Présence de rameaux courts	r	-0.20559006	-1.9578860	0.0468	0.0468	*
Fauche	Axes longs capables de fleurir	r	0.21288989	2.1274343	0.0419	0.0419	*
Fauche	Nombre d'ordre d'axes	r	-0.19616386	-1.8946465	0.0571	0.0571	.

Figure 17: Relation entre traits architecturaux et gradients environnementaux. Résultats de l'analyse du quatrième coin.

Structure de la plante

Les plantes dominant les communautés des zones non fauchées sont réitérées de manière séquentielle acrotone et possèdent un nombre élevé d'axes ($r = 0,21$; $P < 0,05$; Fig. 17) alors que les plantes représentant l'essentiel du recouvrement dans les zones fauchées ont plutôt une structure capable de réitération séquentielle basitone ($r = 0,11$; $P = NS$) ou non réitérée (Fig 18 et 19).

Capacité de régénération

Les capacités de régénération des principales espèces des talus varient significativement au cours de la succession. Dans les stades les plus anciens, les proportions de plantes ne présentant de réitération différée sont significativement moins importantes que dans les stades les plus jeunes ($r = 0,36$; $P < 0,05$; Fig. 17). L'essentiel du recouvrement des talus anciens est réalisé par des plantes présentant de la réitération différée (basitone ou acrotone) (Fig. 18A et 19).

On constate une présence significativement plus importante de plantes ne faisant pas de réitération différée dans les communautés des zones fauchées ($r = 0,22$; $P < 0,05$; Fig. 17) que dans les zones non-fauchées, où elles sont minoritaires (Fig 5B et 6).

Différenciation & sexualité

Les plantes dominant les talus les plus anciens ont une structure plus complexe et plus hiérarchique que les plantes de début de succession. Les proportions de plantes organisées autour d'un axe aérien unique et pérenne ($r = 0,33$; $P < 0,05$; Fig. 17) et produisant des rameaux courts ($r = 0,33$; $P < 0,05$; Fig. 17) sont significativement plus importantes dans les talus les plus anciens. Les plantes de début de succession sont quant à elles plus simples et plus polyarchiques (Fig. 18A et 19).

Les plantes dominant les zones fauchées ont un profil similaire aux plantes de début de succession. Elles ont une structure simple et peu hiérarchisée constituée par des axes peu différenciés ayant la capacité de fleurir ($r = 0,2$; $P < 0,05$; Fig. 17) et ne présentant pas de rameaux courts ($r = 0,20$; $P < 0,05$; Fig. 17).

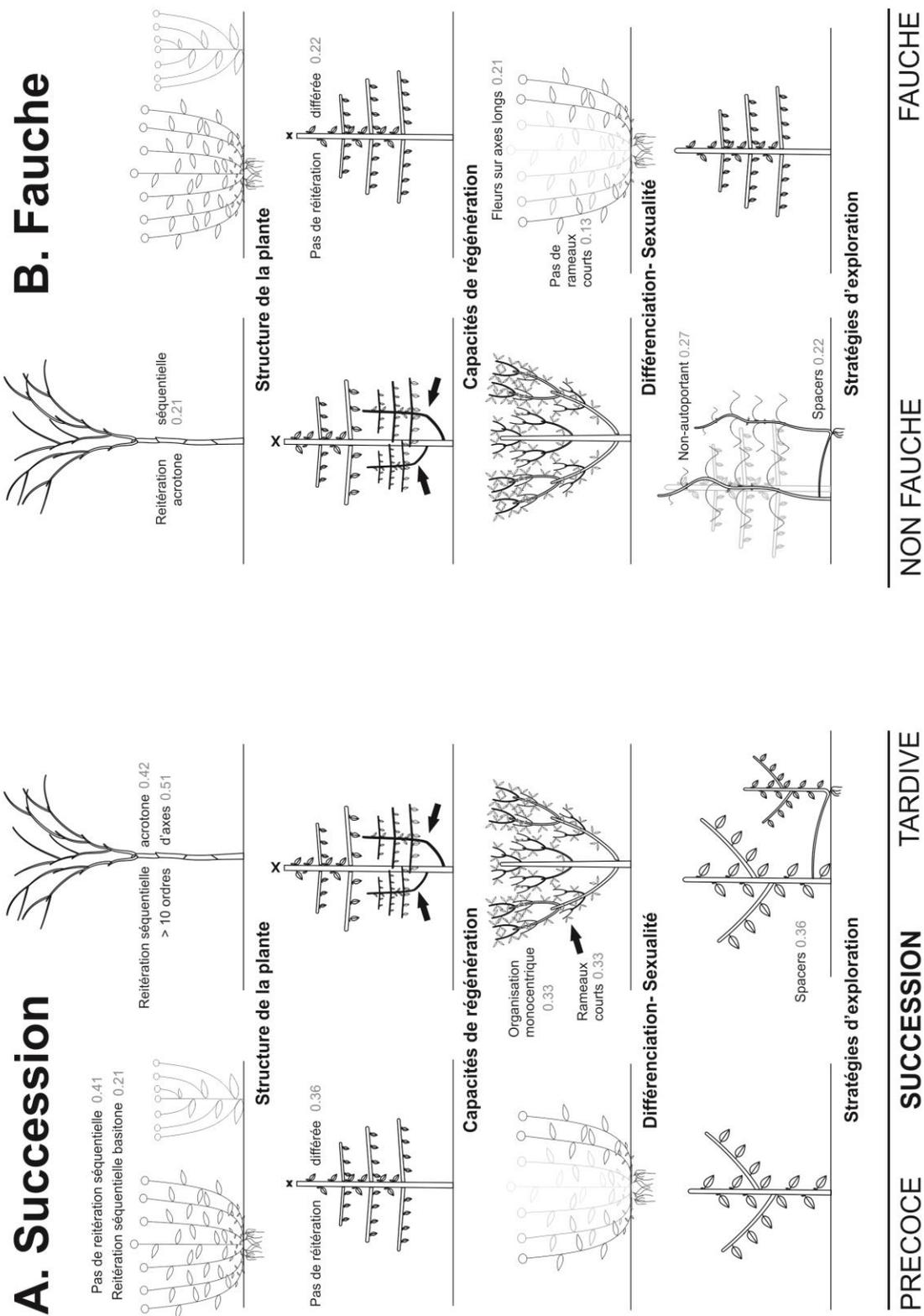


Figure 18 : Bilan schématique des relations entre les traits architecturaux et les gradients environnementaux. Les valeurs indiquées correspondent aux valeurs du r de Spearman retournées par l'analyse du quatrième coin (Fig 17)

En revanche les plantes des zones non fauchées ressemblent plus aux plantes de fin de succession ayant une structure complexe et plus hiérarchisée (Fig 18B et 19).

Stratégies d'exploration

Au fil de la succession on constate une augmentation significative des proportions de plantes présentant des structures de propagation végétative ($r = 0,36$; $P < 0,05$; Fig. 17) dans les communautés des talus (Fig. 18A et 19).

Dans les zones non fauchées les proportions de plantes ayant des stratégies semi-autoportantes et non autoportantes sont significativement plus importantes que dans les zones fauchées ($r = 0,27$; $P < 0,01$; Fig. 17), qui elles présentent principalement des plantes autoportantes. Les proportions de plantes présentant de la propagation végétative sont significativement plus faibles dans les zones fauchées que dans les zones non-fauchées ($r = 0,23$; $P < 0,05$) (Fig. 18B et 19).

Discussion

Quel est le mécanisme responsable de la succession dans les milieux ouverts?

L'étude de la variabilité des traits architecturaux des 84 espèces dominantes des talus routiers au cours de la succession nous a permis de mettre en évidence une transition entre des modes de développement caractéristiques de début et de fin de succession. Ces observations suggèrent que la compétition pour la lumière joue un rôle prédominant, même en tout début de succession, dans le passage d'un milieu complètement ouvert jusqu'à une strate buissonnante. Les conditions de plus faible lumière rencontrées par les espèces de fin de succession au début de leur développement favorise les espèces qui présentent des stratégies leur permettant d'accéder à la canopée. Au cours de la succession, la stratégie de ramification des espèces est modifiée : les espèces de début de succession ont une organisation axée sur l'exploration latérale, des capacités de régénération faibles, un faible niveau de différenciation du système ramifié et ne présentent pas de structures de propagation végétative particulières permettant une exploration latérale du milieu importante ; en fin de succession, le développement des espèces conduit à une exploration verticale plus importante. En début de succession, les espèces dominantes ont une organisation basée sur l'exploitation immédiate du milieu et la colonisation de l'espace latéral. Les plantes qui ont une stratégie d'exploitation « immédiate » du milieu ne produisent pas de réitération séquentielle et ont des capacités d'occupation de l'espace réduites à la seule expression de leur ramification. Leur système ramifié très simple est mis en place très rapidement et leur permet d'exploiter très rapidement le milieu et de concentrer les ressources assimilées dans leurs inflorescences (Ricklefs, 1974 ; Grime, 1977). Les plantes qui réitèrent séquentiellement leur structure en position basitone ont la capacité d'augmenter leur couverture au sol de manière radiale au détriment du développement de stratégies d'exploration verticales.

Ces espèces de début de succession ne présentent aucune stratégie particulière de persistance. Cela se traduit par le fait qu'elles ne présentent pas de réitération différée. La réitération différée est un processus par lequel la plante répond à une augmentation du niveau de ressources ou à un traumatisme (Oldemann, 1974, Barthélémy et Caraglio, 2007). Ce manque de capacités de persistance et de régénération les rend particulièrement vulnérables aux traumatismes (Bond et Midgley, 2001 ; Klimesova et Klimes, 2007).

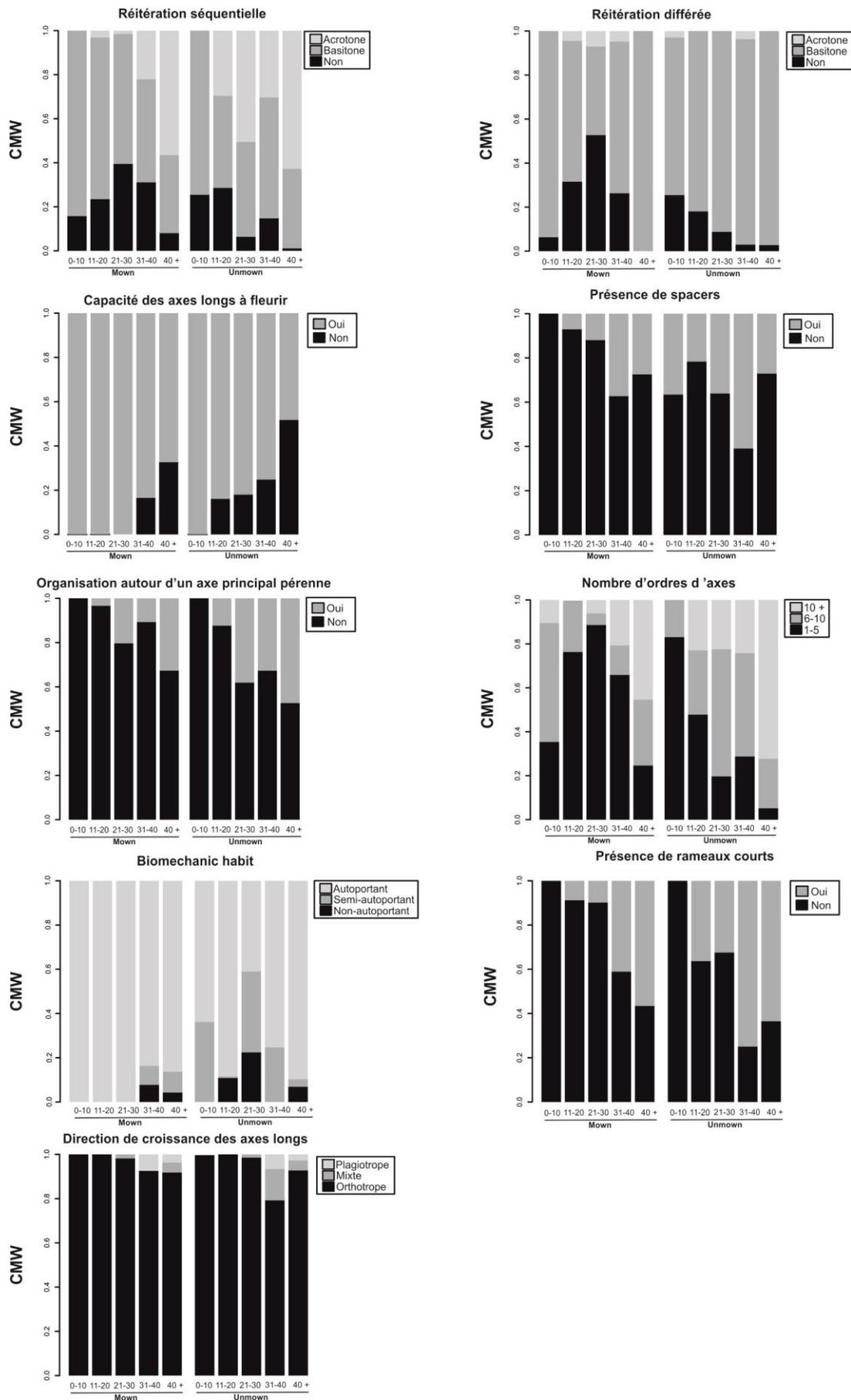


Figure 19 : Distribution des traits architecturaux en fonction des gradients environnementaux. Les valeurs sont pondérées par le taux de recouvrement relatif de chaque espèce dans la communauté où elle a été échantillonnée (CMW)

Ces espèces ont une architecture non-hiérarchisée, constituée d'axes longs équivalents et peu spécialisés assurant l'ensemble des fonctions nécessaires au fonctionnement de la plante (assimilation hydrique, assimilation carbonée, reproduction, etc.) (Grime, 1977, Küppers, 1989 ; Ricklefs et al., 1994). L'absence d'axe principal pérenne chez ces plantes ne leur permet pas d'explorer l'espace vertical et favorise par conséquent leur expansion latérale.

Les stratégies des plantes de fin de succession sont caractérisées par une exploration verticale marquée, qui est rendue possible par la répétition séquentielle acrotone et la production d'un grand nombre d'ordres d'axes. Ces propriétés permettent aux plantes de mettre en place leur tronc et leur couronne à travers une succession d'un grand nombre d'axes édificateurs en position apicale (*Quercus ilex*, *Phillyrea angustifolia*, *Ulmus minor*) et ainsi de surpasser la strate herbacée (Küppers, 1989). Malgré l'association significative des stratégies d'exploration verticale aux stades avancés de la succession, ces plantes présentent également des stratégies de colonisation latérale importantes (Fig. 19). Ce résultat marque l'importance de ces stratégies après cinquante ans de succession et la transition de communautés herbacées à des communautés buissonnantes. De plus les buissons peuvent présenter un mode de développement mêlant à la fois stratégie de colonisation latérale et verticale (Rauh, 1938 ; Serebriakov, 1962 ; Charles-Dominique, 2011). Leur capacité à moduler ces stratégies en fonction du niveau de lumière disponible font des plantes de cette forme de croissance des compétiteurs redoutables en début de succession (Charles-Dominique et al., 2010, 2012 ; Charles-Dominique, 2011). Les plantes des talus les plus anciens présentent une organisation hiérarchique autour d'un axe dominant pérenne et une unité architecturale constituée d'axes spécialisés dans certaines fonctions comme par exemple un tronc édificateur, des rameaux longs colonisateurs qui ne produisent pas de sexualité et des rameaux courts florifères et portant l'essentiel de la surface foliaire de la plante (Fig. 5). Il semble que la spécialisation fonctionnelle d'une catégorie d'axe pour constituer un tronc permette la différenciation fonctionnelle d'autres catégories d'axe entraînant une répartition particulière des fonctions essentielles (soutien, exploration, assimilation, sexualité) au sein de son architecture (Edelin, 1977, 1984). Cela témoigne également d'un investissement localisé et concentré sur un nombre limité de catégories d'axes dont la fonction est l'exploration verticale. Les plantes ainsi structurées ont la capacité de bâtir une architecture qui peut explorer l'espace vertical et leur apporter un avantage pour l'acquisition des ressources carbonées dans un milieu qui se referme (Küppers, 1989). Les plantes de fin de succession présentent également des stratégies d'exploration latérale plus développées que les plantes de début de succession. Ces stratégies sont caractérisées par la présence de structures de propagation végétative et de propriétés biomécaniques de non-autoportance. Les plantes lianescentes nécessitent la présence d'hôtes autoportants pour pouvoir bénéficier pleinement des avantages conférés par leur mode de vie pour atteindre la canopée (Givnish, 1995), ce qui explique certainement leur association significative avec les stades avancés de la succession. Les espèces qui présentent des structures de propagation végétative comme les marcottes, les drageons et les stolons ont la capacité de maximiser l'occupation de l'espace disponible autour du point de germination ou d'ancrage (Klimesova et Klimes, 2007 ; Klimesova et al., 2008). Ces attributs leur permettent également de maintenir l'espace qu'elles ont colonisé lorsqu'ils ne se séparent pas de la plante mère, en renforçant la densité de la couronne avec de nouveaux axes reproduisant l'intégralité de la structure de la plante (Klimesova et Klimes, 2007 ; Klimesova et al., 2008). Dans ce cas, leur rôle est comparable à celui de la répétition différée, et peut être envisagé comme en représentant une modalité particulière.

La répétition différée joue un rôle important dans la persistance des plantes dans un environnement qui se referme. Cette propriété leur permet de répondre aux différentes perturbations qui touchent la structure de l'individu, comme l'herbivorie et différents traumatismes, par l'émission de systèmes ramifiés reproduisant son architecture complètement ou partiellement (Oldeman, 1974 ; Barthélémy et Caraglio, 2007). Les plantes peuvent ainsi maintenir la surface qu'elles occupent en régénérant leur

couronne et leur position dans la communauté. Dans les stades les plus avancés, les plantes qui ne sont pas capables de réitération différée sont exclues des communautés. La présence faible de réitération différée acrotone (Fig. 19) témoigne de l'importance de la capacité à pouvoir répondre à de fortes perturbations pour les plantes vivant dans des environnements fréquemment perturbés comme les milieux ouverts méditerranéens et tropicaux (Bond et Midgley, 2001).

Les tendances que nous observons sont en accord avec celles proposées par Küppers (1989) pour les plantes ligneuses dans lesquels il présente dans le cadre d'une succession forestière, des transitions de plantes buissonnantes ayant un mode de ramification basitone vers des plantes arbustives ayant un mode de ramification acrotone. Dans le cas de notre étude ce sont les mêmes mécanismes qui sont impliqués dans les transitions de communautés à herbacées annuelles et pérennes à des communautés à herbacées pérennes et ligneux buissonnants. Toutefois, il est intéressant de noter que les tendances que nous observons sont légèrement différentes de celles que l'on constate lorsque l'on compare les différences entre les traits des arbres de début et de fin de succession. En effet, Millet et al. (1998) dans leur étude des relations entre l'architecture des arbres et leur statut successional montrent que les arbres de début de succession ont une architecture plus hiérarchisée et des capacités réitératives moindres que les arbres de fin de succession, qui eux présentent des alternances entre phases hiérarchiques et polyarchiques associées à des capacités réitératives importantes leur permettant d'élargir considérablement la taille de leur couronne. Il est alors possible que l'observation de la succession sur un intervalle de temps plus grand que celui que nous considérons dans notre étude, permette de trouver des alternances de dominance entre plantes ayant une architecture hiérarchisée et plantes ayant une architecture moins hiérarchisée au sein de formes de croissance similaires. Toutefois, l'apparition significative de traits d'exploration verticale est relativement longue et prend environ une quarantaine d'années à apparaître sur les talus du nord montpelliérain. Cela correspond à ce que l'on peut observer dans des successions de vieux terrains dans la région méditerranéenne (Tatoni et Roche, 1994). Sous un régime de perturbations intermédiaires (présence de feux tous les 15-20 ans) tel que on peut l'observer dans d'autres écosystèmes ouverts de type méditerranéen (Uys et al., 2004 ; Zaloumis et Bond, 2016), les communautés devraient regrouper principalement des plantes herbacées pérennes non graminéennes et de petits ligneux ayant les stratégies les mieux adaptées à ces environnements (Bond et Midgley, 2001 ; Zaloumis et Bond, 2016). Cela souligne l'importance de la mise en évidence de traits fonctionnels de l'appareil végétatif aérien, simples à mesurer sur le terrain, sur lesquels reposent les réponses fonctionnelles à travers les stratégies de persistance, de différenciation et de reproduction ainsi que les stratégies d'exploration latérale face à un gradient successional, tels que ceux que nous avons considéré dans notre étude.

La fauche, simple retour en arrière dans la succession ?

La fauche est une contrainte environnementale majeure très fréquente dans les milieux anthropisés comme les talus routiers. Ses effets sur les plantes sont comparables à l'action d'herbivores qui sont connus depuis longtemps pour affecter la structure des communautés (e.g., Darwin, 1959 ; Tansley et Adamson, 1925). Notre analyse met en évidence que les plantes des milieux fauchés ont des systèmes ramifiés organisés de manière similaire à ceux des plantes vivant sur les talus représentant le début de la succession.

En effet, les plantes caractérisant les milieux fauchés ont également une structure simple, peu différenciée et peu hiérarchisée ne faisant pas de réitération différée, typique des plantes herbacées (Fig. 18). Ces traits caractérisent un appareil végétatif peu ramifié, essentiellement constitué d'axes longs ayant la capacité de fleurir, pouvant être mis en place très rapidement et qui assure l'ensemble des fonctions nécessaires à la survie de la plante. Étonnamment la présence de réitération différée, permettant la régénération de la structure de la plante en cas de traumatisme, n'apparaît pas comme

significative dans notre analyse. En revanche les plantes qui ne produisent pas de réitération différée sont plus importantes dans les communautés des talus fauchés. Nous pensons que la fauche favorise donc les plantes qui ont un cycle très court, réalisable entre deux traitements de fauche. Cela ne signifie pas que les communautés de milieu fauché comprennent uniquement des espèces qui ne régénèrent pas leur structure, mais qu'en comparaison avec les plantes de milieux non-fauchés, les proportions de plantes qui ne régénèrent pas leur structure sont plus importantes, comme dans les talus de début de succession (Fig. 19). Nos résultats mettent également en évidence que les plantes vivant dans les zones fauchées ne présentent pas plus, mais significativement moins d'espèces présentant des structures de propagation végétative. Ceci est surprenant, car les structures de propagation végétative sont des traits importants lorsque l'on analyse la réponse des plantes de milieux ouverts à la fauche ou à l'herbivorie (Klimesova et al., 2008). La propagation végétative apporte un avantage en termes de survie dans ces zones contraintes par l'augmentation leurs capacités d'optimisation de l'occupation d'une zone colonisée et à rejeter de souche, c.à.d. à réitérer de manière différée basitone. Ce résultat est peut-être lié au fait que nous n'avons considéré dans notre étude que les traits relatifs à la partie aérienne de l'appareil végétatif et que les traits caractérisant la croissance clonale dans les milieux considérés impliquent des organes souterrains (Klimesova et al., 2008). Il est également possible que la répétition de la fauche au cours de la même année l'expression ou la réussite des structures de propagation végétative.

Nous constatons donc que dans le cadre des talus routiers en zone méditerranéenne, les plantes vivant dans les parties fauchées présentent des stratégies architecturales similaires aux plantes de début de succession (Fig 18). Il nous est alors possible de dire à travers l'étude de traits architecturaux que dans ce contexte, la fauche engendre un retour en arrière dans la succession.

Apports des traits architecturaux à l'étude des gradients écologiques

La caractérisation fonctionnelle des formes de croissance est un des challenges actuels en écologie (Diaz et al., 2016) car elle devrait permettre de décrire à travers un nombre limité de traits les comportements écologiques des espèces (Cornelissen et al., 2003 ; Perez-Harguindeguy et al., 2013 ; Diaz et al., 2016). Cette caractérisation est essentielle pour comprendre la dynamique des végétations face aux changements globaux et pour pouvoir adapter efficacement les méthodes de gestion et de conservation des écosystèmes. Le focus des vingt dernières années sur les traits fonctionnels des plantes a permis de mettre en évidence un nombre considérable de traits décrivant leurs stratégies écologiques (Cornelissen et al., 2003 ; Perez-Harguindeguy et al., 2013). Cependant, les gradients environnementaux généralement étudiés (altitude, aridité, fauche/herbivorie, latitude, succession) présentent des caractéristiques différentes et poussent les auteurs à résumer et classer les plantes avec des traits différents d'une étude à l'autre, souvent caractéristiques du seul gradient qu'ils étudient, ce qui peut mener à des incohérences dans l'étude de gradients différents. De récentes études mettent en évidence ces incohérences et le besoin de traits précis permettant la caractérisation de l'organisation de la structure des plantes et de leur fonctionnement, tout en mettant l'accent sur l'aberration d'utiliser des traits uniques censés résumer le comportement écologique des plantes (Klimesova et al., 2008 ; Schamp et al., 2011). En effet, parmi les traits standardisés disponibles actuellement, seuls quelques-uns permettent de décrire l'appareil caulinaire aérien et souterrain (Cornelissen et al., 2003 ; Perez-Harguindeguy et al., 2013). Celui-ci est souvent résumé à sa simple hauteur ou à la structure des branches ce qui, dans le contexte de certains gradients, n'est pas suffisant pour rendre compte de sa structure et de son organisation à l'échelle de la plante entière (Klimesova et al., 2008, Schamp et al., 2011). Deux autres traits sont aussi couramment utilisés pour caractériser la morphologie des plantes à l'échelle globale : la forme de croissance et la forme de vie (Cornelissen, 2003 ; Perez-Harguindeguy et al.,

2013). Cependant ces deux traits restent très physionomiques et sont corrélés à tous les autres traits de la morphologie de la plante comme les traits foliaires, séminaux, etc. (Diaz et al, 2016).

Les résultats de cette étude nous ont permis de mettre en évidence des traits décrivant l'architecture et les stratégies écologiques des plantes des communautés de milieu ouvert. Ces traits reflètent l'organisation de la structure de l'appareil végétatif de manière objective et homogène et sont facilement mesurables sur le terrain. Ils ont l'avantage de refléter la structure globale et l'occupation spatiale des individus et ne se limitent pas à la caractérisation d'un seul organe. En plus de caractériser l'architecture des espèces à l'échelle des communautés, ils caractérisent leurs réponses aux gradients environnementaux que nous avons étudiés. Ces traits permettent de faire le lien entre une description purement morphologique de l'appareil végétatif, soit la forme de croissance *sensu* Du Rietz (1931) et une description sous l'angle des adaptations à l'environnement (épharmonique), soit la forme de vie *sensu* Warming (1884). Ce caractère met en évidence l'intérêt potentiel de l'utilisation de ces traits pour caractériser les végétations à l'échelle globale et de la poursuite des recherches mettant en évidence de tels traits sur d'autres gradients globaux.

Conclusions

Nous apportons des traits morphologiques fonctionnels qui permettent de caractériser l'appareil aérien des forbs et des petits ligneux qui font toujours défaut à la littérature. Ils permettent de compléter les informations déjà disponibles sur ces plantes comme les traits relatifs à croissance dite clonale (Klimes). Toutefois l'acquisition de données sur la biologie des forbs et des petits ligneux, souvent négligés par le passé est un enjeu majeur des prochaines années pour l'écologie, car elles représentent une lacune encore importante qui une fois comblée permettra de décrire plus rigoureusement leurs stratégies écologiques. Ces plantes ont une importance écologique considérable car elles représentent une grande part de la végétation dans les milieux ouverts (Weaver, 1958) et l'essentiel de la diversité spécifique dans les biomes herbacés comme les savanes et les prairies (Tikka et al., 2000 ; Uys et al., 2006 ; Zaloumis et Bond, 2006). L'apport de traits architecturaux reflétant les adaptations des plantes aux gradients de succession et de fauche ouvre des perspectives intéressantes en termes de caractérisation des biomes terrestres qu'il serait intéressant de tester à large échelle.

Bibliographie

- ATGER, C., AND C. EDELIN. 1994. Premières données sur l'architecture comparée des systèmes racinaires et caulinaires. *Canadian Journal of Botany* 72: 963-975.
- BARKMAN, J. J. 1988. New systems of plant growth forms and phenological plant types. In M. J. A. Werger, P. J. M. van der Aart, and H. J. During, Verhoeven, J.T. A., [eds.], *Plant Form And Vegetation Structure - Adaptation, plasticity and relations to herbivory*. SPB Publishing, The Hague.
- BARTHÉLÉMY, D. 1991. Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. *Acta Biotheoretica* 39: 309-323.
- BARTHÉLÉMY, D., AND Y. CARAGLIO. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* 99: 375-407.
- BAZZAZ, F. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual review of Ecology and Systematics* 10: 351-371.
- BOCHET, E., P. GARCÍA-FAYOS, AND J. TORMO. 2007. Road slope revegetation in semiarid mediterranean environments. part I: seed dispersal and spontaneous colonization. *Restoration Ecology* 15: 88-96.
- BOND, W. J., AND J. J. MIDGLEY. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 45-51.
- BROWN, V. K., AND A. C. GANGE. 1989. Differential effects of above- and below-ground insect herbivory

- during early plant succession. *Oikos* 54: 67-76.
- CHARLES-DOMINIQUE, T. 2011. Analyse des relations entre plasticité architecturale des buissons et prolifération de leurs populations. PhD, Université de Montpellier, Montpellier.
- CHARLES-DOMINIQUE, T., C. EDELIN, AND A. BOUCHARD. 2010. Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub of Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy. *Annals of Botany* 105: 205-220.
- CHARLES-DOMINIQUE, T., C. EDELIN, J. BRISSON, AND A. BOUCHARD. 2012. Architectural strategies of *Rhamnus cathartica* (Rhamnaceae) in relation to canopy openness. *Botany* 90: 976-989.
- CHARLES-DOMINIQUE, T., C. EDELIN, A. BOUCHARD, P. LEGENDRE, AND J. BRISSON. 2015. Using intra-individual variation in shrub architecture to explain population cover. *Oikos* 124: 707-716.
- CLEMENTS, F. E. 1916. Plant indicators: the relation of plant communities to process and practice, vol. 290. Carnegie Institution of Washington.
- CORNELISSEN, J. H. C., S. LAVOREL, E. GARNIER, S. DIAZ, N. BUCHMANN, D. E. GURVICH, P. B. REICH, et al. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- CRAINE, J. M. 2005. Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. *Journal of Ecology* 93: 1041-1052.
- DARWIN, C. 1859. On the origins of species by means of natural selection. *London: Murray* 247.
- DÍAZ, S., J. KATTGE, J. H. C. CORNELISSEN, I. J. WRIGHT, S. LAVOREL, S. DRAY, B. REU, et al. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529: 167-171.
- DRAY, S., AND A.-B. DUFOUR. 2007. The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software* 22: 1-20.
- DRAY, S., P. CHOLER, S. DOLÉDEC, P. R. PERES-NETO, W. THUILLER, S. PAVOINE, AND C. J. F. TER BRAAK. 2014. Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology* 95: 14-21.
- DU RIETZ, G. E. 1931. Life-forms of terrestrial flowering plants, 1. *Acta Phytogeographica Suedica* 3: 3-95.
- EDELIN, C. 1977. Image sur l'architecture des conifères. PhD Thesis, Université de Montpellier.
- EDELIN, C. 1984. L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale. Thesis, Université de Montpellier.
- GARNIER, A., A. DEVILLE, AND J. LECOMTE. 2006. Stochastic modelling of feral plant populations with seed immigration and road verge management. *Ecological Modelling* 197: 373-382.
- GIVNISH, T. J. 1995. Plant stems: biomechanical adaptation for energy capture and influence on species. In B. L. Gartner [ed.], *Plant stems: physiology and functional morphology*. Academic Press, San Diego.
- GODWIN, H. 1929. The Sub-Climax and Deflected Succession. *Journal of Ecology* 17: 144-147.
- GRIME, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169-1194.
- HALLÉ, F., R. A. A. OLDEMAN, and P. B. TOMLINSON. 1978. *Tropical Trees and Forests*. Masson, Paris.
- HILL, M., and A. SMITH. 1976. Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. *Taxon* 25: 249-255.
- HORN, H. S. 1974. The ecology of secondary succession. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5: 25-37.
- HUSTON, M., AND T. SMITH. 1987. Plant Succession: Life History and Competition. *The American Naturalist* 130: 168-198.
- KLEYER, M., S. DRAY, F. BELLO, J. LEPŠ, R. J. PAKEMAN, B. STRAUSS, W. THUILLER, and S. LAVOREL. 2012. Assessing species and community functional responses to environmental gradients: which multivariate methods? *Journal of Vegetation Science* 23: 805-821.
- KLIMESOVA, J., and L. KLIMES. 2007. Bud banks and their role in vegetative regeneration—A literature review and proposal for simple classification and assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8: 115-129.
- KLIMESOVA, J., V. LATZEL, F. DE BELLO, and J. M. VAN GROENENDAEL. 2008. Plant functional traits in studies of vegetation changes in response to grazing and mowing: towards a use of more specific traits. *Preslia* 80: 245-253.
- KÜPPERS, M. 1989. Ecological significance of above-ground architectural patterns in woody plants: A

- question of cost-benefit relationships. *Trends in Ecology & Evolution* 4: 375-379.
- MCINTYRE, S., S. LAVOREL, J. LANDSBERG, and T. D. A. FORBES. 1999. Disturbance response in vegetation – towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science* 10: 621-630.
- MILLET, J., A. BOUCHARD, AND C. EDELIN. 1998. Plant Succession and Tree Architecture: An Attempt at Reconciling Two Scales of Analysis of Vegetation Dynamics. *Acta Biotheoretica* 46: 1-22.
- MILLET, J., A. BOUCHARD, AND C. EDELIN. 1999. Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest. *Ecoscience* 6: 187-203.
- NOVOPLANSKY, A. 2009. Picking battles wisely: plant behaviour under competition. *Plant, Cell & Environment* 32: 726-741.
- OKASEN, J., R. KINDT, P. LEGENDRE, AND R. O'HARA. 2016. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.3-5
- OLDEMAN, R. 1974. L'architecture de la forêt guyanaise, vol. 73. ORSTOM, Paris.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N., S. DÍAZ, E. GARNIER, S. LAVOREL, H. POORTER, P. JAUREGUIBERRY, M. S. BRET-HARTE, et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167-234.
- PICKETT, S. T. A., AND J. S. KEMPF. 1980. BRANCHING PATTERNS IN FOREST SHRUBS AND UNDERSTORY TREES IN RELATION TO HABITAT. *New Phytologist* 86: 219-228.
- R CORE TEAM, 2016. R: A language and environment for statistical computing. website: <http://www.r-project.org/>
- RAEVEL, V., F. MUNOZ, V. PONS, A. RENAUX, A. MARTIN, and J. D. THOMPSON. 2013. Changing assembly processes during a primary succession of plant communities on Mediterranean roadcuts. *Journal of Plant Ecology* 6: 19-28.
- RAUH, W. 1938. Über die Verzweigung ausläuferbildender Sträucher mit besonderer Berücksichtigung ihrer Beziehungen zu den Stauden. *Hercynia* 1: 187-287.
- RICKLEFS, R. E., AND D. B. MILES. 1994. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective. *Ecological morphology: integrative organismal biology*. University of Chicago Press, Chicago 101: 13-41.
- ROWE, N., and T. SPECK. 2005. Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective. *New Phytologist* 166: 61-72.
- SCHAMP, B., E. HETTENBERG, and M. HAJEK. 2011. Testing community assembly predictions for nominal and continuous plant traits in species-rich grasslands. *Preslia* 83: 329-346.
- SEREBRIAKOV, I. 1962. Plant Ecological Morphology. Moscow: Vyshaia Shkola.
- TANSLEY, A. G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16: 284-307.
- TANSLEY, A. G., AND R. S. ADAMSON. 1925. Studies of the Vegetation of the English Chalk: III. The Chalk Grasslands of Hampshire-Sussex Border. *Journal of Ecology* 13: 177-223.
- TATONI, T., AND P. ROCHE. 1994. Comparison of old-field and forest revegetation dynamics in Provence. *Journal of Vegetation Science* 5: 295-302.
- TIKKA, P. M., P. S. KOSKI, R. A. KIVELÄ, AND M. T. KUITUNEN. 2000. Can grassland plant communities be preserved on road and railway verges? *Applied Vegetation Science* 3: 25-32.
- TILMAN, D. 1985. The Resource-Ratio Hypothesis of Plant Succession. *The American Naturalist* 125: 827-852.
- UYS, R. G., W. J. BOND, AND T. M. EVERSON. 2004. The effect of different fire regimes on plant diversity in southern African grasslands. *Biological Conservation* 118: 489-499.
- VIOLLE, C., M.-L. NAVAS, D. VILE, E. KAZAKOU, C. FORTUNEL, I. HUMMEL, AND E. GARNIER. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892.
- WARMING, E. 1884. Om skudbygning, overvintring og foryngelse. Festkr. Naturh. Foren, Copenhagen.
- WEAVER, J. E. 1958. Classification of root systems of forbs of grassland and a consideration of their significance. *Ecology* 39: 393-401.
- WHITTAKER, R. H. 1975. Communities and Ecosystems. Macmillan.
- ZALOUMIS, N. P., AND W. J. BOND. 2016. Reforestation or conservation? The attributes of old growth grasslands in South Africa. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 371.
- ZWAENEPOEL, A., P. ROOVERS, AND M. HERMY. 2006. Motor vehicles as vectors of plant species from

road verges in a suburban environment. *Basic and Applied Ecology* 7: 83-93.

Annexe 2 : Détails des résultats de l'analyse RLQ

A. Eigenvalues decomposition

	Eig	Cov	sdR	sdQ	Corr
Axe 1 – Classe d'âge	1.406	1.186	1.027	1.627	0.71
Axe 2 – Fauche	0.073	0.271	0.973	0.931	0.299

B. Correlation L

	Corr	max	ratio
Axe 1 – Classe d'âge	0.71	0.939	0.756
Axe 2 – Fauche	0.299	0.758	0.33

C. Inertia and co-Inertia Q

	Corr	max	Ratio
Axe 1 – Classe d'âge	2.648	3.538	0.748
Axes 1 & 2	3.516	5.86	0.600

D. Weighted correlations RLQ axes/Traits

Traits architecturaux	Classe d'âge	Fauche
Réitération séquentielle acrotone	0.7615	0.652
Réitération séquentielle basitone	-0.4870	0.1487
Pas de reiteration différée	-0.4659	-0.1978
Présence de spacers	0.4659	-0.1978
Organisation autour d'un axe principal pérenne	0.5967	-0.1346
Direction de croissances axes longs	0.2526	-0.5542
Self-supporting	-0.2247	-0.7798
Présence de rameaux courts	0.6472	-0.2128
Capacité des axes longs à fleurir	-0.586	0.0186
Nombre d'ordres d'axes	0.5659	-0.099

Annexe 3 : Liste des espèces

Espèce	Famille
Acer_monspessulanum	Sapindaceae
Achillea_millefolium	Apiaceae
Aegilops_cylindrica	Poaceae
Aegilops_ovata	Poaceae
Aegilops_neglecta	Poaceae
Agropyron_campestre	Poaceae
Agrostis_capilaris	Poaceae
Ajuga_chaemepytis	Lamiaceae
Althaea_cannabina	Malvaceae
Alyssum_alyssoïdes	Caryophyllaceae
Anacamptis_pyramidalis	Orchidaceae
Anthemis_altissima	Asteraceae
Aphyllanthes_monspeliensis	Asparagaceae
Arenaria_serpyllifolia	Caryophyllaceae
Argyrobium_zanonii	Fabaceae
Aristolochia_rotunda	Aristolochiaceae
Asparagus_acutifolius	Asparagaceae
Asperula_cynanchica	Rubiaceae
Avena_barbata	Poaceae
Biscutella_laevigata	Brassicaceae
Bituminaria_bituminosa	Fabaceae
Blackstonia_perfoliata	Gentianaceae
Brachypodium_distachyon	Poaceae
Brachypodium_phoenicoides	Poaceae
Brachypodium_retusum	Poaceae
Bromus_erectus	Poaceae
Bromus_hordeaceus_ssp_hordeaceus	Poaceae
Bromus_madritensis	Poaceae
Bromus_racemosus	Poaceae
Bromus_rubens	Poaceae
Bromus_sterilis	Poaceae
Bupleurum_rigidum	Apiaceae
Calamintha_nepeta	Lamiaceae
Calendula_arvensis	Asteraceae
Campanula_erinus	Campanulaceae
Campanula_rapunculoides	Campanulaceae
Cardaria_brava	Brassicaceae
Carduus_tenuiflorus	Asteraceae
Carex_flacca	Cyperaceae
Carex_haleriana	Cyperaceae
Centranthus_calcitrapae	Valerianaceae
Cephalaria_leucantha	Asteraceae
Cirsium_vulgare	Asteraceae
Cistus_monspeliensis	Cistaceae
Clematis_flammula	Ranunculaceae

Clematis_vitalba	Ranunculaceae
Clypeola_jonthlaspi	Brassicaceae
Convolvulus_arvensis	Convolvulaceae
Convolvulus_cantabrica	Convolvulaceae
Coriaria_myrtifolia	Coriariaceae
Coris_monspeliensis	Primulaceae
Cornus_sanguinea	Cornaceae
Coronilla_minima	Fabaceae
Coronilla_scorpoides	Fabaceae
Coronilla_valentina_subsp_glauca	Fabaceae
Crepis_bursifolia	Asteraceae
Crepis_foetida	Asteraceae
Crepis_pulchra	Asteraceae
Crepis_sancta	Asteraceae
Crepis_vesicaria_subsp_taraxacifolia	Asteraceae
Crupina_vulgaris	Asteraceae
Cynodon_dactylon	Poaceae
Dactylis_glomerata	Poaceae
Daucus_carota	Apiaceae
Dianthus_hyssopifolius	Caryophyllaceae
Diplotaxis_erucoides	Brassicaceae
Diplotaxis_tenuifolia	Brassicaceae
Dispacus_fulonum	Dispsacaceae
Dorycnium_pentaphyllum	Fabaceae
Echinaria_capitata	Poaceae
Echinops_ritro	Asteraceae
Echium_vulgare	Boraginaceae
Erigeron_annuus	Asteraceae
Erigeron_sumatrensis	Asteraceae
Erodium_ciconium	Geraniaceae
Erodium_cicutarium	Geraniaceae
Erodium_malachoides	Geraniaceae
Eryngium_campestre	Apiaceae
Euphorbia_cyparissias	Euphorbiaceae
Euphorbia_exigua	Euphorbiaceae
Euphorbia_falcata	Euphorbiaceae
Euphorbia_helioscopia	Euphorbiaceae
Euphorbia_nicaensis	Euphorbiaceae
Euphorbia_serrata	Euphorbiaceae
Ajuga_iva	Lamiaceae
Festuca_ovina	Poaceae
Festuca_rubra	Poaceae
Filago_pyramidata	Asteraceae
Foeniculum_vulgare	Apiaceae
Fraxinus_angustifolia	Fagaceae
Fumana_ericoides	Cistaceae
Fumana_thymifolia	Cistaceae
Galactites_elegans	Asteraceae

Galium_aparine	Rubiaceae
Galium_mollugo	Rubiaceae
Galium_album	Rubiaceae
Galium_pariense	Rubiaceae
Genista_scorpis	Fabaceae
Geranium_columbinum	Geraniaceae
Geranium_dissectum	Geraniaceae
Geranium_molle	Geraniaceae
Geranium_robertianum	Geraniaceae
Gladiolus_segetum	Iridaceae
Hedera_helix	Araliaceae
Helianthemum_appeninum	Cistaceae
Helianthemum_salicifolium	Cistaceae
Helminthotheca_echioides	Asteraceae
Himmantoglossum_robertianum	Orchidaceae
Hippocrepis_comosa	Fabaceae
Hordeum_murinum	Poaceae
Hypericum_perforatum	Hypericaceae
Juniperus_oxycedrus	Cupressaceae
Knautia_hybrida	Dipsacaceae
Lactuca_serriola	Asteraceae
Sideritis_hyssopifolia	Lamiaceae
Ajuga_iva_var_iva	Lamiaceae
Lamiacee_seche_blanche_D986E1.01	Lamiaceae
Lamium_amplexicaule	Lamiaceae
Lathyrus_annuus	Fabaceae
Lathyrus_aphaca	Fabaceae
Lathyrus_cicera	Fabaceae
Leontodon_tuberosus	Asteraceae
Limodorum_abortivum	Orchidaceae
Linaria_simplex	Scrophulariaceae
Linum_perenne	Linaceae
Linum_strictum	Linaceae
Lithodora_fruticosus	Boraginaceae
Lolium_perenne	Poaceae
Lonicera_etrusca	Caprifoliaceae
Lonicera_periclymenum	Caprifoliaceae
Lotus_corniculatus	Fabaceae
Lysimachia_foemina	Primulaceae
Malva_sylvestris	Malvaceae
Medicago_hispida	Fabaceae
Medicago_lupulina	Fabaceae
Medicago_minima	Fabaceae
Medicago_praecox	Fabaceae
Medicago_sativa	Fabaceae
Melica_ciliata	Poaceae
Melilotus_spicatus	Fabaceae
Minuartia_hybrida_ssp_tenuifolia	Caryophyllaceae

Muscari_neglectum	Asparagaceae
Myosotis_ramosissima	Boraginaceae
Oloptum_miliaceum	Poaceae
Onobrychis_viciifolia	Fabaceae
Ononis_minutissima	Fabaceae
Ophrys_anthropophora	Orchidaceae
Ophrys_lutea	Orchidaceae
Ornithogalum_umbellatum	Asparagaceae
Orobanche_minor	Orobanchaceae
Pallenis_spinosa	Asteraceae
Papaver_rhoeas	Papaveraceae
Petrorhagia_prolifera	Caryophyllaceae
Phillyrea_angustifolia	Oleaceae
Phillyrea_latifolia	Oleaceae
Phleum_phleoides	Poaceae
Picris_hieracioides	Asteraceae
Pilosella_officinarum	Asteraceae
Pinus_halepensis	Pinaceae
Pistacia_lentiscus	Anacardiaceae
Pistacia_terebinthus	Anacardiaceae
Plantago_lanceolata	Plantaginaceae
Poa_bulbosa	Poaceae
Poa_compressa	Poaceae
Poa_pratensis	Poaceae
Podospermum_laciniatum	Asteraceae
Populus_alba	Salicaceae
Populus_nigra	Salicaceae
Potentilla_crantzii	Rosaceae
Potentilla_reptans	Rosaceae
Potentilla_verna	Rosaceae
Prunus_spinosa	Rosaceae
Pyrus_spinosa	Rosaceae
Quercus_coccifera	Fagaceae
Quercus_ilex	Fagaceae
Quercus_pubescens	Fagaceae
Ranunculus_ficaria	Ranunculaceae
Rapistrum_rugosum	Brassicaceae
Reichardia_picroides	Asteraceae
Reseda_phyteuma	Resedaceae
Rhamnus_alaternus	Rhamnaceae
Rhamnus_infectoria	Rhamnaceae
Rosa_canina	Rosaceae
Rosa_sempervirens	Rosaceae
Rosmarinus_officinalis	Lamiaceae
Rostraria_cristata	Poaceae
Rubia_peregrina	Rubiaceae
Rubus_caesus	Rosaceae
Rubus_fruticosus	Rosaceae

Rumex_acetosa	Polygonaceae
Rumex_crispus	Polygonaceae
Rumex_intermedius	Polygonaceae
Rumex_scutatus	Polygonaceae
Ruscus_aculeatus	Asparagaceae
Ruta_angustifolia	Rutaceae
Sanguisorba_verrucosa	Rosaceae
Scabiosa_atropurpurea	Dipsacaceae
Scabiosa_columbaria	Dipsacaceae
Scandix_pecten.veneris	Apiaceae
Scleropoa_rigida	Poaceae
Sedum_acre	Crassulaceae
Sedum_sediforme	Crassulaceae
Senecio_vulgaris	Asteraceae
Sherardia_arvensis	Rubiaceae
Sideretis_romana	Lamiaceae
Silene_italica	Caryophyllaceae
Silene_latifolia	Caryophyllaceae
Silene_nocturna	Caryophyllaceae
Silene_vulgaris	Caryophyllaceae
Smilax_aspera	Asparagaceae
Sonchus_asper	Asteraceae
Sonchus_oleaceus	Asteraceae
Spartium_junceum	Fabaceae
Teucrium_chamaedrys	Lamiaceae
Thesium_humifusum	Santalaceae
Thymus_vulgaris	Lamiaceae
Tordylium_apulum	Apiaceae
Tordylium_maximum	Apiaceae
Torilis_anthriscus	Apiaceae
Torilis_japonica	Apiaceae
Torilis_nodosa	Apiaceae
Tragopogon_porifolius	Asteraceae
Trifolium_campestre	Fabaceae
Trifolium_hirtum	Fabaceae
Trifolium_scabrum	Fabaceae
Trifolium_stellatum	Fabaceae
Trifolium_tenuifolium	Fabaceae
Trigonella_monspelliaca	Fabaceae
Tyrimnus_leucographus	Asteraceae
Ulmus_minor	Ulmaceae
Urospermum_dalechampii	Asteraceae
Urospermum_picroides	Asteraceae
Valerianella_locusta	Valerianaceae
Verbascum_sinuatum	Scrophulariaceae
Veronica_arvensis	Plantaginaceae
Veronica_persica	Plantaginaceae
Veronica_hederifolia	Plantaginaceae

Viburnum_tinus	Adoxaceae
Vicia_hybrida	Fabaceae
Vicia_annonica_var._purpurascens	Fabaceae
Vicia_sativa	Fabaceae
Vicia_sativa_ssp_nigra	Fabaceae
Vicia_tetrasperma_ssp_gracilis	Fabaceae
Vitis_vinifera_ssp_sylvestris	Vitaceae
Vulpia_ciliata	Poaceae
Vulpia_myuros	Poaceae

Annexe 4 : Liste des espèces par site et recouvrement

Espèce	Recouvrement (%)	Recouvrement cumulé (%)	Classe d'âge (en années)
D068.04_F			0-10
Medicago_sativa	32,89715717	32,89715717	
Tyrimnus_leucographus	12,34244979	45,23960696	
Bromus_madritensis	11,65029663	56,88990359	
Bromus_sterilis	9,257724622	66,14762821	
Diploaxis_eruroides	7,405150618	73,55277883	
Hordeum_murinum	5,922522892	79,47530172	
Aegilpos_neglecta	2,842201501	82,31750322	
D068.04_NF			0-10
Diploaxis_eruroides	78,40522331	78,40522331	
Medicago_sativa	6,922637393	85,3278607	
D986.05_F			0-10
Bromus_madritensis	34,77026629	34,77026629	
Medicago_sativa	27,4741674	62,24443369	
Sanguisorba_verrucosa	5,161078334	67,40551202	
Bromus_erectus	5,072942946	72,47845497	
Tordylium_apulum	4,347369688	76,82582466	
Crepis_sancta	4,034708209	80,86053287	
D986.05_NF			0-10
Bromus_madritensis	38,33228012	38,33228012	
Rubus_fruticosus	13,27405278	51,6063329	
Picris_hieracioides	5,343650965	56,94998387	
Arenaria_serpyllifolia	5,194683035	62,1446669	
Foeniculum_vulgare	5,189716825	67,33438373	
Tordylium_apulum	5,054563006	72,38894673	
Medicago_sativa	3,873506873	76,2624536	
Malva_sylvestris	2,941357165	79,20381077	
Minuartia_hybrida_ssp_tenuifolia	2,931036624	82,13484739	
D068.01_F			0-10
Medicago_sativa	26,8375698	26,8375698	
Bromus_erectus	9,947899216	36,78546902	
Linum_perenne	8,850512439	45,63598146	
Dactylis_glomerata	4,999287338	50,63526879	
Achillea_millefolium	4,959885642	55,59515444	
Lotus_corniculatus	4,256417806	59,85157224	
Linum_strictum	3,395202588	63,24677483	
Onobrychis_viciifolia	3,251099468	66,4978743	
Plantago_lanceolata	2,984284024	69,48215832	

Sanguisorba_venosa	2,715704555	72,19786288
Sonchus_oleaceus	2,511696628	74,7095595
Festuca_ovina	2,509314887	77,21887439
Fumana_ericoides	1,979063409	79,1979378
Erigeron_sumatrensis	1,978398288	81,17633609

D068.01_NF		0-10
Dorycnium_pentaphyllum	20,59416636	20,59416636
Rosmarinus_officinalis	15,66766749	36,26183385
Aphyllanthes_monspeliensis	14,95294951	51,21478336
Euphorbia_nicaensis	7,269372121	58,48415548
Medicago_sativa	6,833675541	65,31783102
Linum_strictum	6,580612006	71,89844303
Carex_flacca	5,671170108	77,56961314
Genista_scorpius	3,824048303	81,39366144

D068.02_F		11-20
Calamintha_nepeta	11,01058436	11,01058436
Carduus_tenuiflorus	10,43306439	21,44364875
Bromus_madritensis	7,847391178	29,29103993
Diplotaxis_tenuifolia	6,114669925	35,40570985
Avena_barbata	5,905990729	41,31170058
Bromus_rubens	5,513292257	46,82499284
Lolium_perenne	4,370622998	51,19561584
Foeniculum_vulgare	3,677905581	54,87352142
Crepis_foetida	3,336600577	58,210122
Verbascum_sinuatatum	3,081664099	61,29178609
Calendula_arvensis	2,36590529	63,65769138
Sherardia_arvensis	2,313824241	65,97151563
Filago_pyramidata	2,302228582	68,27374421
Tordylium_maximum	2,227344703	70,50108891
Urospermum_picroides	2,117334731	72,61842364
Vulpia_ciliata	2,096374641	74,71479828
Scabiosa_atropurpurea	2,000123588	76,71492187
Dactylis_glomerata	1,868161417	78,58308329
Aegilops_ovata	1,769035358	80,35211865

D068.02_NF		11-20
Calamintha_nepeta	17,40711056	17,40711056
Agropyron_campestre	9,616596049	27,02370661
Cistus_monspeliensis	8,572319202	35,59602581
Galium_album	8,290576778	43,88660259
Clematis_vitalba	8,195386227	52,08198882
Scandix_pecten_veneris	7,757168072	59,83915689
Asparagus_acutifolius	6,094160639	65,93331753
Dactylis_glomerata	4,788872971	70,7221905
Carduus_tenuiflorus	2,846771581	73,56896208

Geranium_molle	1,911557088	75,48051917
Urospermum_picroides	1,83777804	77,31829721
Bromus_madritensis	1,533779581	78,85207679
Scabiosa_atropurpurea	1,518736332	80,37081312

D068.03_F

11-20

Pinus_halepensis	20,39564592	20,39564592
Carduus_tenuiflorus	11,90295922	32,29860514
Bromus_madritensis	10,29635646	42,5949616
Scabiosa_atropurpurea	4,489000707	47,08396231
Pallenis_spinosa	3,459839254	50,54380156
Knautia_hybrida	2,968770248	53,51257181
Crepis_foetida	2,794076134	56,30664794
Tordylium_maximum	2,5952985	58,90194644
Urospermum_picroides	2,407830657	61,3097771
Sherardia_arvensis	2,30210295	63,61188005
Crepis_sancta	2,062738436	65,67461849
Tragopogon_porifolius	2,042202473	67,71682096
Avena_barbata	2,030892991	69,74771395
Tyrimnus_leucographus	2,030325397	71,77803935
Sanguisorba_verrucosa	1,942909386	73,72094873
Plantago_lanceolata	1,879324549	75,60027328
Scleropoa_rigida	1,791222981	77,39149626
Convolvulus_arvensis	1,788085518	79,17958178
Euphorbia_helioscopia	1,510229299	80,68981108

D068.03_NF

11-20

Carduus_tenuiflorus	10,36057241	10,36057241
Knautia_hybrida	9,623584438	19,98415685
Pinus_halepensis	9,420543875	29,40470072
Scabiosa_atropurpurea	6,741895261	36,14659598
Crepis_sancta	4,627647975	40,77424396
Bromus_madritensis	4,613447712	45,38769167
Cornus_sanguinea	4,518072289	49,90576396
Sanguisorba_verrucosa	3,431586462	53,33735042
Brachypodium_phoenicoides	2,802061009	56,13941143
Tordylium_maximum	2,713168985	58,85258042
Urospermum_picroides	2,641434915	61,49401533
Crepis_foetida	2,632275272	64,1262906
Crepis_vesicaria_subsp_taraxacifolia	2,470176412	66,59646702
Geranium_molle	2,366990811	68,96345783
Acer_monspessulanum	2,195836044	71,15929387
Valerianella_locusta	2,172950406	73,33224428
Sherardia_arvensis	2,01612442	75,3483687
Medicago_sativa	2,011123523	77,35949222
Foeniculum_vulgare	1,481207316	78,84069954
Sonchus_oleaceus	1,458074363	80,2987739

D986.06_F		11-20
Avena_barbata	15,5661359	15,5661359
Scandix_pecten.veneris	14,65051644	30,21665234
Plantago_lanceolata	8,620101756	38,8367541
Scabiosa_atropurpurea	7,947934466	46,78468856
Poa_pratensis	6,785205636	53,5698942
Crupina_vulgaris	6,134136234	59,70403043
Bromus_madritensis	5,822043518	65,52607395
Knautia_hybrida	3,525055312	69,05112926
Crepis_sancta	3,467725176	72,51885444
Crepis_vesicaria_subsp_taraxacifolia	3,035265975	75,55412041
Hypericum_perforatum	2,970176662	78,52429708
Bromus_erectus	2,622661506	81,14695858
D986.06_NF		11-20
Agropyron_campestre	21,62734197	21,62734197
Rhamnus_alaternus	14,4711028	36,09844477
Pinus_halepensis	8,839338137	44,93778291
Scandix_pecten.veneris	6,99603194	51,93381485
Crepis_sancta	6,672011393	58,60582624
Festuca_rubra	5,814496037	64,42032228
Hypericum_perforatum	5,667515473	70,08783775
Phillyrea_latifolia	5,661067731	75,74890548
Tordylium_maximum	4,923923375	80,67282886
D986.02_F		21-30
Dactylis_glomerata	20,48921832	20,48921832
Bituminaria_bituminosa	19,80567737	40,29489569
Tyrimnus_leucographus	9,460841375	49,75573707
Scabiosa_atropurpurea	7,654131196	57,40986826
Bromus_madritensis	5,125788751	62,53565701
Aegilops_ovata	4,919940103	67,45559712
Thymus_vulgaris	4,385826233	71,84142335
Spartium_junceum	3,134609034	74,97603238
Sanguisorba_verrucosa	2,808080882	77,78411326
Scleropoa_rigida	2,337777471	80,12189074
D986.02_NF		21-30
Phillyrea_angustifolia	20,83323523	20,83323523
Dactylis_glomerata	11,51294528	32,34618051
Coronilla_valentina_subsp_glauca	8,538654067	40,88483458
Scabiosa_atropurpurea	5,113391411	45,99822599
Rubia_peregrina	5,10620915	51,10443514
Asparagus_acutifolius	4,324934841	55,42936998
Calamintha_nepeta	4,194507462	59,62387744
Rumex_scutatus	3,692271271	63,31614871

<i>Pyrus_spinosa</i>	2,941176471	66,25732518
<i>Reichardia_picroides</i>	2,90995723	69,16728241
<i>Picris_hieracioides</i>	2,432502216	71,59978463
<i>Knautia_hybrida</i>	2,218922913	73,81870754
<i>Agrostis_capilaris</i>	1,956232796	75,77494034
<i>Foeniculum_vulgare</i>	1,725517286	77,50045762
<i>Oloptum_miliaceum</i>	1,542061856	79,04251948
<i>Sanguisorba_verrucosa</i>	1,316121848	80,35864133

D986.03_F

21-30

<i>Scandix_pecten.veneris</i>	18,23333466	18,23333466
<i>Medicago_sativa</i>	11,06313621	29,29647087
<i>Althaea_cannabina</i>	9,489872451	38,78634332
<i>Plantago_lanceolata</i>	6,135375059	44,92171838
<i>Calamintha_nepeta</i>	5,83259896	50,75431734
<i>Crupina_vulgaris</i>	5,540648964	56,2949663
<i>Scabiosa_atropurpurea</i>	4,984230884	61,27919719
<i>Bromus_erectus</i>	2,715116953	63,99431414
<i>Picris_hieracioides</i>	2,404199315	66,39851346
<i>Festuca_rubra</i>	2,344582756	68,74309621
<i>Podospermum_laciniatum</i>	2,080450214	70,82354643
<i>Avena_barbata</i>	1,924073081	72,74761951
<i>Silene_vulgaris</i>	1,727799277	74,47541878
<i>Dactylis_glomerata</i>	1,631619487	76,10703827
<i>Crepis_vesicaria_subsp_taraxacifolia</i>	1,430208577	77,53724685
<i>Bromus_madritensis</i>	1,376769342	78,91401619
<i>Convolvulus_arvensis</i>	1,169483456	80,08349965

D986.03_NF

21-30

<i>Rubus_fruticosus</i>	78,57127235	78,57127235
<i>Rosa_canina</i>	5,08210448	83,65337683

D986.04_F

21-30

<i>Picris_hieracioides</i>	9,663673524	9,663673524
<i>Scabiosa_atropurpurea</i>	8,175605085	17,83927861
<i>Dactylis_glomerata</i>	6,134363651	23,97364226
<i>Avena_barbata</i>	5,496492697	29,47013496
<i>Trifolium_stellatum</i>	4,912766842	34,3829018
<i>Trifolium_campestre</i>	4,761825938	39,14472774
<i>Reichardia_picroides</i>	4,336238927	43,48096666
<i>Calamintha_nepeta</i>	4,216321157	47,69728782
<i>Plantago_lanceolata</i>	3,214377205	50,91166503
<i>Aegilops_ovata</i>	2,91995236	53,83161739
<i>Medicago_sativa</i>	2,603256079	56,43487347
<i>Daucus_carota</i>	1,971577952	58,40645142
<i>Sedum_sediforme</i>	1,966497767	60,37294918
<i>Bromus_rubens</i>	1,906983937	62,27993312
<i>Foeniculum_vulgare</i>	1,904293561	64,18422668

Crepis_vesicaria_subsp_taraxacifolia	1,853405612	66,03763229
Sanguisorba_verrucosa	1,755416177	67,79304847
Vulpia_myuros	1,692832145	69,48588062
Thymus_vulgaris	1,612104569	71,09798519
Trifolium_tenuifolium	1,532551559	72,63053674
Vulpia_ciliata	1,496255012	74,12679176
Lolium_perenne	1,322119741	75,4489115
Torilis_nodosa	1,225813211	76,67472471
Geranium_molle	1,066983897	77,74170861
Bromus_erectus	1,054839726	78,79654833
Alyssum_alyssoides	1,051407551	79,84795588
Crepis_foetida	1,050515318	80,8984712
<hr/>		
D986.04_NF		21-30
Clematis_vitalba	45,4666841	45,4666841
Quercus_ilex	19,16567368	64,63235778
Brachypodium_phoenicoides	15,09718849	79,72954627
Rubia_peregrina	5,361932638	85,09147891
<hr/>		
D017.01_F		31-40
Bromus_erectus	15,18485907	15,18485907
Coriaria_myrtifolia	12,85671919	28,04157826
Rosmarinus_officinalis	12,58640225	40,62798051
Brachypodium_retusum	10,90478659	51,5327671
Clematis_vitalba	10,14060728	61,67337438
Dorycnium_pentaphyllum	7,41219328	69,08556766
Thymus_vulgaris	7,108526741	76,1940944
Brachypodium_phoenicoides	4,38155296	80,57564736
<hr/>		
D017.01_NF		31-40
Rosmarinus_officinalis	27,25744893	27,25744893
Coriaria_myrtifolia	12,63699694	39,89444587
Thymus_vulgaris	11,39886486	51,29331073
Fumana_ericoides	9,832072222	61,12538295
Brachypodium_retusum	8,346974373	69,47235733
Genista_scorpius	6,976455046	76,44881237
Quercus_pubescens	6,28375231	82,73256468
<hr/>		
D017.02_F		31-40
Brachypodium_retusum	13,85080614	13,85080614
Rosmarinus_officinalis	13,38411265	27,23491879
Ulmus_minor	12,38809272	39,62301151
Prunus_spinosa	11,1095372	50,73254871
Quercus_pubescens	10,27157114	61,00411985
Convolvulus_cantabrica	8,470108772	69,47422862
Thymus_vulgaris	5,143711427	74,61794005
Festuca_rubra	4,183427732	78,80136778
Carex_flacca	3,310560054	82,11192784

D017.02_NF		31-40
Quercus_coccifera	30,91982591	30,91982591
Pinus_halepensis	25,03679986	55,95662577
Brachypodium_retusum	19,02827782	74,98490359
Ulmus_minor	6,781103193	81,76600678
D032.01_F		31-40
Dactylis_glomerata	21,57688676	21,57688676
Plantago_lanceolata	19,23674891	40,81363567
Bituminaria_bituminosa	13,86842295	54,68205862
Bromus_erectus	7,836532933	62,51859155
Galium_album	4,96641977	67,48501132
Foeniculum_vulgare	4,27667484	71,76168616
Rubus_fruticosus	3,337278321	75,09896448
Scabiosa_atropurpurea	3,207104818	78,3060693
Sherardia_arvensis	2,822628709	81,12869801
D032.01_NF		31-40
Rubus_fruticosus	41,59510718	41,59510718
Thymus_vulgaris	26,31303062	67,9081378
Dactylis_glomerata	6,618877409	74,52701521
Asparagus_acutifolius	4,615427891	79,1424431
Pistacia_terebinthus	4,596147347	83,73859045
D986E1.01_F		>40
Thymus_vulgaris	25,23671354	25,23671354
Fumana_thymifolia	25,11729659	50,35401013
Brachypodium_retusum	15,34699294	65,70100307
Brachypodium_phoenicoides	10,6389973	76,34000037
Helianthemum_appeninum	3,419494035	79,75949441
Leontodon_tuberosus	2,578861086	82,33835549
D986E1.01_NF		>40
Brachypodium_retusum	26,31527219	26,31527219
Phillyrea_angustifolia	23,71173508	50,02700727
Fumana_thymifolia	7,106743212	57,13375048
Thymus_vulgaris	6,667587294	63,80133778
Sedum_sediforme	4,889514339	68,69085212
Convolvulus_cantabrica	3,689673441	72,38052556
Dorycnium_pentaphyllum	3,640715012	76,02124057
Eryngium_campestre	2,811186833	78,8324274
Rubia_peregrina	2,795575537	81,62800294
D032.02_F		>40
Quercus_ilex	46,29643795	46,29643795
Brachypodium_retusum	13,97570419	60,27214214

Aphyllanthes_monspeliensis	11,63079451	71,90293665
Fumana_ericoides	5,932256518	77,83519317
Dorycnium_pentaphyllum	5,203466532	83,0386597
D032.02_NF		>40
Quercus_ilex	58,3323474	58,3323474
Smilax_aspera	13,35240673	71,68475413
Juniperus_oxycedrus	13,30048342	84,98523755
D017.03_F		>40
Brachypodium_retusum	22,92646297	22,92646297
Ulmus_minor	15,66558693	38,5920499
Convolvulus_cantabrica	13,09548521	51,68753511
Bromus_rubens	6,413345019	58,10088013
Brachypodium_phoenicoides	5,656782978	63,75766311
Sedum_sediforme	3,73663062	67,49429373
Clematis_vitalba	3,590896827	71,08519055
Alyssum_alyssoides	2,532408959	73,61759951
Carex_flacca	2,097286428	75,71488594
Avena_barbata	2,06528832	77,78017426
Bituminaria_bituminosa	2,001133024	79,78130729
Crepis_foetida	1,968720934	81,75002822
D017.03_NF		>40
Brachypodium_retusum	29,08299238	29,08299238
Ulmus_minor	13,68725302	42,7702454
Convolvulus_cantabrica	7,794152089	50,56439749
Quercus_coccifera	6,331348329	56,89574582
Cephalaria_leucantha	5,997293282	62,8930391
Carex_flacca	5,923662172	68,81670127
Dactylis_glomerata	4,757128593	73,57382987
Brachypodium_phoenicoides	4,493836993	78,06766686
Sedum_sediforme	3,732315327	81,79998219

Discussion générale et conclusions

Apport de l'architecture pour la compréhension des formes de croissance

L'un des points principaux de notre étude a été d'effectuer des recherches sur l'architecture et le mode de développement de plantes appartenant à diverses formes de croissance. A l'origine nous savions que la notion de modèle architectural était applicable à l'ensemble des spermaphytes mais nous ignorions si les autres concepts découverts ultérieurement pouvaient rendre compte de l'organisation et du développement des formes de croissance autres que les arbres. Dans la limite des formes que nous avons pu analyser, il semble que ce soit bien le cas. Quelle que soit la forme de croissance, à l'instar de ce qui avait été montré chez les arbres (Edelin, 1984 ; Barthelemy et Caraglio, 2007), leur ontogénèse débute systématiquement par la mise en place d'une unité architecturale, se poursuit par l'expression de la réitération séquentielle, partielle puis totale. A n'importe quel stade de son développement l'organisme peut également réitérer de façon différée à partir de bourgeons latents s'il subit un stress. Ces résultats suggèrent que chez les plantes à graines il existe une séquence ontogénique fondamentale et unique et que chaque forme de croissance n'en serait qu'une expression particulière différant l'une de l'autre par la structure interne et externe de leurs organes et par la durée relative des phases de leur développement. Cette idée évoque celle développée dans la théorie de la métamorphose qui a conduit Goethe (1790) et Troll (1937) à émettre l'hypothèse de l'existence d'une "plante fondamentale" unique (die Urpflanze), archétype de toutes les plantes. Mais à la différence de cette théorie, nous constatons ici non pas de l'existence d'une plante abstraite archétypale mais de règles d'organisation communes reposant sur des processus morphogénétiques précis et étudiables expérimentalement (Nozeran, 1984).

Si les formes de croissance peuvent être considérées comme de simples différenciations morphologiques d'une architecture fondamentale unique, il doit être possible de les définir à partir de ces seuls critères. Ce travail, ébauché par Troll (1937) et Rauh (1937, 1939, 1950), reste encore à faire et nous pensons que, par rapport à l'approche ponctuelle de ces auteurs, notre étude donne un cadre général particulièrement propice à cette démarche. Son objectivité permettrait de sortir de l'ornière des descriptions contextuelles qui dominent encore l'étude des formes de croissance et rendent les classifications artificielles et peu utilisables. Comme nous l'avons indiqué dans le premier chapitre, les recherches sur les formes de croissance ont abouti à des systèmes relativement développés dans lesquels les plantes ont été divisées en catégories de plus en plus nombreuses. Cette prolifération de formes de croissance rend ces classifications d'une part difficiles à utiliser sur le terrain et d'autre part souvent inutilisables dans les études en écologie, car les critères de discrimination sont hétérogènes au sein d'un même système de classement (forme, durée de vie, physiologie, etc.) et variables selon les auteurs. C'est d'ailleurs vraisemblablement une des raisons principales du succès de l'utilisation de la classification de Raunkiaer, qui est la seule encore à ce jour dont les classes de premier ordre permettent de caractériser l'ensemble des spermaphytes sur la base d'un critère unique, précis et simple à observer. Il est intéressant de noter que seules ces classes sont communément utilisées dans les analyses en écologie et en évolution (Cornelissen et al., 2003 ; Perez-Harguindeguy et al., 2013). Cependant les résultats apportés par les études morphologiques et architecturales sur les formes de croissance montrent que la prise en compte d'un caractère unique et arbitraire comme la position des bourgeons de renouvellement n'est pas suffisant pour résumer les adaptations des formes de croissance à leur milieu, et que ce n'est peut-être pas le point d'entrée le plus pertinent, notamment pour rendre compte de l'écologie en région tropicale (Aubréville, 1963 ; Trochain, 1966). Comme nous avons pu le voir dans le premier chapitre, il apparaît que la localisation des réserves hydriques,

carbonées ou azotées, la durée de phases de l'ontogénèse, la capacité à accéder à un niveau d'organisation supérieur ou encore la taille des entre-nœuds de l'axe principal sont des caractères que l'on peut d'une part mesurer de manière pertinente et objective entre les différentes formes de croissance et qui d'autre part ressortent comme des éléments permettant de délimiter les grandes catégories de plantes. L'analyse des traits architecturaux sur les talus suggèrent que la somme de quelques traits du système ramifié peuvent également contribuer à la délimitation de groupes de plantes sur la base de leur réponse aux gradients environnementaux. Bien que ces pistes de traits à analyser paraissent prometteuses, la hiérarchisation de ces caractères dans un système logique reste la tâche la plus complexe du problème. Cette hiérarchisation, s'il doit y en avoir une, ne peut être faite qu'à partir de la synthèse de l'étude de ces caractères sur un échantillon d'espèces suffisamment divers et représentatif des végétations du globe, mais il semble que les caractères objectifs issus de l'analyse morphologique des systèmes ramifiés soient des éléments centraux de toute classification des formes végétales.

La réitération comme moteur de l'évolution des formes végétales ?

Depuis sa définition, la réitération est identifiée comme étant le processus principal permettant aux plantes de moduler leur forme en fonction des différentes perturbations environnementales qu'elles rencontrent au cours de leur développement (Oldeman, 1974 ; Hallé et al., 1978 ; Edelin, 1984 ; Ishii, 2004, Barthélémy et Caraglio, 2007 ; Ishii et al., 2007). Bien que ce processus ne soit pas le seul impliqué dans la définition de la forme de l'individu, comme nous avons pu le montrer à travers nos descriptions et comme le montre aussi clairement l'existence de modèles architecturaux, ce processus semble en revanche être le cœur des innovations structurales et la clé de la longévité chez les plantes supérieures. Ce constat nous amène à nous questionner sur les raisons probables qui expliqueraient que la réitération soit particulièrement impliquée dans les relations entre la forme de croissance et le milieu. Les différentes descriptions des formes de croissance que nous avons réalisées au cours de nos travaux nous permettent de mettre en évidence qu'il existe différents niveaux d'intégration de la réitération au sein du système ramifié de la plante entière. Nous avons pu constater que la réitération totale différée était généralement peu intégrée au système ramifié, dans la mesure où elle sort de la hiérarchie du système ramifié existant imposant la différenciation morphologique des axes d'ordre supérieur et reproduit l'ensemble de la séquence de développement de l'espèce, y compris les stades juvéniles. Nos résultats montrent que ce type de réitération apparaît dans un cadre spatio-temporel particulier, comme nous avons pu le voir chez *Asphodelus cerasiferus* ou *Ruscus aculeatus* par exemple, à partir d'un bourgeon latent lorsqu'une partie ou la plante dans son ensemble rencontre des difficultés au cours de son développement et que l'équilibre des corrélations entre les méristèmes est perturbé. Ces difficultés se traduisent chez ces deux espèces par un isolement physique et trophique des méristèmes latents qui donnent naissance aux réitérats différés du reste de la plante. Lorsque les méristèmes latents sortent du réseau de corrélations de la plante ou l'une de ses parties qui lie les méristèmes séquentiels entre eux, ils sont capables de reprendre la séquence de développement de l'espèce intégralement et de se développer comme des plantes. Ces résultats suggèrent que pour pouvoir produire des systèmes ramifiés innovants au sein de la structure déjà existante, il soit nécessaire que les méristèmes donnant naissance à ces réitérats sortent de la hiérarchie instaurée initialement et qu'une perturbation trophique ou physiologique soit nécessaire pour pouvoir justement en sortir. A travers la réitération différée la plante peut donc en quelque sorte reprendre l'intégralité de son développement en bénéficiant des ressources accumulées par le système ramifié déjà en place, et ainsi de permettre la régénération du système ramifié et de prolonger la durée de son existence. Nos analyses nous ont permis de voir que chez les taxons lianescents comme *Hedera helix* et *Bauhinia*

guianensis, la répétition différée peut jouer un rôle majeur dans la construction de la "couronne" des individus, bien que ne faisant pas partie du développement séquentiel. Il est possible de retrouver chez ces espèces des répétitions différées non plus seulement à la base de la plante et des différentes unités architecturales, mais beaucoup plus haut dans ces structures. A titre d'hypothèse on peut se demander si l'accession à des niveaux d'organisation supérieurs ne proviendrait pas de l'intégration de répétitions différées au développement séquentiel lors de l'évolution des taxons. Si cette hypothèse se vérifiait, cela pourrait apporter des éléments d'explication permettant de comprendre pourquoi ce sont les niveaux d'organisation les plus intégrateurs qui sont les plus plastiques et qui ont donc une importance particulière dans les réponses aux variations des conditions environnementales (Charles-Dominique et al., 2010, 2012). Cette hypothèse pourrait être vérifiée en analysant l'expression de modalités de la répétition au sein d'un groupe taxonomique robuste d'un point de vue phylogénique et suffisamment large comme un genre (par exemple : *Thymus* L.) ou une famille (par exemple : Fabaceae Lindl.)

Une unité architecturale adaptée pour survivre à la fauche

La fauche rase que l'on observe sur les talus est une contrainte si forte que la réponse des plantes ne peut pas être graduelle. Nos résultats ne mettent pas en évidence de traits relatifs à la régénération de la plante entière comme élément central de la réponse des plantes à la fauche. En effet, l'essentiel des plantes vivant sur les talus routiers sont capables de régénérer leur structure à travers la répétition différée, à tel point que ce trait ne permet pas de différencier les plantes des zones fauchées de celles des zones non-fauchées. Nous nous attendions pourtant à ce que les stratégies de régénération soient significativement plus représentées dans les zones fauchées car de nombreuses études ont montré l'implication de ces traits dans les réponses à la fauche et à l'herbivorie (Klimes et al., 1997 ; Bond et Midgley, 2001 ; Klimesova et al., 2008). Il n'est pas étonnant que les plantes méditerranéennes présentent ce genre d'adaptation en raison de la dynamique de feux qui régit ces écosystèmes en conditions naturelles et de son exploitation par l'homme. Ces plantes (y compris les plantes herbacées et suffrutescentes) présentent pour la plupart les capacités à régénérer leur structure après les traumatismes fréquents qu'elles subissent, que l'on peut interpréter comme adaptation à ces perturbations récurrentes (Bond et Midgley, 2003 ; Klimesova et Klimes, 2003 ; Pausas et al., 2014 ; Charles-Dominique et al., 2015). Il est compréhensible que l'on ne puisse pas les discriminer sur ces critères de résistance. En revanche nos résultats montrent que ce sont les traits relatifs à l'organisation de l'unité architecturale qui augmentent la performance des espèces vivant dans les zones fauchées. En effet, ce sont les plantes ayant les unités architecturales les plus simples qui ont une meilleure performance face à la fauche sur les talus que nous avons étudiés. L'unité architecturale est un caractère très stable qui est caractéristique des espèces et qui ne répond pas qualitativement à l'environnement (Edelin, 1977, 1984 ; Barthélémy, 1991 ; Barthélémy et Caraglio, 2007 ; Charles-Dominique et al., 2010, 2012). Elle est l'unité de base de la structure que l'espèce est capable de produire pour se développer. Les traits associés au traitement de fauche (axes longs autoportants, portant la floraison et dépourvus de rameaux courts, pas d'organisation autour d'un axe principal) ne sont donc pas variables au sein d'une espèce ce qui explique en partie les différences de composition floristique entre les communautés des zones fauchées et non fauchées révélées par notre analyse et confirmées par les travaux de Diane Bouchet (2016). La fauche apparaît donc comme un filtre environnemental qui n'est pas permissif aux espèces ayant une unité architecturale relativement complexe dans laquelle les différentes fonctions sont réparties au sein des différentes catégories d'axes. Les plantes qui passent ce filtre ont une architecture caractérisée par une absence de hiérarchie et de différenciation au sein du système ramifié qui est alors constitué uniquement par des axes longs (qui ne sont pas nécessairement complètement aériens) qualitativement équivalents et qui assurent l'ensemble

des fonctions nécessaires à la survie de l'individu (enracinement, assimilation hydrique et carbonée, floraison). La simplicité de l'unité architecturale permet aux individus de mettre en place un système intégralement opérationnel très rapidement comme chez *Scleropoa rigida* ou *Crepis foetida*, à la différence de ce que l'on peut observer chez des buissons comme *R. aculeatus* par exemple, qui eux aussi ont une architecture basée sur la répétition de complexe ramifiés autonomes mais qui ont une unité architecturale plus complexe et qui ne figurent pas dans les communautés des zones fauchées. Nos résultats suggèrent donc que la simplicité de l'unité architecturale est un trait qui a pu être sélectionné dans un contexte d'herbivorie ou de feux intenses et qui permet à certaines espèce de mieux réussir face à la contrainte importante et redondante de la fauche sur les talus routiers. Bien que les organes souterrains soient réputés pour contribuer activement à la survie et à la performance des espèces en zones perturbées (Cornelissen et al., 2003 ; Perez-Harguindeguy et al., 2013), la nature de l'unité architecturale et les niveaux de différenciation morphologique au sein du système ramifié sont des éléments à ne pas négliger lorsque l'on souhaite comprendre les capacités de survie des espèces, comme l'illustre notre dernier exemple.

Propagation végétative, architecture, et ontogénèse

Dans l'analyse des réponses des communautés de talus aux gradients environnementaux, nous avons considéré les structures de propagation végétative dans un sens large, et nous avons interprété leur présence comme un marqueur des stratégies d'exploration latérale, permettant aux espèces d'élargir latéralement leur "couronne". Cependant, ce n'est pas la seule stratégie dans laquelle elle entre en jeu. La propagation végétative est également connue pour être impliquée dans les stratégies de survie et de régénération chez les plantes à « croissance clonale » (Klimes et al., 1997 ; Klimesova et Klimes, 2007, 2008 ; Klimesova et al., 2008 ; Perez-Harguindeguy et al., 2013). Les plantes à croissance clonale ont une croissance modulaire impliquant la duplication d'unités végétatives identiques appelées « ramets » (Harper, 1977) qui peuvent devenir indépendant et dont la somme constitue l'individu génétique appelé « genet » (Harper et White 1974; Kays et Harper 1974; Harper 1977 ; Eckert, 1999). Il est communément admis que ce mode de développement permet à la plante de se « reproduire végétativement » (Eckert, 1999 ; Fischer et van Kleunen, 2001) et ainsi constituer des banques de bourgeons qui peuvent être mobilisés pour créer de nouveaux clones de manière quasiment illimitée (Cornelissen et al., 2003 ; Perez-Harguindeguy, 2013). Il est assez évident de comprendre que l'autonomie des modules confère des propriétés de persistance remarquables permettant aux individus de résister aux perturbations de l'environnement par leur répartition spatiale. En revanche, la contribution de ces modules à la régénération de l'individu par « reproduction végétative » apparaît beaucoup moins évidente. L'analyse de l'architecture des plantes herbacées pérennes (*A. cerasiferus*) et les buissons non ligneux (*R. aculeatus*) que l'on pourrait classer dans les plantes à croissance clonale, met en évidence que les propriétés des modules produits de manière séquentielle par ces espèces diffèrent selon le stade ontogénique auquel ils se trouvent et que leur individualisation ne contribue pas nécessairement à la régénération de la structure de l'individu malgré la fragmentation de l'individu. Ces résultats indiquent que la fonction de régénération n'est pas assurée systématiquement de manière homogène par les modules (« clones ») et qu'il est incorrect de parler de « reproduction végétative ». Chez ces espèces, malgré la dégradation des parties les plus anciennes et l'individualisation des parties les plus récentes du système ramifié, les modules devenus « autonomes » ne reproduisent pas l'ensemble du schéma de développement de l'organisme. Leurs méristèmes poursuivent l'expression du mouvement morphogénétique (Nozeran, 1986) du niveau d'organisation auquel ils appartenaient avant la dégradation des parties les plus anciennes et continuent l'ontogénèse séquentielle de l'individu, dont ils ne représentent en général qu'une partie. Ce n'est que dans le cas de la formation de réitérats totaux

différés, reproduisant l'ensemble des étapes de l'ontogénèse de l'espèce, y compris les étapes juvéniles, que l'on constate l'apparition d'authentiques clones autonomes. Il apparaît donc que les modules mis en place séquentiellement sont issus d'un processus de ramification classique, et ne sont pas des clones indépendants régénérant la structure de l'individu initial. L'apparition de réitérats différés seulement à partir des modules les plus anciens, ou ayant subi un traumatisme chez *A. cerasiferus* et *R. aculeatus*, témoigne de l'intégration des différents modules (ramets) au sein de l'individu (genet) malgré la fragmentation de son système ramifié. Ces faits font ressortir que si l'on souhaite considérer les structures de propagation végétative comme des propriétés de régénération des plantes, il est important de considérer le stade ontogénique de la structure que l'on observe pour en déduire ses propriétés. Cette considération est d'autant plus importante dans les études écologiques que les propriétés génératives des modules varient au cours de l'ontogénèse des individus (Rabotnov, 1950 ; Edelin, 1984 ; Gatsuk et al., 1998 ; Komarov et al., 2003 ; Barthelemy et Caraglio, 2007) ainsi que leur rôle au sein de la dynamique de la population (Komarov et al., 2003). Cela nous permet de relever la pertinence de la prise en compte de l'ontogénèse lors de la mesure de traits afin de mieux comprendre les processus impliqués dans la performance des individus dans les communautés.

Ontogénèse et écologie fonctionnelle

Nous avons pu voir à travers les différentes descriptions architecturales que nous avons faites que les propriétés des axes qui composent la structure des plantes varient au cours de l'ontogénèse et leur permettent d'interagir de manière différente avec leur environnement au cours de leur vie. De la graine à l'adulte, la plante répond de manières différentes aux contraintes des microenvironnements qu'elle occupe successivement (Miriti, 2006 ; Poorter, 2007). La prise en compte de ces différences fonctionnelles au cours de l'ontogénèse peut permettre de comprendre les stratégies écologiques des espèces (Grubb, 1977 ; Miriti, 2006 ; Poorter, 2007 ; Massad, 2013 ; Charles-Dominique et al., 2015). Les protocoles de mesure sur les traits fonctionnels (Cornelissen et al., 2003 ; Perez-Harguindeguy et al., 2013) recommandent encore la prise de mesure sur des individus matures alors que la prise en compte de cette variation intraindividuelle des valeurs de traits peut-être fondamentale pour comprendre le fonctionnement des communautés. Les deux méthodes les plus développées pour discrétiser l'ontogénèse sont celles développées par les écologues russes (Rabotnov, 1950, Uranov, 1975 ; Gatsuk et al., 1998 ; Zhukova, 2001 ; Zhukova et Glotov, 2001 ; Komarov, 2003) et la méthode architecturale (Barthélémy et Caraglio, 2007). Ces méthodes permettent de caractériser de manière relativement précise les individus observés sur le terrain. Cependant ces traits n'avaient jamais fait l'objet d'un test à l'échelle des communautés et nous avons fait une tentative pour les intégrer dans l'analyse des réponses aux gradients environnementaux des communautés de talus. Après avoir effectué l'analyse architecturale des espèces que nous avons étudiées dans le détail, le nombre d'ordres d'axes s'est présenté comme un bon indicateur pour caractériser leur ontogénèse. Lorsque la séquence ontogénique est connue, il est possible, même pour les plantes qui se fragmentent, de déterminer leur état ontogénique à partir de caractères morphologiques du système ramifié aérien des modules les plus récents. Cependant la mesure de ce trait sur des plantes dont l'ontogénèse n'est pas connue et qui ont un appareil végétatif qui se fragmente comme des géophytes et les héli-cryptophytes est très difficilement réalisable sur le terrain. Les marqueurs morphologiques de l'appareil aérien que nous avons mis en évidence se sont avérés trop spécifiques (car ce sont des différences quantitatives relatives) pour pouvoir déterminer avec une précision acceptable le stade ontogénique d'un individu d'une espèce dont l'architecture n'est pas connue sans devoir le déterrer. Pour ne citer que quelques exemples d'espèces dont le stade ontogénique est particulièrement complexe à évaluer, nous pensons particulièrement à *Anacamptis pyramidalis*, *Quercus coccifera*, *Rubia peregrina*, ou encore *Brachypodium*

retusum, *Achillea millefolium* ou *Plantago lanceolata*. Nous nous sommes donc trouvé dans l'incapacité de mesurer le stade ontogénique de chaque individu de manière homogène au sein des différentes formes de croissance que l'on trouve dans les milieux ouverts méditerranéens, et de caractériser l'ontogénèse des individus de manière opérationnelle sur le terrain. Nous avons donc limité la caractérisation du nombre d'ordres d'axes à ceux de l'appareil végétatif aérien et nous avons modifié les hypothèses que nous placions derrière ce trait pour le considérer comme un marqueur de l'exploration de l'espace aérien plutôt que comme un marqueur de l'ontogénèse de l'individu mesuré. Il n'était pas évident d'anticiper cette limite avant d'en faire l'expérience sur le terrain, car nous ne disposions que d'une faible quantité d'informations sur les séquences de développement des formes de croissance non-arborescentes. Les travaux des écologues et botanistes russes sont les plus avancés sur le sujet et ils disposent de plusieurs centaines d'espèces herbacées et ligneuses dont l'ontogénèse est complètement décrite, mais ces descriptions ne concernent majoritairement des plantes vivant dans les zones tempérées et boréales (Serebriakov, 1952 ; Nukhimovsky, 1997a, 1997b ; Zhukova, 2001 ; Komarov et al., 2003, Savinykh et Cheryomushkina, 2015). Si les critères de définition des stades ontogéniques sont discutables car définis sur des critères physiologiques et des proportions relatives, dont l'appréciation peut varier en fonction de l'observateur, leurs descriptions des ontogénèses n'en restent pas moins fidèles à la réalité et constituent une base de données précieuse sur laquelle il est possible de s'appuyer pour réaliser des analyses comparatives. La prise en compte de l'ontogénèse est un enjeu majeur pour comprendre le fonctionnement des plantes et la manière dont elles interagissent avec leur milieu au cours de leur vie et son intégration de manière objective ne semble pas être possible sans une meilleure connaissance de la biologie et de l'architecture des espèces qui peuplent les communautés que l'on souhaite étudier.

Perspectives pour l'étude des plantes herbacées pérennes et les petits ligneux

Les résultats que nous avons obtenus par l'étude des relations entre les traits architecturaux et le gradient de succession sur les talus routiers mettent en évidence l'existence de variations de la structure de la végétation avant la mise en place de la canopée des phanérophytes. Nous avons montré en étudiant les traits architecturaux que le fonctionnement d'une succession en milieu ouvert repose sur les mêmes mécanismes de fermeture du milieu qu'une succession forestière. Les plantes dominantes modifient progressivement l'environnement lumineux de la communauté à travers la mise en place de stratégies d'exploration verticale. Nos résultats montrent que la mise en place de telles stratégies écologiques est principalement liée aux propriétés d'organisation des espèces comme notamment l'expression d'une hiérarchie forte au sein du système ramifié et la capacité à répéter leur unité architecturale de façon acrotone. L'augmentation de la hiérarchie au sein du système ramifié se traduit par une complexification de l'unité architecturale, c'est-à-dire une augmentation du nombre de catégories d'axes (Edelin, 1977, 1984, Barthélémy et Caraglio, 2007). Cette complexification est intimement liée à la pérennisation d'un axe qui assure le rôle d'intégration au sein de la structure. L'exploration et la colonisation de l'espace disponible au-dessus de la strate herbacée se fait à travers une succession de modules qui dérivent les uns des autres par répétition apicale et qui constituent l'axe principal. Ces résultats montrent que les variations de la structure de la végétation se produisent dès la mise en place des plantes herbacées, avant l'installation des espèces ligneuses arborescentes et témoignent de l'importance de la prise en compte des plantes herbacées et suffrutescentes et des variations de leur architecture, pourtant souvent négligées dans l'étude de la végétation des milieux ouverts méditerranéens et tropicaux (Parr et al., 2014). Pourtant ces plantes représentent l'essentiel de la diversité spécifique des milieux ouverts (Weaver, 1958 ; Tikka et al., 2000) et particulièrement dans

les zones tropicales sèches (Uys et al., 2006 ; Parr et al., 2014 ; Bond et Zaloumis, 2016). Dans un contexte de recherche où la tendance est à la modélisation globale des écosystèmes, la compréhension de l'architecture de ces plantes en réponse aux gradients environnementaux et des moteurs de leur diversité dans les milieux ouverts sont des enjeux essentiels dont les apports peuvent être considérables à la vue de ce qu'ils ont apporté à la modélisation des écosystèmes forestiers naturels ou cultivés (Leroy et al., 2009 ; Guo et al., 2011, Griffon et de Coligny, 2014). Nous avons apporté à travers la mise en évidence de traits de l'appareil végétatif aérien, des premiers éléments pour la compréhension des réponses des plantes herbacées et suffrutescentes dans les milieux ouverts. Ces résultats pourraient être améliorés en intégrant de manière plus précise l'architecture de l'appareil végétatif souterrain, qui peut parfois représenter l'essentiel du système ramifié pérenne de ces espèces, comme le montrent les architectures d'*Asphodelus ceraciferus*, *Crepis foetida* et *Ruscus Aculeatus*.

Conclusions

Les questionnements auxquels nous avons essayé de répondre au cours de cette thèse nous ont permis de d'apporter de nouvelles connaissances sur l'architecture de formes de croissance non-arborescente telles que les plantes herbacées annuelles et pérennes, les plantes suffrutescentes et les lianes. A travers les descriptions d'espèces représentant ces formes de croissance, nous avons mis en évidence la pertinence et l'efficacité de l'utilisation des concepts architecturaux pour la description de leur système ramifié aérien et souterrain. Nous avons pu également constater que malgré une morphologie et des modalités de développement en apparence très différentes, elles partagent des règles d'organisation communes qui constituent un cadre propice à la poursuite des travaux de caractérisation des formes de croissance, qui pourrait à terme aboutir à révéler les liens existant entre elles et à en dresser leur classification naturelle. Les études que nous avons menées sur la variabilité des formes de croissance chez *Thymus vulgaris* et *Crepis foetida* ont permis de montrer les liens qui existent entre les traits architecturaux et cette variabilité. La réitération, qui joue un rôle essentiel dans ces variations, nous a poussé à nous questionner sur les implications de ce processus dans la définition des formes de croissance. Enfin, l'analyse architecturale nous a permis de mettre en évidence des traits facilement observables et facilement mesurables sur le terrain. Nous avons réalisé la première tentative d'application des traits architecturaux à l'étude des communautés végétales dans le cadre d'une étude portant sur les réponses des espèces aux gradients de succession et de fauche. Les résultats de cette tentative ont permis de constater à travers la combinaison de ces différents traits que la stratégie de résistance à la fauche ne dépendait pas des capacités de régénération, mais de la simplicité de l'unité architecturale des espèces. Ils nous ont également permis de montrer que la fermeture du milieu au cours de la succession, même en milieu ouvert, reposait sur la variabilité de l'architecture des espèces qui composent les communautés. Ces traits se sont révélés pertinents pour décrire la performance des espèces face aux gradients environnementaux des talus méditerranéens et facilement observables et mesurables *in situ*, ce qui en fait des « soft traits » à considérer si l'on souhaite comprendre la dynamique de cette végétation. La réussite de l'utilisation des traits architecturaux pour apporter de nouveaux éléments de compréhension du fonctionnement des communautés milieux ouverts nous encourage à vérifier leur pertinence dans la cadre d'autres communautés de milieux ouverts ou fermés. La mise en évidence de nouveaux traits architecturaux adaptés aux gradients environnementaux que l'on souhaite nécessite d'approfondir les études sur l'architecture des formes de croissance que nous connaissons encore mal, comme particulièrement les plantes aquatiques, les plantes herbacées et les plantes suffrutescentes. La méthode architecturale fournit les outils nécessaires à la caractérisation de la différenciation morphologique des axes et de leur organisation au cours de la vie de la plante qui sont

des éléments essentiels à prendre en compte pour pouvoir comprendre quels sont les mécanismes impliqués dans leur réponse à l'environnement.

Bibliographie

- AUBRÉVILLE, A. 1963. Classification des formes biologiques des plantes vasculaires en milieu tropical. *Adansonia* 3: 221-225.
- BARTHÉLÉMY, D. 1991. Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. *Acta Biotheoretica* 39: 309-323.
- BARTHÉLÉMY, D., AND Y. CARAGLIO. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* 99: 375-407.
- BOND, W. J., AND J. J. MIDGLEY. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 45-51.
- BOND, W., AND N. P. ZALOUMIS. 2016. The deforestation story: testing for anthropogenic origins of Africa's flammable grassy biomes. *Phil. Trans. R. Soc. B* 371: 20150170.
- BOUCHET, D. 2016. Succession écologique et influence de la fauche dans des communautés végétales de talus routiers en région méditerranéenne française. PhD, Université de Montpellier, Montpellier.
- CHARLES-DOMINIQUE, T., C. EDELIN, AND A. BOUCHARD. 2010. Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub of Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy. *Annals of Botany* 105: 205-220.
- CHARLES-DOMINIQUE, T., C. EDELIN, J. BRISSON, AND A. BOUCHARD. 2012. Architectural strategies of *Rhamnus cathartica* (Rhamnaceae) in relation to canopy openness. *Botany-Botanique* 90: 976-989.
- CHARLES-DOMINIQUE, T., C. EDELIN, A. BOUCHARD, P. LEGENDRE, AND J. BRISSON. 2015. Using intra-individual variation in shrub architecture to explain population cover. *Oikos* 124: 707-716.
- CORNELISSEN, J. H. C., S. LAVOREL, E. GARNIER, S. DIAZ, N. BUCHMANN, D. E. GURVICH, P. B. REICH, et al. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- ECKERT, C. G. 1999. Clonal plant research: proliferation, integration, but not much evolution. *American Journal of Botany* 86: 1649-1654.
- EDELIN, C. 1977. Image sur l'architecture des conifères. PhD Thesis, Université de Montpellier.
- EDELIN, C. 1984. L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale. PhD Thesis, Université de Montpellier.
- FISCHER, M., AND M. VAN KLEUNEN. 2001. On the evolution of clonal plant life histories. *Evolutionary Ecology* 15: 565-582.
- GATSUK, L. E., O. V. SMIRNOVA, L. I. VORONTZOVA, L. B. ZAUGOLNOVA, AND L. A. ZHUKOVA. 1998. Age states of plants of various growth forms - a review. *Journal of Ecology* 68: 675-696.
- GOETHE, J. W. V. 1790. Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären.
- GRIFFON, S., AND F. DE COLIGNY. 2014. AMAPstudio: An editing and simulation software suite for plants architecture modelling. *Ecological Modelling* 290: 3-10.
- GRUBB, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological reviews* 52: 107-145.
- GUO, Y., T. FOURCAUD, M. JAEGER, X. ZHANG, AND B. LI. 2011. Plant growth and architectural modelling and its applications. *Annals of Botany* 107: 723-727.
- HALLÉ, F., R. A. A. OLDEMAN, AND P. B. TOMLINSON. 1978. Tropical Trees and Forests. Masson, Paris.
- HARPER, J. L. 1977. Population biology of plants, 892. Academic Press, London.
- HARPER, J. L., AND J. WHITE. 1974. The Demography of Plants. *Annual review of Ecology and Systematics* 5: 419-463.
- ISHII, H. T., E. D. FORD, AND M. C. KENNEDY. 2007. Physiological and ecological implications of adaptive reiteration as a mechanism for crown maintenance and longevity. *Tree Physiology* 27: 455-462.
- ISHII, H. T., R. VAN PELT, G. G. PARKER, AND N. M. NADKARNI. 2004. Age-related development of canopy structure and its ecological functions. In M. L. A. H. Rinker. [ed.], Forest Canopies [2nd edition], 102-117. Academic Press, New York.

- KAYS, S., AND J. HARPER. 1974. The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *The Journal of Ecology*: 97-105.
- KLIMES, L., AND J. KLIMESOVA. 2007. Bud banks and their role in vegetative regeneration—a literature review and proposal for simple classification and assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8: 115-129.
- KLIMES, L., J. KLIMESOVA, R. HENDRICKS, AND J. VAN GROENENDAEL. 1997. Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. In H. De Kroon AND J. Van Groenendael [eds.], *The ecology and evolution of clonal plants*, 1-29. Backhuys Publishers Leiden.
- KLIMESOVA, J., AND L. KLIMES. 2008. Clonal growth diversity and bud banks of plants in the Czech flora: an evaluation using the CLO-PLA3 database. *Preslia* 80: 255-275.
- KLIMESOVA, J., V. LATZEL, F. DE BELLO, AND J. M. VAN GROENENDAEL. 2008. Plant functional traits in studies of vegetation changes in response to grazing and mowing: towards a use of more specific traits. *Preslia* 80: 245-253.
- KLIMEŠOVÁ, J., AND L. KLIMEŠ. 2003. Resprouting of herbs in disturbed habitats: is it adequately described by Bellingham–Sparrow's model? *Oikos* 103: 225-229.
- KOMAROV, A. S., M. M. PALENOVA, AND O. V. SMIRNOVA. 2003. The concept of discrete description of plant ontogenesis and cellular automata models of plant populations. *Ecological Modelling* 170: 427-439.
- L., H. J., AND W. J. 1974. The Demography of Plants. *Annual review of Ecology and Systematics* 5: 419-463.
- LEROY, C., S. SABATIER, N. S. WAHYUNI, J.-F. BARCZI, J. DAUZAT, M. LAURANS, AND D. AUCLAIR. 2009. Virtual trees and light capture: a method for optimizing agroforestry stand design. *Agroforestry systems* 77: 37-47.
- MASSAD, T. J. 2013. Ontogenetic differences of herbivory on woody and herbaceous plants: a meta-analysis demonstrating unique effects of herbivory on the young and the old, the slow and the fast. *Oecologia* 172: 1-10.
- MIRITI, M. N. 2006. Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology* 94: 973-979.
- NOZERAN, R. 1984. Integration of organismal development. In P. W. B. a. D. J. Carr [ed.], *Positional controls in plant development* Cambridge University Press, Cambridge [Cambridgeshire]
- NOZERAN, R. 1986. Le mouvement morphogénétique spécialement chez les végétaux supérieurs pérennes. Colloque international sur l'arbre, Montpellier: 415-430.
- NUKHIMOVSKY, E. L. 1997a. *Fundamental of biomorphology of spermous plants*. Vol. 1: Theory of biomorph organization. Naudra., Moscow.
- 1997b. *Fundamentals of biomorphology os spermous plants*. Vol.2 : Habit and growth forms in organization of biomorphs. Nedra, Moscow.
- OLDEMAN, R. 1974. *L'architecture de la forêt guyanaise*, vol. 73. ORSTOM, Paris.
- PARR, C. L., C. E. LEHMANN, W. J. BOND, W. A. HOFFMANN, AND A. N. ANDERSEN. 2014. Tropical grassy biomes: misunderstood, neglected, and under threat. *Trends in Ecology & Evolution* 29: 205-213.
- PAUSAS, J. G., AND J. E. KEELEY. 2014. Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone ecosystems. *New Phytologist* 204: 55-65.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N., S. DÍAZ, E. GARNIER, S. LAVOREL, H. POORTER, P. JAUREGUIBERRY, M. S. BRET-HARTE, et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167-234.
- POORTER, L. 2007. Are species adapted to their regeneration niche, adult niche, or both? *The American Naturalist* 169: 433-442.
- RABOTNOV, T. 1950. Problems in Analyzing the Composition of Populations for Phytocenological Purposes. *Problemy botaniki*: 465-482.
- RAUH, W. 1937. Die Bildung von Hypokotyl-und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen.(Dissertation) *Nova* 4: 395-553.
- RAUH, W. 1939. Über polsterförmigen Wuchs: ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der höheren Pflanzen. Kaiserlich Leopoldinisch-Carolinische Deutschen Akademie der Naturforscher.
- RAUH, W. 1950. *Morphologie der Nutzpflanzen*. Quelle und Meyer, Heidelberg.
- SAVINYKH, N., AND V. CHERYOMUSHKINA. 2015. Biomorphology: Current status and prospects.

- Contemporary Problems of Ecology* 8: 541-549.
- SEREBRIAKOV, I. 1962. Plant Ecological Morphology. *Moscow: Vyshaia Shkola*.
- TIKKA, P. M., P. S. KOSKI, R. A. KIVELÄ, AND M. T. KUITUNEN. 2000. Can grassland plant communities be preserved on road and railway verges? *Applied Vegetation Science* 3: 25-32.
- TROCHAIN, J.-L. 1966. Types biologiques chez les végétaux intertropicaux (Angiospermes). *Bulletin de la Société Botanique de France* 113: 187-196.
- TROLL, W. 1937. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen.
- URANOV, A. 1975. Age spectrum of the phytocoenopopulation as a function of time and energetic wave processes. *Biologicheskii Nauki* 2: 7-34.
- UYS, R. G., W. J. BOND, AND T. M. EVERSON. 2004. The effect of different fire regimes on plant diversity in southern African grasslands. *Biological Conservation* 118: 489-499.
- WEAVER, J. E. 1958. Classification of root systems of forbs of grassland and a consideration of their significance. *Ecology* 39: 393-401.
- ZHUKOVA, L. A. 2001. Diversity of ontogenetic pathways in plant populations. *Russian Journal of Ecology* 32: 151-158.
- ZHUKOVA, L. A., AND N. V. GLOTOV. 2001. Morphological polyvariance of ontogeny in natural plant populations. *Russian Journal of Developmental Biology* 32: 381-387.

Bibliographie générale

- ADZET, T., R. GRANGER, J. PASSET, AND R. SAN MARTIN. 1977. Le polymorphisme chimique dans le genre *Thymus*: sa Signification taxonomique. *Biochemical Systematics and Ecology* 5: 269-272.
- AMIOT, J., Y. SALMON, C. COLLIN, AND J. D. THOMPSON. 2005. Differential resistance to freezing and spatial distribution in a chemically polymorphic plant *Thymus vulgaris*. *Ecology Letters* 8: 370-377.
- ARBER, A. 1924. *Danae, Ruscus, and Semele*: a morphological study. *Annals of Botany* 38: 229-260.
- ARBONNIER, M. 2002. Arbres, arbustes et lianes des zones sèches d'Afrique de l'Ouest. Editions Quae.
- ATGER, C., AND C. EDELIN. 1994. Premières données sur l'architecture comparée des systèmes racinaires et caulinaires. *Canadian Journal of Botany* 72: 963-975.
- AUBRÉVILLE, A. 1963. Classification des formes biologiques des plantes vasculaires en milieu tropical. *Adansonia* 3: 221-225.
- BABCOCK, E. B. 1947. The Genus *Crepis*: II. University of California.
- BABCOCK, E. B., AND M. S. CAVE. 1938. A study of Intra- and Interspecific relations of *Crepis foetida* L. *Zeitschrift für Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* 75: 124-160.
- BARET, S., E. NICOLINI, T. LE BOURGEOIS, AND D. STRASBERG. 2003. Developmental patterns of the invasive bramble (*Rubus alceifolius* Poiret, Rosaceae) in Réunion Island: an architectural and morphometric analysis. *Annals of Botany* 91: 39-48.
- BARKMAN, J. J. 1988. New systems of plant growth forms and phenological plant types. In M. J. A. Werger, P. J. M. van der Aart, and H. J. During, Verhoeven, J.T. A., [eds.], *Plant Form And Vegetation Structure - Adaptation, plasticity and relations to herbivory*. SPB Publishing, The Hague.
- BARNOLA, P. 1970. Recherche sur le déterminisme de la basitonie chez le framboisier (*Rubus idaeus* L.). *Annales des Sciences naturelles, Botanique*, 12: 129-152.
- BARTHELEMY, D. 1989. Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales: le concept de floraison automatique, Université de Montpellier.
- BARTHÉLÉMY, D. 1991. Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. *Acta Biotheoretica* 39: 309-323.
- BARTHÉLÉMY, D., AND Y. CARAGLIO. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* 99: 375-407.
- BAZZAZ, F. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual review of Ecology and Systematics* 10: 351-371.
- BELL, A. D. 1979. The Hexagonal Branching Pattern of Rhizomes of *Alpinia speciosa* L. (Zingiberaceae). *Annals of Botany* 43: 209-223.
- BELL, A. D., AND P. B. TOMLINSON. 1980. Adaptive architecture in rhizomatous plants. *Botanical Journal of the Linnean Society* 80: 125-160.
- BOATWRIGHT, J. S. 2012. *Asphodelus fistulosus* (Asphodelaceae, Asphodeloideae), a new naturalised alien species from the West Coast of South Africa. *South African Journal of Botany* 79: 48-50.
- BOCHET, E., P. GARCÍA-FAYOS, AND J. TORMO. 2007. Road slope revegetation in semiarid mediterranean environments. part I: seed dispersal and spontaneous colonization. *Restoration Ecology* 15: 88-96.
- BOGLER, D. J., 2006. *Crepis*. Flora of North America, Provisional Publication. Flora of North America Association. 15 mai 2015. http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=250005011 Vol. 19, 20, 21. Pages 214, 216, 217, 219, 222, 223, 228.
- BOUCHET, D. 2016. Succession écologique et influence de la fauche dans des communautés végétales de talus routiers en région méditerranéenne française. PhD, Université de Montpellier, Montpellier.
- BOND, W. J., AND J. J. MIDGLEY. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 45-51.
- BOND, W., AND N. P. ZALOUMIS. 2016. The deforestation story: testing for anthropogenic origins of Africa's flammable grassy biomes. *Phil. Trans. R. Soc. B* 371: 20150170.
- BRADSHAW, A. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in genetics*

13: 115-155.

- BRÄUCHLER, C., H. MEIMBERG, AND G. HEUBL. 2010. Molecular phylogeny of Menthinae (Lamiaceae, Nepetoideae, Mentheae) – Taxonomy, biogeography and conflicts. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55: 501-523.
- BRIGGS, D. 1997. Plant variation and evolution. Cambridge University Press.
- BROWN, V. K., AND A. C. GANGE. 1989. Differential effects of above- and below-ground insect herbivory during early plant succession. *Oikos* 54: 67-76.
- BUCHENAU, F. 1864. Zur Morphologie von *Hedera helix*. *Botanische Zeitung* 22: 233-236.
- BUCHLOH, G. 1951. Symmetrie und Verzweigung der Lebermoose, 3-71. Springer-Verlag.
- CALOW, P. 1987. Towards a definition of functional ecology. *Functional Ecology* 1: 57-61.
- CANDOLLE, A. P. D. 1818. Regni vegetabilis systema naturale.
- CHARLES-DOMINIQUE, T., C. EDELIN, AND A. BOUCHARD. 2010. Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub of Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy. *Annals of Botany* 105: 205-220.
- CHARLES-DOMINIQUE, T. 2011. Analyse des relations entre plasticité architecturale des buissons et prolifération de leurs populations. PhD, Université de Montpellier, Montpellier.
- CHARLES-DOMINIQUE, T., C. EDELIN, J. BRISSON, AND A. BOUCHARD. 2012. Architectural strategies of *Rhamnus cathartica* (Rhamnaceae) in relation to canopy openness. *Botany-Botanique* 90: 976-989.
- CHARLES-DOMINIQUE, T., C. EDELIN, A. BOUCHARD, P. LEGENDRE, AND J. BRISSON. 2015. Using intra-individual variation in shrub architecture to explain population cover. *Oikos* 124: 707-716.
- CLARK, S. 1974. *Catapodium Rigidum* (L.) CE Hubbard. *Journal of Ecology* 62: 937-958.
- CLEMENTS, F. E. 1916. Plant indicators: the relation of plant communities to process and practice, vol. 290. Carnegie Institution of Washington.
- COONEY-SOVETTS, C., AND R. SATTLER. 1987. Phylloclade development in the Asparagaceae: an example of homoeosis. *Botanical Journal of the Linnean Society* 94: 327-371.
- CORNELISSEN, J. H. C., S. LAVOREL, E. GARNIER, S. DIAZ, N. BUCHMANN, D. E. GURVICH, P. B. REICH, et al. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- CORNWELL, W. K., AND D. D. ACKERLY. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79: 109-126.
- CRAINE, J. M. 2005. Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. *Journal of Ecology* 93: 1041-1052.
- CREMERS, G. 1974. Architecture de quelques lianes d'Afrique tropicale. 2. *Candollea* 29: 57-110.
- CREMERS, G. 1977. Architecture végétative de quelques espèces malgaches du genre *Euphorbia* L. *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique / Bulletin van de National Plantentuin van Belgique* 47: 55-81.
- CREMERS, G., AND C. EDELIN. 1995. Etude de l'architecture aérienne de quelques plantes tropicales à ramification basitone: vers une révision du modèle de Tomlinson. *Canadian Journal of Botany* 73: 1490-1503.
- DARWIN, C. 1859. On the origins of species by means of natural selection. *London: Murray* 247.
- DE BELLO, F., J. N. PRICE, T. MÜNKEMÜLLER, J. LIIRA, M. ZOBEL, W. THUILLER, P. GERHOLD, et al. 2012. Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. *Ecology* 93: 2263-2273.
- DE CANDOLLE, A. P. 1827. Organographie végétale. Deterville.
- DE CASTRO E SANTOS, A. 1981. L'appareil végétatif des monocotylédones. Un essai de synthèse. PhD Thesis. Université de Montpellier.
- DHARANI, N. 2006. Field guide to acacias of East Africa. Struik.
- DIAZ, S., M. CABIDO, AND F. CASANOVES. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9: 113-122.
- DIAZ, S., J. KATTGE, J. H. C. CORNELISSEN, I. J. WRIGHT, S. LAVOREL, S. DRAY, B. REU, et al. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529: 167-171.
- DÍAZ LIFANTE, Z. 1996. Pollen morphology of *Asphodelus* L. (Asphodelaceae): taxonomic and

- phylogenetic inferences at the infrageneric level. *Grana* 35: 24-32.
- DIMITROVA, D., I. EBERT, J. GREILHUBER, AND S. KOZHUHAROV. 1999. Karyotype constancy and genome size variation in Bulgarian *Crepis foetida* s. l. (Asteraceae). *Plant Systematics and Evolution* 217: 245-257.
- DOORENBOS, J. 1954. Rejuvenation of *Hedera helix* in graft combinations. *Proc. kon. ned. Akad. Wet. C*, 57: 99-102.
- DRAY, S., AND A.-B. DUFOUR. 2007. The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software* 22: 1-20.
- DRAY, S., P. CHOLER, S. DOLÉDEC, P. R. PERES-NETO, W. THUILLER, S. PAVOINE, AND C. J. F. TER BRAAK. 2014. Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology* 95: 14-21.
- DU RIETZ, G. E. 1931. Life-forms of terrestrial flowering plants, 1. *Acta Phytogeographica Suedica* 3: 3-95.
- DUVAL-JOUBE, M. 1877. Etude histotaxique des cladodes du *Ruscus aculeatus* L. *Bulletin de la Société Botanique de France* 24: 143-148.
- ECKERT, C. G. 1999. Clonal plant research: proliferation, integration, but not much evolution. *American Journal of Botany* 86: 1649-1654.
- EDELIN, C. 1977. Image sur l'architecture des conifères. PhD Thesis, Université de Montpellier.
- EDELIN, C. 1984. L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale. Thesis, Université de Montpellier.
- EDELIN, C. 1991. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation. *L'Arbre, Biologie et développement*. Naturalia Monspeliensia, Montpellier.
- ELLENBERG, H., AND D. MUELLER DOMBOIS. 1967. A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions. *Ber. geobot. Inst. eidg. tech. Hochschule Rubel* 37: 56-73.
- EMBERGER, L. 1966. Réflexions sur le spectre biologique de Raunkiaer. *Bulletin de la Société Botanique de France* 113: 147-156.
- ENKE, N. 2009. Phylogeny and character evolution in the genus *Crepis* L. (Cichorieae, Compositae). PhD Thesis, Freie Universität Berlin.
- ENKE, N., AND B. GEMEINHOLZER. 2008. Babcock revisited: new insights into generic delimitation and character evolution in *Crepis* L. (Compositae: Cichorieae) from ITS and matK sequence data. *Taxon* 57: 756-768.
- ENKE, N., J. FUCHS, AND B. GEMEINHOLZER. 2011. Shrinking genomes? Evidence from genome size variation in *Crepis* (Compositae). *Plant Biology* 13: 185-193.
- FEDERICI, S., A. GALIMBERTI, F. BARTOLUCCI, I. BRUNI, F. DE MATTIA, P. CORTIS, AND M. LABRA. 2013. DNA barcoding to analyse taxonomically complex groups in plants: the case of *Thymus* (Lamiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 171: 687-699.
- FEKETE, G., AND J. SZUJKÓ-LACZA. 1970. Survey of the plant life-form systems and the respective research approaches. II. The Russian-Soviet Ecological and Coenological Life-form Researches. *Ann Hist natur Mus Nat Hung.*
- , 1971. survey of the plant life-form systems and the respective research approaches. III Raunkiaer's life-form conception. The application of life-forms in the characterization of phytoclimatic and in vegetation analysis. *Ann Hist natur Mus Nat Hung.*
- FISCHER, M., AND M. VAN KLEUNEN. 2001. On the evolution of clonal plant life histories. *Evolutionary Ecology* 15: 565-582.

Flora of Wisconsin.
<http://wisflora.herbarium.wisc.edu/taxa/index.php?taxon=Crepis%20foetida%20subsp.%20rheoadifolia>

- FRYDMAN, V. M., AND P. WAREING. 1973. Phase Change in *Hedera helix* L. I. Gibberellin-like substances in the two growth phases. *Journal of Experimental Botany* 24: 1131-1138.
- FURLANI, J. 1914. Zur Heterophyllie von *Hedera helix* L. *Plant Systematics and Evolution* 64: 153-169.
- GARNIER, A., A. DEVILLE, AND J. LECOMTE. 2006. Stochastic modelling of feral plant populations with seed immigration and road verge management. *Ecological Modelling* 197: 373-382.
- GATSUK, L. E., O. V. SMIRNOVA, L. I. VORONTZOVA, L. B. ZAUGOLNOVA, AND L. A. ZHUKOVA. 1998. Age

- states of plants of various growth forms - a review. *Journal of Ecology* 68: 675-696.
- GBIF SECRETARIAT. 2015. GBIF Backbone Taxonomy [accessed Accessed via <http://www.gbif.org/species/7331278> on 2015-11-10 2015].
- GIVNISH, T. J. 1995. Plant stems: biomechanical adaptation for energy capture and influence on species. In B. L. Gartner [ed.], *Plant stems: physiology and functional morphology*. Academic PRes, San Diego.
- GODWIN, H. 1929. The Sub-Climax and Deflected Succession. *Journal of Ecology* 17: 144-147.
- GOEBEL, K. 1900. Organography of plants. *General Organography (English translation by IB Balfour)*. Reprinted by Hafner, New York, 270p.
- GOETHE, J. W. V. 1790. Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha: Carl Wilhelm Ettinger.
- GRANGER, R., AND J. PASSET. 1973. *Thymus vulgaris* spontané de France: Races chimiques et chemotaxonomie. *Phytochemistry* 12: 1683-1691.
- GRIFFON, S., AND F. DE COLIGNY. 2014. AMAPstudio: An editing and simulation software suite for plants architecture modelling. *Ecological Modelling* 290: 3-10.
- GRIME, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169-1194.
- GROSFELD, J., D. BARTHÉLÉMY, AND C. BRION. 1999. Architectural variations of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (Araucariaceae) in its natural habitat. In H. A. R. Kurmann M.H. [ed.], *The evolution of plant architecture*, 109-122. Kew : Royal Botanic Gardens.
- GRUBB, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological reviews* 52: 107-145.
- GUO, Y., T. FOURCAUD, M. JAEGER, X. ZHANG, AND B. LI. 2011. Plant growth and architectural modelling and its applications. *Annals of Botany* 107: 723-727.
- HALLÉ, F. 1986. Deux stratégies pour l'arborescence: gigantisme et répétition. In C. Edelin [ed.], *Colloque International sur l'arbre*, 159-170, Montpellier, France.
- HALLÉ, F., AND R. OLDEMAN. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux.
- HALLÉ, F., R. A. A. OLDEMAN, AND P. B. TOMLINSON. 1978. *Tropical Trees and Forests*. Masson, Paris.
- HALLOY, S. 1990. A morphological classification of plants, with special reference to the New Zealand alpine flora. *Journal of Vegetation Science* 1: 291-304.
- HARPER, J. L. 1977. *Population biology of plants*, 892. Academic Press, London.
- HARPER, J. L., AND J. OGDEN. 1970. The reproductive strategy of higher plants: I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. *Journal of Ecology* 58: 681-698.
- HARPER, J. L., AND J. WHITE. 1974. The Demography of Plants. *Annual review of Ecology and Systematics* 5: 419-463.
- HEDBERG, O. 1964. Features of afroalpine plant ecology, *Acta Phytogeographica Suedica*. Almqvist & Wiksells Boktryckeri AB, Uppsala.
- HEDBERG, I., AND O. HEDBERG. 1979. Tropical-alpine life-forms of vascular plants. *Oikos*: 297-307.
- HEURET, P., É. NICOLINI, C. EDELIN, AND J.-C. ROGGY. 2003. Approche architecturale pour l'étude des arbres de forêt tropicale humide guyanaise. *Revue forestière française* 55: 158-178.
- HILL, M., and A. SMITH. 1976. Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. *Taxon* 25: 249-255.
- HILL, K. 1997. Architecture of the Wollemi pine (*Wollemia nobilis*, Araucariaceae), a unique combination of model and reiteration. *Australian Journal of Botany* 45: 817-826.
- HIRAYAMA, Y., T. YAMADA, Y. OYA, M. ITO, M. KATO, AND R. IMAICHI. 2007. Expression patterns of class I KNOX and YABBY genes in *Ruscus aculeatus* (Asparagaceae) with implications for phylloclade homology. *Development genes and evolution* 217: 363-372.
- HIRSCH, A. M. 1977. A developmental study of the phylloclades of *Ruscus aculeatus* L. *Botanical Journal of the Linnean Society* 74: 355-365.
- HORN, H. S. 1974. The ecology of secondary succession. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5: 25-37.
- HUGHES, M. B. 1943. Self-sterility in *Crepis Foetida* (L.) Subsp. *Rhoeadifolia* (Bieb.) Schinz Et Keller. University of California, Berkeley.
- HUGHES, M. B., AND E. B. BABCOCK. 1950. Self-Incompatibility in *Crepis Foetida* (L.) Subsp. *Rhoeadifolia*

- (Bieb.) Schinz et Keller. *Genetics* **35**: 570-588.
- HUMMEL, I., D. VILE, C. VIOLLE, J. DEVAUX, B. RICCI, A. BLANCHARD, É. GARNIER, AND C. ROUMET. 2007. Relating root structure and anatomy to whole-plant functioning in 14 herbaceous Mediterranean species. *New Phytologist* **173**: 313-321.
- HUSTON, M., AND T. SMITH. 1987. Plant Succession: Life History and Competition. *The American Naturalist* **130**: 168-198.
- IRMISCH, T. 1863. Beitrage zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen: 4. Schmidt.
- ISHII, H. T., E. D. FORD, AND M. C. KENNEDY. 2007. Physiological and ecological implications of adaptive reiteration as a mechanism for crown maintenance and longevity. *Tree Physiology* **27**: 455-462.
- ISHII, H. T., R. VAN PELT, G. G. PARKER, AND N. M. NADKARNI. 2004. Age-related development of canopy structure and its ecological functions. In M. L. A. H. Rinker. [ed.], *Forest Canopies* [2nd edition], 102-117. Academic Press, New York.
- ISNARD, S., J. PROSPERI, S. WANKE, S. T. WAGNER, M.-S. SAMAIN, S. TRUEBA, L. FRENZKE, et al. 2012. Growth Form Evolution in Piperales and Its Relevance for Understanding Angiosperm Diversification: An Integrative Approach Combining Plant Architecture, Anatomy, and Biomechanics. *International Journal of Plant Sciences* **173**: 610-639.
- JALAS, J. 1971. Notes on *Thymus* L. (Labiatae) in Europe. I. Supraspecific classification and nomenclature. *Botanical Journal of the Linnean Society* **64**: 199-235.
- JEANNODA-ROBINSON, V. 1977. Contribution à l'étude de l'architecture des herbes. , Université de Montpellier.
- KARNAUKHOVA, N. A. 2015. Ontogenesis and life forms of *Hedysarum* L. (Fabaceae) in South Siberia. *Contemporary Problems of Ecology* **8**: 614-623.
- KATTGE, J., S. DIAZ, S. LAVOREL, I. PRENTICE, P. LEADLEY, G. BÖNISCH, E. GARNIER, et al. 2011. TRY—a global database of plant traits. *Global Change Biology* **17**: 2905-2935.
- KAYS, S., AND J. HARPER. 1974. The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *The Journal of Ecology*: 97-105.
- KAZAKOU, E., D. VILE, B. SHIPLEY, C. GALLET, AND E. GARNIER. 2006. Co-variations in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old-field succession. *Functional Ecology* **20**: 21-30.
- KELLER, R. 1994. Neglected vegetative characters in field identification at the supraspecific level in woody plants: phyllotaxy, serial buds, syllepsis and architecture. *Botanical Journal of the Linnean Society* **116**: 33-51.
- KLEYER, M., S. DRAY, F. BELLO, J. LEPŠ, R. J. PAKEMAN, B. STRAUSS, W. THUILLER, and S. LAVOREL. 2012. Assessing species and community functional responses to environmental gradients: which multivariate methods? *Journal of Vegetation Science* **23**: 805-821.
- KLIMES, L., AND J. KLIMESOVA. 2007. Bud banks and their role in vegetative regeneration—a literature review and proposal for simple classification and assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **8**: 115-129.
- KLIMES, L., J. KLIMESOVA, R. HENDRICKS, AND J. VAN GROENENDAEL. 1997. Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. In H. De Kroon AND J. Van Groenendael [eds.], *The ecology and evolution of clonal plants*, 1-29. Backhuys Publishers Leiden.
- KLIMEŠOVÁ, J., AND L. KLIMEŠ. 2003. Resprouting of herbs in disturbed habitats: is it adequately described by Bellingham–Sparrow's model? *Oikos* **103**: 225-229.
- KLIMESOVA, J., and L. KLIMES. 2007. Bud banks and their role in vegetative regeneration—A literature review and proposal for simple classification and assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **8**: 115-129.
- KLIMESOVA, J., AND L. KLIMES. 2008. Clonal growth diversity and bud banks of plants in the Czech flora: an evaluation using the CLO-PLA3 database. *Preslia* **80**: 255-275.
- KLIMESOVA, J., V. LATZEL, F. DE BELLO, AND J. M. VAN GROENENDAEL. 2008. Plant functional traits in studies of vegetation changes in response to grazing and mowing: towards a use of more specific traits. *Preslia* **80**: 245-253.
- KOMAROV, A. S., M. M. PALENOVA, AND O. V. SMIRNOVA. 2003. The concept of discrete description of plant ontogenesis and cellular automata models of plant populations. *Ecological Modelling* **170**:

427-439.

- KRANZ, G. 1931. Zur Kenntnis der wechselnden Blattform des Efeus und ihrer Ursachen. *Flora* 25: 289-320.
- KÜPPERS, M. 1989. Ecological significance of above-ground architectural patterns in woody plants: A question of cost-benefit relationships. *Trends in Ecology & Evolution* 4: 375-379.
- LAVOREL, S., AND E. GARNIER. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545-556.
- LAVOREL, S., S. MCINTYRE, J. LANDSBERG, AND T. FORBES. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 474-478.
- LEROY, C., S. SABATIER, N. S. WAHYUNI, J.-F. BARCZI, J. DAUZAT, M. LAURANS, AND D. AUCLAIR. 2009. Virtual trees and light capture: a method for optimizing agroforestry stand design. *Agroforestry systems* 77: 37-47.
- MASSAD, T. J. 2013. Ontogenetic differences of herbivory on woody and herbaceous plants: a meta-analysis demonstrating unique effects of herbivory on the young and the old, the slow and the fast. *Oecologia* 172: 1-10.
- MCINTYRE, S., S. LAVOREL, J. LANDSBERG, and T. D. A. FORBES. 1999. Disturbance response in vegetation – towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science* 10: 621-630.
- MELZER, S., F. LENS, J. GENNEN, S. VANNESTE, A. ROHDE, AND T. BEECKMAN. 2008. Flowering-time genes modulate meristem determinacy and growth form in *Arabidopsis thaliana*. *Nature Genetics* 40: 1489-1492.
- MEUSEL, H. 1935. Wuchsformen und Wuchstypen der europäischen Laubmoose. Nova acta Leopoldina ; n.F., Bd. 3, Nr. 12. Waisenhauses.
- MILLET, J., A. BOUCHARD, AND C. EDELIN. 1998. Plant Succession and Tree Architecture: An Attempt at Reconciling Two Scales of Analysis of Vegetation Dynamics. *Acta Biotheoretica* 46: 1-22.
- MILLET, J., A. BOUCHARD, AND C. EDELIN. 1999. Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest. *Ecoscience* 6: 187-203.
- MILLET, J. 2012. L'architecture des arbres des régions tempérées: son histoire, ses concepts, ses usages. Éditions MultiMondes.
- MIRITI, M. N. 2006. Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology* 94: 973-979.
- MORALES, R. 2002. The history, botany and taxonomy of the genus *Thymus*. In R. Morales, E. Stahl Biskup, AND F. Sáez [eds.], *Thyme: the genus Thymus*, 1-43. CRC Press, London.
- MOULIA, B., C. LOUP, M. CHARTIER, J. M. ALLIRAND, AND C. EDELIN. 1999. Dynamics of architectural development of isolated plants of maize (*Zea mays* L.), in a non-limiting environment: the branching potential of modern maize. *Annals of Botany* 84: 645-656.
- MUELLER-DOMBOIS, D., AND H. ELLENBERG. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. Wiley. New York. 547pp.
- NAVAS, M., AND C. VIOLLE. 2009. Plant traits related to competition: how do they shape the functional diversity of communities? *Community Ecology* 10: 131-137.
- NOVOPLANSKY, A. 2009. Picking battles wisely: plant behaviour under competition. *Plant, Cell & Environment* 32: 726-741.
- NOZERAN, R. 1984. Integration of organismal development. In P. W. B. a. D. J. Carr [ed.], *Positional controls in plant development* Cambridge University Press, Cambridge [Cambridgeshire]
- NOZERAN, R. 1986. Le mouvement morphogénétique spécialement chez les végétaux supérieurs pérennes. Colloque international sur l'arbre, Montpellier: 415-430.
- NUKHIMOVSKY, E. L. 1997a. Fundamental of biomorphology of spermous plants. Vol. 1: Theory of biomorph organization. Naudra., Moscow.
- 1997b. Fundamentals of biomorphology os spermous plants. Vol.2 : Habit and growth forms in organization of biomorphs. Nedra, Moscow.
- OKASEN, J., R. KINDT, P. LEGENDRE, AND R. O'HARA. 2016. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.3-5
- OLDEMAN, R. 1974. L'architecture de la forêt guyanaise, vol. 73. ORSTOM, Paris.

- OLDEMAN, R. A. 1990. Forests: elements of silvology. Springer Science & Business Media.
- PALGRAVE, K. C. 1983. Trees of Southern Africa (Second Revised Edition). Struik publisher, Cape Town.
- PARR, C. L., C. E. LEHMANN, W. J. BOND, W. A. HOFFMANN, AND A. N. ANDERSEN. 2014. Tropical grassy biomes: misunderstood, neglected, and under threat. *Trends in Ecology & Evolution* 29: 205-213.
- PAUSAS, J. G., AND J. E. KEELEY. 2014. Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone ecosystems. *New Phytologist* 204: 55-65.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N., S. DÍAZ, E. GARNIER, S. LAVOREL, H. POORTER, P. JAUREGUIBERRY, M. S. BRET-HARTE, et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167-234.
- PICKETT, S. T. A., AND J. S. KEMPF. 1980. Branching patterns in forest shrubs and understory trees in relation to habitat. *New Phytologist* 86: 219-228.
- POORTER, L. 2007. Are species adapted to their regeneration niche, adult niche, or both? *The American Naturalist* 169: 433-442.
- PUNTIERI, J., D. BARTHÉLÉMY, P. MARTINEZ, E. RAFFAELE, AND C. BRION. 1998. Annual-shoot growth and branching patterns in *Nothofagus dombeyi* (Fagaceae). *Canadian Journal of Botany* 76: 673-685.
- PUNTIERI, J., AND S. GHIRARDI. 2010. Growth-unit structure in trees: effects of branch category and position on *Nothofagus nervosa*, *N. obliqua* and their hybrids (Nothofagaceae). *Trees* 24: 657-665.
- R CORE TEAM, 2016. R: A language and environment for statistical computing. website: <http://www.r-project.org/>
- RABOTNOV, T. 1950. Problems in Analyzing the Composition of Populations for Phytocenological Purposes. *Problemy botaniki*: 465-482.
- RABOTNOV, T. A. 1969. On coenopopulations of perennial herbaceous plants in natural coenoses. *Vegetatio* 19: 87-95.
- RABOTNOV, T. 1975. On phytocoenotypes. *Phytocoenologia*: 66-72.
- RAEVEL, V., F. MUNOZ, V. PONS, A. RENAUX, A. MARTIN, and J. D. THOMPSON. 2013. Changing assembly processes during a primary succession of plant communities on Mediterranean roadcuts. *Journal of Plant Ecology* 6: 19-28.
- RAUH, W. 1937. Die Bildung von Hypokotyl-und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen.(Dissertation) *Nova* 4: 395-553.
- RAUH, W. 1938. Über die Verzweigung ausläuferbildender Sträucher mit besonderer Berücksichtigung ihrer Beziehungen zu den Stauden. *Hercynia* 1: 187-287.
- RAUH, W. 1939. Über polsterförmigen Wuchs: ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der höheren Pflanzen. Kaiserlich Leopoldinisch-Carolinische Deutschen Akademie der Naturforscher.
- RAUH, W. 1950. Morphologie der Nutzpflanzen. Quelle und Meyer, Heidelberg.
- RAUH, W. 1979. Die Wuchs-und Lebensformen der tropischen Hochgebirgsregionen und der Subantarktis, ein Vergleich. Geoökologische Beziehungen zwischen der temperierten Zone der Südhalbkugel und den Tropengebirgen. , *Erdwiss. Forschung*, 11: 62-92.
- RAUH, W. 1988. Tropische Hochgebirgspflanzen - Wuchs- und Lebensformen. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York, London, Paris, Tokyo.
- RAUNKIAER, C. 1904. Biological types with reference to the adaptation of plants to survive the unfavourable season. In : Egerton FN (Ed.) History of Ecology, life forms of plants and statistical plant geography. Arno Press. New York.
- RAUNKIAER, C. 1905. Types biologiques pour la géographie botanique. *Bull. Acad. Roy. d. Sci. de Danemark*, 5 : 347-437
- RAUNKIAER, C. 1934. The Life Forms of Plants and Statistical Geography. Clarendon Press, Oxford.
- RICKLEFS, R. E., AND D. B. MILES. 1994. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecological perspective. *Ecological morphology: integrative organismal biology*. University of Chicago Press, Chicago 101: 13-41.
- ROBBINS, W. J. 1964. Topophysis, a problem in somatic inheritance. *Proceedings of the American Philosophical Society* 108: 395-403.
- ROGLER, C. E., AND W. P. HACKETT. 1975. Phase change in *Hedera helix*: induction of the mature to juvenile phase change by gibberellin A3. *Physiologia Plantarum* 34: 141-147.

- ROWE, N., and T. SPECK. 2005. Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective. *New Phytologist* 166: 61-72.
- RUTISHAUSER, R. 1995. Developmental patterns of leaves in Podostemaceae compared with more typical flowering plants: saltational evolution and fuzzy morphology. *Canadian Journal of Botany* 73: 1305-1317.
- RUTISHAUSER, R., AND P. MOLINE. 2005. Evo-devo and the search for homology ("sameness") in biological systems. *Theory in Biosciences* 124: 213-241.
- SABATIER, S., AND D. BARTHELEMY. 1999. Growth dynamics and morphology of annual shoots, according to their architectural position, in young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae). *Annals of Botany* 84: 387-392.
- SACHS, J. 1875. Geschichte der Botanik vom 16. Jahrhundert bis 1860. R. Oldenbourg.
- SACHS, T., AND A. NOVOPLANSKY. 1995. Tree form: architectural models do not suffice. *Israel Journal of Plant Sciences* 43: 203-212.
- SAVINYKH, N., AND V. CHERYOMUSHKINA. 2015. Biomorphology: Current status and prospects. *Contemporary Problems of Ecology* 8: 541-549.
- SCHACHT, H. 1853. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte flächenartiger Stammorgane. *Flora* 11: 457-472.
- SCHAMP, B., E. HETTENBERG, and M. HAJEK. 2011. Testing community assembly predictions for nominal and continuous plant traits in species-rich grasslands. *Preslia* 83: 329-346.
- SCHMIDT, P. 1968. Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Thymus* L. in Mitteldeutschland. *Hercynia-Ökologie und Umwelt in Mitteleuropa* 5: 385-419.
- SEREBRIAKOV, I. 1962. Plant Ecological Morphology. Moscow: Vyshaia Shkola.
- SEREBRIAKOVA, T. 1969. Branching and tillering in the Poaceae family. *Bot Zhurn Moscow*, 54: 858-871.
- SHIPLEY, B., D. VILE, AND E. GARNIER. 2006. From plant traits to plant communities: a statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science* 314: 812-814.
- SINOUE, C., F. FOREST, G. P. LEWIS, AND A. BRUNEAU. 2009. The genus *Bauhinia* sl (Leguminosae): a phylogeny based on the plastid trn L-trn F region. *Botany* 87: 947-960.
- SMIRNOVA, O., A. CHISTYAKOVA, L. ZAUGOLNOVA, O. EVSTIGNEEV, R. POPADIOUK, AND A. ROMANOVSKY. 1999. Ontogeny of a tree. *БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ* 84.
- SMIRNOVA, O. V., AND M. V. BOBROVSKII. 2001. Tree Ontogeny and Its Reflection in the Structure and Dynamics of Plant and Soil Covers. *Russian Journal of Ecology* 32: 159-163.
- SORENG, R. J., P. M. PETERSON, K. ROMASCHENKO, G. DAVIDSE, F. O. ZULOAGA, E. J. JUDZIEWICZ, T. S. FILGUEIRAS, et al. 2015. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae). *Journal of Systematics and Evolution* 53: 117-137.
- SPECK, T., AND N. P. ROWE. 1999. A quantitative approach for analytically defining size, growth form and habit in living and fossil plants In M. H. Kurmann and A. R. Hemsley [eds.], *The Evolution Of Plant Architecture*, 447 – 479. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- STECCONI, M., J. G. PUNTIERI, AND D. BARTHELEMY. 2010. An architectural approach to the growth forms of *Nothofagus pumilio* (Nothofagaceae) along an altitudinal gradient. *Botany* 88: 699-709.
- STEINHEIL, A. 1835. Quelques observations relatives à la théorie de la phyllotaxie et des verticilles. *Annales des Sciences naturelles, Botanique* 2: 100-109, 142-161.
- SZUJKÓ-LACZA, J., AND G. FEKETE. 1969. Survey of the plant life-form systems and the respective research approaches. I. *Ann Hist natur Mus Nat Hung.*
- TANSLEY, A. G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16: 284-307.
- TANSLEY, A. G., AND R. S. ADAMSON. 1925. Studies of the Vegetation of the English Chalk: III. The Chalk Grasslands of Hampshire-Sussex Border. *Journal of Ecology* 13: 177-223.
- TATONI, T., AND P. ROCHE. 1994. Comparison of old-field and forest revegetation dynamics in Provence. *Journal of Vegetation Science* 5: 295-302.
- TEAM, R. C. 2016. R: A language and environment for statistical computing. website: <http://www.r-project.org/>.
- THE_PLANT_LIST. 2013. Version 1.1.
- THOMAS, H., H. M. THOMAS, AND H. OUGHAM. 2000. Annuality, perennality and cell death. *Journal of Experimental Botany* 51: 1781-1788.
- THOMPSON, J. D. 2002. Population structure and the spatial dynamics of genetic polymorphism in

- thyme. In R. Morales, E. Stahl Biskup, AND F. Sáez [eds.], *Thyme: the genus Thymus*, 44-74. CRC Press, London.
- THOMPSON, J. D., D. MANICACCI, AND M. TARAYRE. 1998. Thirty-five years of thyme: a tale of two polymorphisms. *BioScience* **48**: 805-815.
- THOMPSON, J., A. CHARPENTIER, G. BOUGUET, F. CHARMASSON, S. ROSET, B. BUATOIS, P. VERNET, AND P.-H. GOUYON. 2013. Evolution of a genetic polymorphism with climate change in a Mediterranean landscape. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **110**: 2893-2897.
- TISON, J. M., P. JAUZEIN, AND H. MICHAUD. 2014. Flore de la France méditerranéenne continentale. Naturalia Publications, Turrier.
- TIKKA, P. M., P. S. KOSKI, R. A. KIVELÄ, AND M. T. KUITUNEN. 2000. Can grassland plant communities be preserved on road and railway verges? *Applied Vegetation Science* **3**: 25-32.
- TILMAN, D. 1985. The Resource-Ratio Hypothesis of Plant Succession. *The American Naturalist* **125**: 827-852.
- TOMLINSON, P. B. 1990. The structural biology of palms. Oxford University Press.
- TRÉCUL, A. 1846. Recherches sur l'origine des racines. *Annales des Sciences naturelles, Botanique* **6**: 303-450.
- TROCHAIN, J.-L. 1966. Types biologiques chez les végétaux intertropicaux (Angiospermes). *Bulletin de la Société Botanique de France* **113**: 187-196.
- TROLL, W. 1937. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen 1. Boroträger, Berlin.
- 1939. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen 2. Boroträger, Berlin.
- 1942. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen 3. Boroträger, Berlin.
- TURPIN, P. J. F. 1820. Essai d'une iconographie élémentaire et philosophique des végétaux avec un texte explicatif. Panckoucke.
- URANOV, A. 1975. Age spectrum of the phytocoenopopulation as a function of time and energetic wave processes. *Biologicheskie Nauki* **2**: 7-34.
- USDA, <http://plants.usda.gov/core/profile?symbol=CRFO2>
- UYS, R. G., W. J. BOND, AND T. M. EVERSON. 2004. The effect of different fire regimes on plant diversity in southern African grasslands. *Biological Conservation* **118**: 489-499.
- VALIELA, I., J. M. TEAL, AND W. G. DEUSER. 1978. The Nature of Growth Forms in the Salt Marsh Grass *Spartina alterniflora*. *The American Naturalist* **112**: 461-470.
- VAN DER WIJK, R. 1932. Morphologie und Anatomie der Musci. In F. Verdoorn [ed] *Manual of Bryology*, 1-40. The Hague.
- VAN TIEGHEM, M. P. 1884. Sur les feuilles assimilatrices et l'inflorescence des *Danae*, *Ruscus* et *Semele*. *Bulletin de la Société Botanique de France* **31**: 81-90.
- VAN WYK, B., AND P. VAN WYK. 1997. Field guide to trees of southern Africa. Struik.
- VEILLON, J. M. 1976. Architecture végétative de quelques arbres de l'Archipel Neo caledonien.
- VELLEND, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* **85**: 183-206.
- VESTER, H., AND A. CLEEF. 1998. Tree architecture and secondary tropical rain forest development. A case study in Araracuara, Colombian Amazonia. *Flora* **193**: 75-97.
- VERNET, P., J. GUILLERM, AND P. GOUYON. 1977a. Polymorphisme chimique de *Thymus vulgaris* L. (Labiée) I. Repartition des formes chimiques en relation avec certains facteurs ecologiques. *Oecologia Plantarum* **12**: 159-179.
- 1977b. Chemical polymorphism of *Thymus vulgaris* L. (Labiatae). II. 1-25000 Scale map of chemical morphs in region of Saint-Martin-de-Londres (Hérault-France) *Oecologia Plantarum* **12**: 181-190.
- VERNET, P., R. H. GOUYON, AND G. VALDEYRON. 1986. Genetic control of the oil content in *Thymus vulgaris* L.: a case of polymorphism in a biosynthetic chain. *Genetica* **69**: 227-231.
- VESQUE, J. 1882. L'espèce végétale considérée au point de vue de l'anatomie comparée. *Ann. Sci. Nat. Bot.* **6 Sér.** **13**
- VESTER, H., AND A. CLEEF. 1998. Tree architecture and secondary tropical rain forest development. A case study in Araracuara, Colombian Amazonia. *Flora* **193**: 75-97.
- VIOLLE, C., M.-L. NAVAS, D. VILE, E. KAZAKOU, C. FORTUNEL, I. HUMMEL, AND E. GARNIER. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**: 882-892.

- VIOLLE, C., A. BONIS, M. PLANTEGENEST, C. CUDENNEC, C. DAMGAARD, B. MARION, D. LE CŒUR, AND J. B. BOUZILLÉ. 2011. Plant functional traits capture species richness variations along a flooding gradient. *Oikos* 120: 389-398.
- VON HUMBOLDT, F. H. A., AND A. BONPLAND. 1818. *Plantae aequinoctiales*. Schoell. , Paris
- WARMING, E. 1884. Om skudbygning, overvintring og foryngelse. Festkr. Naturh. Foren, Copenhagen.
- WARMING, E. 1909. *Oecology Of Plants An Introduction To The Study Of Plant-Communities*. Clarendon,
- WATSON, L., AND M. DALLWITZ. 1992. *The Grass Genera of the World*. *CAB International*, 1038pp: 512-513.
- WEAVER, J. E. 1958. Classification of root systems of forbs of grassland and a consideration of their significance. *Ecology* 39: 393-401.
- WEISSE, A. 1924. Blattstellungsstudien an *Hedera helix*. I. Plagiotrope Sprosse und Sämlinge. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 42: 391-396.
- . 1925. Blattstellungsstudien an *Hedera helix*. II. Orthotrope Sprosse und Blütenstandüten. *Ibid* 43: 11-15.
- WENCK, S. 1935. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Assimilationsorgane von *Semele*, *Ruscus*, *Danae* und *Myrsiphyllum*. *Beih. bot. Zbl.* A 534: 1-25.
- WHITE, J. 1979. The plant as a metapopulation. *Annual review of Ecology and Systematics* 10: 109-145.
- WHITTAKER, R. H. 1975. *Communities and Ecosystems*. Macmillan.
- ZALOUMIS, N. P., AND W. J. BOND. 2016. Reforestation or conservation? The attributes of old growth grasslands in South Africa. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 371.
- ZHUKOVA, L. A. 2001. Diversity of ontogenetic pathways in plant populations. *Russian Journal of Ecology* 32: 151-158.
- ZHUKOVA, L. A., AND N. V. GLOTOV. 2001. Morphological polyvariance of ontogeny in natural plant populations. *Russian Journal of Developmental Biology* 32: 381-387.
- ZWAENEPOEL, A., P. ROOVERS, AND M. HERMY. 2006. Motor vehicles as vectors of plant species from road verges in a suburban environment. *Basic and Applied Ecology* 7: 83-93.
- ZWEIGELT, F. 1913. Was sind die Phyllokladien der Asparageen? *Plant Systematics and Evolution* 63: 313-335.

Annexes

Article soumis à American Journal of Botany

1 **Linking growth form variation to plant chemotypes in *Thymus vulgaris*: a field study using**
2 **architectural traits¹**

3 **Millan M.^{2,3}, Rowe, N. P.⁴, Edelin C.⁵**

4 Architecture and growth forms of *T. vulgaris* chemotypes

5 **Abstract**

6 *Premise of the study:* Variations of growth form, such as size, shape and structure among
7 shrubs are rarely analysed in terms of architectural traits. We show that developmental
8 variations in architectural traits underlie differences in growth form in *Thymus vulgaris* and
9 are linked to habitat preferences of intraspecific chemotypes.

10 *Methods:* We analysed architectural development in *Thymus vulgaris* from 12 populations,
11 representing six chemotypes from the Saint Martin de Londres basin in Languedoc, southern
12 France.

13 *Key results:* Architectural development is based on three hierarchic levels of organization
14 from the module to the branched complex to the whole plant. Differences between shrub-
15 like to bush-like forms result from variations in sequential repetition of branched complexes.
16 Growth form variations are linked to groups of chemotypes; phenolic chemotypes display
17 mostly basitonic architectures—a potential adaptive architectural trait for exploiting space in

¹ Manuscript received _____; revision accepted _____.

² INRA, UMR AMAP, Montpellier, F-34398, France

³ Corresponding author : mathieu.millan@cirad.fr

⁴ Univ Montpellier 2, UMR - AMAP, Montpellier, F-34000 France; CNRS, UMR AMAP, Montpellier, F-34000 France.

⁵ French Institute of Pondicherry, 11 St Louis Street, Pondicherry 605001, India

18 open woodland; non-phenolic chemotypes display mostly mesotonic and acrotonic
19 architectures providing an elevated habit in grassland habitats.

20 *Conclusions:* Reconciling architecture with growth forms provides a fuller insight into how
21 variations in form develop in small-bodied, woody plants such *Thymus*. Reiteration processes
22 are important for forming different organisational levels and variations in growth form.
23 Architectural traits are readily obtained for many individuals at the community scale. They
24 provide additional markers for ecological studies on how living space is exploited by the
25 whole plant. The study represents a promising approach for identifying whole plant traits at
26 the community level and is a useful tool for diverse questions in systematics, evolution and
27 ecology.

28 Keywords: architectural traits; axis categories; branched complex; chemotypes; growth
29 form; module; plant architecture; reiteration; *Thymus vulgaris*.

30

31

32 INTRODUCTION

33

34 Studies demonstrating how plants develop different growth forms within the same species
35 have been reported only sporadically for small-bodied woody plants. Current knowledge of
36 how modifications of architecture influence growth form diversity within species of shrubs
37 and subshrubs are particularly limited. However, architectural studies potentially offer a
38 fuller understanding of how such species can modify their overall shape and form to better
39 compete for space and resources.

40 Some woody species can develop both as trees or shrubs, as is the case for *Pinus montana*,
41 *Juniperus communis* (Kirchner *et al.*, 1908), *Acacia karoo*, *A. arenaria*, or *A. seyal* (Palgrave,
42 1988; Van Wyk and Van Wyk, 1997; Arbonnier 2002; Dharani, 2006). Other species such as
43 *Acacia ataxacantha* are even reported to display three different growth forms including
44 trees, shrubs or lianas (Arbonnier, 2002; Dharani, 2006). Wide variations in growth form
45 have also been reported for herbs. These generally include transitions from annual to
46 biennial and longer-lived perennial forms such as herbs of *Trifolium pratense*, *Helichrysum*
47 *arenarium*, *Pastanica sativa* (Zhukova and Glotov, 2001), *Spartina alternifolia* (Valiela *et al.*,
48 1978) as well *Arabidopsis thaliana* under experimental conditions (Melzer *et al.*, 2008).

49 For most growth forms, the range of developmental states and possible variations is
50 unknown in any detail. While, some studies have focused on trees or herbs, much less is
51 known about growth form variation in shrubs and chamaephytes (plants branching close to
52 the ground level). Growth form variations have often been included in comparative,
53 ecological and evolutionary studies but often at an overall, descriptive level. The study of
54 architectural traits to better identify different growth forms has the potential of affording

55 additional, developmentally labile, morphological traits that will prove useful for interpreting
56 functional attributes of overall size and shape.

57 Today, there is increasing interest of knowing which morphological traits are involved in
58 changes in growth form. This information is relevant to a wide-range of fields from
59 systematics and evolution to crop sciences and ecology. Analysis of the architectural traits
60 that contribute to a species' architecture can also indicate the role of developmental
61 plasticity. At the risk of generalising we identify two main aspects of how architectural
62 plasticity might vary at the species or infra-specific level.

63 First, architectural traits might be plastic generally within a species or sub-species. A given
64 taxon might develop different growth forms and architectures in response to different
65 environmental cues. Thus providing indicators of potential fitness in terms of, for example
66 traits linked to spatial occupation strategies (Bradshaw, 1965; Briggs and Walters, 1997;
67 Zhukova, 2001; Zhukova and Glotov, 2001; Perez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Alternatively,
68 architectural traits might vary more strictly according to specific or sub specific taxa. These
69 scenarios potentially reflect different mechanisms-whereby growth form diversity might vary
70 within a given taxon. Growth form diversity within a taxon might also depend on the nature
71 and complexity of the growth form itself and the relative ease by which growth forms can
72 evolve within a clade (e.g.: Troll, 1937; Rauh, 1962, Bateman, 1994, Böhle et al., 1996, Rowe
73 and Speck, 2005, Wagner et al., 2012).

74 This study focusses on the cauline architectural and growth form diversity of the woody
75 chamaephyte *Thymus vulgaris* L. (Lamiaceae) from the Mediterranean region of southern
76 France. With more than 250 species, *Thymus* is one of the largest genera in the Lamiaceae
77 (Morales, 2002) with species growing as erect shrubs, dwarf shrubs, subshrubs or creeping

78 plants, with or without erect branches (Schmidt, 1968; Jalas, 1971). The genus thus shows a
79 considerable range of growth forms and potential architectural organisations despite its
80 generally small size. Within the study area in the south of France, *Thymus vulgaris* is found
81 commonly and initial observations suggest a considerable variability in terms of architecture
82 and growth habit. Some individuals develop as "shrub-like" plants with an overall short
83 stature with branches emerging from the base while others develop more as "bush-like",
84 often taller individuals with branches emerging from the middle or near to the apex of the
85 main stem. *T. vulgaris* is also known for its essential oils (Vensuktonis, 2002) which vary in
86 composition according to genetically controlled chemical polymorphism resulting in six
87 chemotypes (Vernet et al., 1986; Thompson et al., 1998). These are divided into two groups
88 according to the phenolic or non-phenolic nature of the main monoterpenic compound of
89 the essential oil (Thompson *et al.*, 1998). Recent studies have shown that different locations
90 within the study area can be locally dominated by individuals of a certain chemotype (Vernet
91 et al., 1977, Thompson et al., 1998). Since chemotypes are changing habitat preference
92 because of climate change, it is of considerable interest to discover the morphological and
93 architectural traits that might be selected for such changes among these small-statured
94 shrubs (Thompson et al., 2013).

95 In the following study we concentrated on traits that are linked to overall size, shape and
96 form in *T. vulgaris*. The main aims were to (i) characterize the architectural attributes and
97 their developmental variability that underlie different growth forms within *T. vulgaris* and (ii)
98 verify whether different chemotypes of the species tend to develop different growth forms.
99 Since the chemotypes represent genetically distinct populations within the study area, we
100 wished to assess whether growth forms were equally variable and plastic across the whole
101 species or whether certain kinds of growth form and architecture were confined to specific

102 chemotypes. (iii) Lastly, we briefly assessed the potential habitat preferences, ecological
103 constraints and functional attributes of the different growth forms.

104 **MATERIAL AND METHODS**

105 ***Plant material—***

106 Within the 250 genera included in the Lamiaceae (Martinov) family (The Plant List, 2013),
107 the genus *Thymus* L. includes some 215 species (Morales, 2002). Common thyme (*T.*
108 *vulgaris*) is a woody, small-bodied plant (5-60 cm in height) growing in open environments.
109 As in all Lamiaceae, cross-sections of young shoots are quadrangular becoming circular with
110 increasing age. Leaves are simple, lanceolate to ovate, with a small petiole and arranged in
111 an opposite phyllotaxy. The leaf blade is leathery with revolute margins and both leaf
112 surfaces are covered with glandular trichomes containing essential oil; the abaxial surface is
113 covered by an indumentum of peltate hairs, indicating, along with the revolute margins,
114 adaptation to drought. The flowers, have an axial symmetry, can be white to pink and are
115 grouped on a terminal spike borne on the main stem or branch. Fruits are tetrachenes. This
116 species grows in the "garrigue" (Mediterranean mattoral), on dry grasslands and in rocky
117 zones from the thermo-Mediterranean zone to the mountain areas of the western
118 Mediterranean (Granger and Passet, 1973, Tison *et al.*, 2014).

119 Two genetically controlled polymorphisms are known within the species. These include (a)
120 gynodioecy and (b) the monoterpene composition of the essential oils (Thompson *et al.*,
121 1998). The latter is known to demarcate six chemotypes represented by: thymol (T),
122 carvacrol (C), geraniol (G), alpha-terpineol (A), thuyanol-4 (U) and linalool (L), which
123 originate from an epistatic series of five biosynthetic loci with the following sequence:
124 G>A>U>L>C>T (Vernet *et al.*, 1986). The different chemotypes therefore represent markers

125 for each genotype. In *T. vulgaris* chemotypes differ in terms of the phenolic or non-phenolic
126 nature of the monoterpene: thymol and carvacrol are phenolic monoterpenes, whereas
127 alpha-terpineol, linalool, geraniol and thuyanol-4 are non-phenolic. In France, the phenolic
128 chemotypes are mostly distributed in the warm coastal zones, while non-phenolic
129 chemotypes grow mostly in the more hilly inland zones where the winters are colder
130 (Thompson *et al.*, 1998, 2013; Amiot *et al.*, 2005).

131 **Study site—**

132 The study is located in the Saint-Martin de Londres basin, 25 km north of Montpellier
133 (43°48'N, 03°46'E; Hérault, France, Fig. 1). The area covers approximately 8 x 10 km and was
134 selected because thyme stands are present across approximately 80% of its surface (Vernet
135 *et al.*, 1977a). Lying at the foot of two local hills known as Pic Saint-Loup (658 m) and Hortus
136 (512 m), the zone experiences variable micro-climatic conditions, where low altitude zones
137 (<400m) have relatively higher humidity and lower temperatures and the higher altitude
138 zones (>400m) have relatively lower humidity and higher temperatures (Thompson *et al.*,
139 2002, 2004). This range of microclimates favours the co-existence of all six of the thyme
140 chemotypes observed throughout France (Vernet *et al.*, 1977a; Vernet *et al.*, 1986,
141 Thompson *et al.*, 1998). The area has been a centre of scientific study, since the beginning of
142 the 1960's, (Thompson *et al.*, 1998) and the chemotype composition of more than 150
143 stations has been determined (Vernet *et al.*, 1977a). Based on the map of population
144 chemotype profiles drawn up by Vernet *et al.* (1977b) as well as more recent data
145 (Thompson *et al.*, 2013), we investigated growth form variation in thyme by selecting two
146 stations for each chemotype, where the chemotype composition is known and the targeted
147 chemotype is dominant (Table 1; Thompson *et al.*, 2013).

148 **Habitats and growth forms—**

149 Phenolic and non-phenolic chemotypes grow in different habitats and different plant
150 communities (Vernet *et al.*, 1977a). Individuals from the phenolic chemotypes, thymol and
151 carvacrol, have been observed to grow as "shrub-like" individuals (Fig.2C) having relatively
152 large numbers of more proximally placed branches, in high stature wooded habitats such as
153 mixed oak groves (*Quercus ilex-Q. pubescens*), where green oak (*Q. ilex*) is dominant (Vernet
154 *et al.*, 1977a). Thyme plants grow on open ground between patches of oak groves, and on
155 rocky ground where they form dense patches occupying a large proportion of each zone.
156 Individuals from the non-phenolic chemotypes, grow as more "bush-like" individuals
157 (Fig.2A,B) with generally more distally placed branches, in less rocky locations, in lower
158 stature wooded, brush and herbaceous formations characterized by *Rosmarinus officinale*,
159 *Lavandula angustifolia*, *Brachypodium phoenicoides*, *Carex halleriana*, *Carex glauca*, and
160 *Festuca ovina*, (Vernet *et al.*, 1977a). These chemotypes therefore grow within denser, lower
161 stature vegetation, which includes tall herbs. The chemotype known as thuyanol-4 grows in
162 habitats with intermediate conditions, at the edge of high stature woods with higher
163 humidity levels, characterized by the presence of *Amelanchier rotundifolia*, *Cornus*
164 *sanguinea*, *Acer monspessulanum*, *Brachypodium pinnatum* and *Viola alba*.

165 **Architectural analysis—**

166 Preliminary observations indicated that *T. vulgaris* potentially varied significantly in terms of
167 form, shape, size and branching within the study area. The architectural study aimed to (1)
168 determine more specifically the vegetative architecture of the species and, (2) characterize
169 the architectural traits that underlie the differences in growth form. Analysis of architectural
170 traits and their developmental variations was carried out on 50 individuals of the species for

171 each of the 12 stations, incorporating all ontogenetic stages. Architectural analyses were
172 carried out according to Hallé and Oldeman (1970), Hallé et al. (1978), Edelin (1984, 1990),
173 Barthélémy et al. (1989, 1991), Barthélémy and Caraglio (2007) and basically followed the
174 following procedure.

175 *(a) Identification of ontogenetic stages (seedling to senescent plants)* — The identification of
176 ontogenetic stages, relatively straightforward for *T. vulgaris*, and was based on the increase
177 in complexity resulting from development of additional stems branches and other organs.

178 *(b) Characterization of different axis categories of the above ground cauline system*— The
179 axis categories of a plant's architecture are the different types of stem (e.g. main stem,
180 branch, fertile shoot, short shoot) that comprise the plant body. Different clades and species
181 have variable kinds of axis categories, so the kinds of axis category present for a given
182 species and the way these are developmentally arranged can differ widely between species.
183 The axis category can also include a notion of the overall function, such as "leaf bearing" or
184 "fertile", which represent just two of many kinds of axis category trait. Others include, for
185 example the uprightness or orientation of the cauline axes (e.g. upright, radially symmetrical
186 leaves/branches = orthotropic; as well as horizontal and bilaterally symmetrical
187 leaves/branches = plagiotropic). For *T. vulgaris* we identified three kinds of axis category,
188 present in all of the sampled individuals that combine to produce the architectural units that
189 make up the whole plant of this species.

190 *(c) Identification of the architectural unit(s) that build up the whole plant from younger to*
191 *older individuals.*— Identification of the architectural unit or architectural units involves
192 observing how axis categories are grouped into a hierarchically organised architectural unit
193 which may be repeated during growth to build up the whole plant.

194 Some plants are built up from the development of repeated "simple" architectural units
195 across the whole plant body during ontogeny. Others are built up of more complex
196 hierarchies; in these the "simple" architectural units build up more "complex" units and it is
197 the repeated development of these more complex units that make up the whole plant. In *T.*
198 *vulgaris* we identified (1) a basic "simple" architectural unit we refer to as the "module"
199 which built up (2) the more complex repeated unit we refer to as the "branched complex".
200 The architectural analysis describes how these two units— "module" and "branched
201 complex", are combined to produce variations in whole plant architecture as well as growth
202 form diversity.

203 *(d) Reiteration of architectural units*— Reiteration includes processes by which architectural
204 units develop on the plant body via partial or total duplication of an architectural unit. In this
205 study we identified two types of reiteration. (1) In *T. vulgaris* as in many other plants,
206 reiteration can occur as a result of the normal ontogenetic sequence from young to older
207 individuals with changes in shape, size and complexity known as "sequential reiteration"
208 (Barthélémy and Caraglio, 2007; p390). (2) Reiterations can also occur, in addition to those
209 formed during normal development, as a result of responses to environmental cues or
210 perturbation; such kinds are referred to here as "delayed reiterations" (Barthélémy and
211 Caraglio, 2007; p390). Both kinds of reiterative process occur in *T. vulgaris*. In the following
212 study we identified both sequential and delayed reiterations and evaluated their roles in
213 mediating architectural diversity, growth form variability as well as observing their patterns
214 of development between different chemotypes.

215 **Links between architecture, growth form and chemotypes—**

216 Finally a comparison of architectural analyses from sites dominated by different chemotypes
217 enabled us to characterize how architectures co-varied in terms of chemotype, growth form
218 and habitat preference. To determine how the variability of architecture in *T. vulgaris* is
219 potentially linked to different chemotypes, we measured the occurrence of architectural
220 traits for each of the 12 study sites representing the six chemotypes. We installed two
221 quadrats measuring 4 x 4 m at each site and characterized the architectural traits of all the
222 thyme individuals within each quadrat, for a total of 3,400 individuals. We then compared
223 the proportions of each of these traits (a) between the sites and (b) between the sites
224 grouped according to the nature of the monoterpene of the dominant chemotype. The
225 comparisons used equal proportion tests and pairwise comparisons for the data based on
226 proportions. The statistical analyses were performed with R software (R Core Team, 2016).

227 **RESULTS**

228 **Architectural analysis—**

229 The architectural analysis of *T. vulgaris* identified three levels of structural complexity: the
230 module, the branched complex, the whole plant.

231 *The module—*

232 In all observed individuals of *T. vulgaris* from the St Martin de Londres, the basic
233 architectural unit of the species was represented by what we term the module (Fig. 3A).
234 Each module comprises three axis categories (C1-3); these include the main stem (C1) known
235 as a monopodium, which bears a tiered branch system of two further axis categories C2 and
236 C3 branches, each arranged in an opposite phyllotaxy. The main stem (C1) is orthotropic
237 (upright), and is substantially wider than the (C2-3) branches and ends distally with a

238 terminal inflorescence. Its growth and branching are rhythmic (i.e. the axis surface bears
239 marks corresponding to halts in growth, and branches are distributed in tiers). Growth units
240 of the (C1) axis are delimited by short internodes that bear branches (C2), also in tiers, and in
241 a mesotonic organisation (middle position along the stem segment). The main stem also
242 produces short shoots (C3) in both acrotonic (distal or tending towards increasingly distal)
243 and basitonic positions (basal or tending towards increasingly basal) along the stem
244 segment; branching symmetry of C3 axis categories is radial. Branches (C2) are also
245 orthotropic and bear a terminal inflorescence. Their growth units also bear short shoots (C3)
246 in tiers in a mesotonic position; their branching symmetry is also radial. The short shoots
247 (C3) are small unbranched orthotropic axes with very weak or no secondary growth, and
248 never flower.

249 *The branched complex—*

250 In *T. vulgaris*, all individuals are built up of 1 or more architectural units we term branched
251 complexes. The branched complex represents a higher order assemblage of modules
252 (described above) and it is the developmental organisation of this architectural level that
253 represents the main source of architectural and growth form variation in *T. vulgaris* within
254 the study area. Each branched complex is a large—compared to individual modules—
255 polychasial sympodium (Fig.3B) made up of a developmental series (1st to 3rd order or more)
256 of monopodial modules (Fig. 3A), each constructed from C1, C2 and C3 axes as described
257 above. Each module develops from the ultimate leaf axils (below the inflorescences) of the
258 module below. Module size and complexity decreases along the branched complex from 1st
259 to higher order modules so that in fully developed individuals, most distal modules are short

260 and bear no C2 axes. These ultimate modules comprise only one (C1) axis with a terminal
261 inflorescence and lateral (C3) short shoots.

262 *The whole plant—*

263 Architecture of *T. vulgaris* differed principally in terms of the number and arrangement of
264 branched complexes (Fig. 3C). We identified three main kinds of architectural variation of
265 the whole plant. The first, termed acrotonic consists of only a single developed branched
266 complex (primary branch complex) bearing relatively large modules positioned towards the
267 apex of the main stem (Fig. 3C). The second, termed mesotonic, consists of the primary
268 branch complex on which has developed several (2-4) secondary branched complexes
269 (Fig.3B) inserted on the second growth unit of the main primary branched complex. The
270 third, termed basitonic, also consists of a primary branched complex, but on which several
271 secondary branched complexes have developed (Fig.3C) on the first growth unit of the
272 primary branched unit. Diminutive branched complexes or simple C2 axes resulting from
273 delayed development can both often complete the architectures of the whole plant. These
274 generally occur following trauma, from latent buds located near halted growth points. They
275 are mainly located at the base of the first module of the primary branched complex, but also
276 in its apical section, at the base of the following modules and at the bases of secondary
277 branched complexes. Development of the sequential and delayed branched complexes is
278 often accompanied by longitudinal splitting of the main axis. Grooves appear along the (C1)
279 stem resulting from local cessation of cambial activity. Cambial growth continues between
280 grooves and lobes of wood are formed that expand from year to year. In the oldest modules
281 of the primary or secondary branched complexes, the stem eventually splits down to the
282 roots at the level of the grooves leading to complete or partial fragmentation of the

283 branched complex. Overall, *T. vulgaris* can be found as basically three different growth forms
284 based around a small-bodied woody organisation and varying from basally branched
285 "shrubby" or "shrub-like" growth forms to more apically branched "bushy" or "bush-like"
286 growth forms. The architectural analysis identified exactly how the variation of "shrubbiness
287 to bushiness" was achieved by specific changes in growth and position of basitonic,
288 mesotonic and acrotonic branched complexes.

289 ***Architectures and chemotypes—***

290 *T. vulgaris* can develop three kinds of architecture according to relatively regular and
291 hierarchic development of stem categories and architectural units (modules and branched
292 complexes). Below we investigate how these architectures varied between chemotype sites
293 during the normal ontogenetic development (reiteration of sequential branched complexes).
294 Then we investigate how the capacity to further change the plant's architecture by
295 reiteration of delayed branched complexes, can vary between chemotype sites.

296 *Chemotypes and sequential branched complexes—*

297 The analyses indicate that the three different architectures are present at each of all 12 sites
298 (Fig. 4) but in significantly different proportions of bush-like acrotonic and/or mesotonic
299 compared to shrub-like (basitonic). Since each site is dominated by one chemotype, it is
300 therefore likely that each chemotype is capable of developing all three architectures, but
301 importantly, in different proportions at different sites. Below we summarize how different
302 architectures are distributed between the sites dominated by different chemotypes and in
303 terms of biosynthesis pathway – as phenolic or non-phenolic.

304 Sites dominated by the phenolic, thymol and carvacrol chemotypes showed a significantly
305 higher proportion of basitonic architectures (shrub-like growth forms) than at non phenolic
306 sites dominated by (alpha-terpineol, geraniol, tujanol-4, linalool) ($\chi^2= 159.2298$, $df = 1$,
307 $P<0.001$.Fig.4). At these non-phenolic sites, acrotonic to mesotonic, bush-like growth forms
308 were more common.

309 At phenolic dominated sites there was little variation in proportions of architectures
310 between chemotype dominated sites. At carvacol locations, basitonic architectures were the
311 most common (62-64%) with mesotonic forms representing about a third (27-31%) and
312 acrotonic architectures being scarce (3-9%). Thymol sites, showed a similar diversity range;
313 over half were basitonic (50-52%), there were similar levels of mesotonic (39-41%) and few
314 acrotonic forms (6-10%).

315 Levels of architectural diversity among non-phenolic dominated sites were more varied.
316 Interestingly, at sites dominated by thuyanol (the terpenoid biosynthetically adjacent to the
317 phenolic terpenoids), proportions of architectures were actually very similar to those of the
318 phenolic sites; these showed similar levels of basitonic (45-53%), mesotonic (41-46%) and
319 acrotonic (11-17%) architectures.

320 The remaining non-phenolic sites showed significantly different proportions of architectures
321 compared with the phenolic sites (plus that of the non-phenolic thuyanol). All showed
322 significantly lower proportions of basitonic, shrub-like forms (linalool 16-36%, Alpha-terpinol
323 17-34, geraniol 31-34). However, the three sites differed in proportions of mesotonic and
324 acrotonic forms. Linalool and geraniol sites showed high levels of mesotonic architectures
325 (linalool 16-36%, geraniol 31-34) and low levels of acrotonic forms (linalool 16-36, geraniol
326 31-34). However Alpha-terpinol sites showed the opposite with much higher—the highest

327 among all chemotypes studied—levels of acrotonic forms (39-44%) and relatively lower levels
328 of mesotonic forms (26-38%) – more equivalent to the proportion found among phenolic
329 sites.

330 *Chemotypes and delayed branched complexes—*

331 Overall, at phenolic-dominated sites (Fig. 5.A), individuals developed more delayed basally
332 branched complexes than non-phenolic chemotypes ($\chi^2=23.2688$, $df = 1$, $P<0.001$). Carvacrol
333 sites notably showed 100% of individuals with basitonic delayed reiteration and high
334 percentages occurred at both thymol sites (80-95%).

335 At non-phenolic sites, delayed basal reiterations though significantly fewer were
336 nevertheless still at relatively high levels, compared with sequential reiterations, with levels
337 of approximately 64%. Between sites, levels were distinctly variable for two of the sites:
338 thuyanol (65% -90%), linalool (50-70%) but less so for the two others: Alpha-Terpineol, (50-
339 55%) and geraniol (both sites 65%). Interestingly, as in the analysis of sequential reiterations,
340 the non-phenolic thuyanol site, showed the highest proportions of delayed basal reiterations
341 among the non-phenolic chemotypes.

342 At the phenolic-dominated sites (Fig. 5.B), the overall proportion of delayed apical branched
343 complexes was significantly smaller than at non-phenolic sites ($\chi^2 =24.4241$, $df = 1$, $P<0.001$)
344 amounting to 12.5% of the sample. It varied from 5% at the carvacrol 1 site to 35% at the
345 thymol 1 site.

346 Overall at non-phenolic sites, much higher levels were observed with 46% of the individuals
347 displayed delayed apical branched complexes but varied between sites of each chemotypes;
348 thuyanol (30-40%), linalool (55-65%), alpha-terpineol (50-60), geraniol (25-40%) .

349 **DISCUSSION**350 ***Architecture of T. vulgaris—***

351 At first sight in their natural habitats, small-bodied, short-statured, highly branched, woody
352 growth forms of *Thymus vulgaris* show a complex, variable and even chaotic organisation
353 that effectively masks their precise architecture and development. This is particularly the
354 case when individuals are observed across different habitats and belong to different genetic
355 chemotypes with potentially different developmental patterns. Our study showed that
356 shape, form and architecture of *T. vulgaris*, can be readily described in terms of different
357 organisational levels of the cauline system: from the basic module, to the arrangements of
358 modules into the primary branched complex and the organisation primary branched
359 complexes along with additional secondary branched complexes into the whole plant.

360 In this species of thyme the same basic module organisation was identified in all the
361 individuals and across all of the different habitats for *T. vulgaris*, thus representing the basic
362 building block and lowest order architectural unit for the species, built up from three
363 different axis categories. In all individuals observed across 12 sites, the entire aerial plant
364 body is derived from acrotonic repetitions of this module to form what we term branched
365 complexes. Our study showed that whole plants across all these habitats are constructed
366 from either a single, primary, branched complex, or repeated development of branched
367 complexes across the plant body by two main processes: (i) sequential reiteration during
368 ontogeny and (ii) delayed reiteration in response to external events. *T. vulgaris* can
369 therefore display very different shapes, forms and architectures as a result of relatively
370 simple, symmetrical and hierarchic repetitions of the basic architectural units both during
371 ontogeny and as a result of environmental cues.

372 The development of different, hierarchic architectural levels within the same plant species
373 and processes of "repetition" and "nesting" of elementary structures is highly characteristic
374 of the variability of shape, form and architecture in vascular plants (Barthélémy, 1991; Millet
375 *et al.*, 1998; Charles-Dominique *et al.*, 2010, 2012, 2015; Millet, 2012). However, the exact
376 causes—genetic, hormonal, anatomical and structural as well as many of the perceived
377 functional attributes, e.g. mechanical support, light capture, space exploitation are not fully
378 understood.

379 One potential functional role of the reiteration process is that of generally modulating size
380 and surface of the canopy among long-lived species (Hallé, 1986). The example of thyme,
381 which remains small-bodied and might live for only a few decades, suggests that repetition
382 and nested organisation of architectural units is not just confined to long life-spans and
383 large-bodied woody plants. It is also an important developmental feature of smaller-bodied,
384 shorter lived, woody plants.

385 ***Growth form variations and architectural traits—***

386 The architectural analysis revealed that variability of the growth form in the species can
387 depend on a single architectural feature: reiteration of the branched complex. Two relatively
388 simple developmental contingencies can explain much of the architectural variability in the
389 species. In the first, the primary complex does not or is unable to reiterate and the plant
390 develops only this branched structure and an overall acrotonic architecture. In a second
391 scenario, the primary complex is able to reiterate and sequential reiteration takes place on
392 lateral shoots growing on the first module of the plant. In this second model, a wide diversity
393 of growth forms or "shrubbiness" to "bushiness" results simply from the location of the
394 largest branched complexes. If the reiterations develop on the first growth unit of the

395 module, the plant becomes basitonic or, more "shrub-like"; if they develop along the second
396 or third growth unit, the plant becomes mesotonic or more "bush-like". The timing and
397 positioning in the development of reiterations can therefore have a key effect on the
398 perceived organisation when applying informally circumscribed growth forms. Such growth
399 form types such as "shrub-like" and "bush-like" can differ significantly in terms of the
400 position and degree of development of reiterations of the branched complex.

401 The findings highlight three different architectural variations. These are broadly consistent
402 with previous classic interpretations of plant morphology where basitonic organisations have
403 been viewed as characteristic of shrubs and acrotonic organisations being characteristic of
404 trees (Troll 1937, Rauh, 1938, Barnola and Crabbé, 1991). Interestingly, in this study, purely
405 acrotonic individuals of thyme had, in a sense, the appearance of "miniature trees" with a
406 single primary, main axis equivalent terminating in a series of divided modules, which
407 resembled and arguably functioned analogously to the crown of a tree.

408 Modifications of growth form have been reported in a wide range of plant lineages and
409 organisations. The changes from monoaxial to polyaxial individuals in species such as
410 *Trifolium pratense*, *Helichrysum arenarium*, or *Pastanica sativa* (Zhukova and Glotov, 2001)
411 can be interpreted as an ability to reiterate at the base. These are similar to the situations in
412 *Zea mays*, *Pisum sativum* (Mouliia *et al.*, 1999) and *Plantago lanceolata* (Zhukova, 2001)
413 which also can develop multi-stemmed individuals and which were reported to have
414 resulted from reiteration. In yet other herbs and forbs, variation of the reiteration process
415 can impact other potentially adaptive life history traits based on whole plant organisation:
416 *Arabidopsis thaliana* (Melzer *et al.*, 2008), *Trifolium pratense*, *Trifolium montanum*,
417 *Helichrysum arenarium* and *Medicago falcate* (Zhukova and Glotov, 2001).

418 In many of these species it is a delayed reiteration that facilitates a change from an annual
419 habit to a biennial habit. Finally, reiteration may also play a role in more profound changes in
420 structure and life history: for example, within the *Gamotion* section of the genus *Hedysarum*
421 (Fabaceae), the ability to reiterate permits a permanent stock, which facilitates the passage
422 from herbaceous (*H. setigerum*, *H. dahuricum*, *H. austrosibiricum*) to shrubby forms (*H.*
423 *fruticosum*) (Karnaukhova, 2015).

424 **Architecture and chemotypes—**

425 The analysis of numerous individuals in the field, allowed us to test whether there is any
426 relationship between architectural variability in *T. vulgaris* and its spatially distributed
427 chemotypes. Interestingly, there was a marked tendency to develop basitonic architectures
428 at phenolic dominated sites compared with three out of the four non-phenolic chemotype
429 sites which largely develop acrotonic and mesotonic architectures. Different monoterpenes
430 produced by thyme are known to be synthesized at different stages of the biosynthesis chain
431 (Thompson *et al.*, 1998, Thompson, 2002). Depending on the genotype, the synthetic
432 pathway produces the following monoterpenes in increasing order of complexity (Fig. 4, left
433 to right): geraniol, α -terpineol, thuyanol-4, linalool then carvacrol or thymol. To our
434 knowledge, there has been no study suggesting a possible link, causal or non-causal of
435 monoterpenes in the morphogenesis and architecture of a plant. However, it is compelling
436 to note that chemotype status and architectural type depend on relative "early" or "late"
437 positions in (a) the biosynthetic pathway and (b) the early-formed (proximal) and later-
438 formed (distal) segments of the plant. Sites at which most individuals possess simpler, non-
439 phenolic terpenoids formed early in the biosynthesis produce most phenotypes with either
440 modules and/or delayed branched complexes in a "younger" position on the ultimate

441 growth unit of the module below the apex. Sites at which most individuals possess more
442 complex, phenolic terpenoids formed later in the biosynthesis produce most phenotypes
443 with branch complexes in an "older" position near the plant base. Interestingly this is true
444 for both the production of branched complexes during the plant's normal ontogeny (Fig. 4)
445 as well as the delayed reiteration of basitonic versus and acrotonic branch complexes (Fig.
446 5). An unexpected finding in the overall results was that architectures found at the non-
447 phenolic sites dominated by thuyanol, showed a rather different pattern of architectures
448 where the range of sequential architectures were more similar to phenolic sites than non-
449 phenolic sites. However these architectures differed significantly from the phenolic sites in
450 terms of producing relatively high levels of both acrotonic and basitonic delayed reiterations,
451 which differs strongly from patterns seen in phenolic sites.

452 Clearly, further studies are needed to resolve the mechanisms underlying the architectural
453 variations and chemotype. Our observations suggest that architectural diversity might
454 perhaps not be entirely reliant on presence or absence of phenolic or nonphenolic
455 terpenoids but perhaps in terms of developmental timing or sequence along the
456 biosynthesis chain from less complex non-phenolic to more complex phenolic terpenoids.
457 This would perhaps most readily explain the partially "intermediate" nature of the growth
458 form diversity at thuyanol sites. At a broader context, the results do underline the possibility
459 that different chemotypes in *T. vulgaris*, tend to produce different architectures, shapes and
460 sizes within the species as a whole. This is of potential relevance for understanding how the
461 species might respond in terms of changing habitat preference to climatic change
462 (Thompson et al., 2013). Recent studies show that within the St. Martin de Londres region, *T.*
463 *vulgaris*, is undergoing changes in habitat preference towards sites that were formally
464 constrained by early winter freezing. Our study shows that different phenotypes are linked

465 to different chemotypes within the species and that this might have some adaptive
466 significance either linked directly to the whole plant organisation and/or some other
467 functional attributes.

468 ***Environmental constraints on architecture—***

469 While architectural variations might be linked to environment, we are not aware of specific
470 ecophysiological traits in *Thymus vulgaris* that might be linked directly to its overall form. A
471 classic interpretation of how architectural organisation might follow general environmental
472 constraints, according to Raunkiaer's concepts, would suggest that the arrangement and
473 renewal of buds of a plant and hence its overall structure, would be linked to climatic
474 conditions. Under this general principle, more severe constraints result in the renewal buds
475 to be located toward the base of the plant and near the ground.

476 In *T. vulgaris*, chemotypes developing mostly either basitonic or acrotonic plants grow in
477 different microclimates (Vernet et al., 1977a, Thompson et al., 1998). Basitonic architectures
478 more common among phenolic chemotypes are found in hotter and drier habitats, whereas
479 acrotonic architectures, more common among non-phenolic chemotypes, grow in less hot
480 and more humid habitats, in addition to sites experiencing freezing temperatures in early
481 winter (Amiot, 2005).

482 The spatial pattern of architectural types we have identified suggests underlying
483 environmental constraints that might be acting on the overall organisation of the plant. We
484 suggest that, hotter drier summer conditions inducing higher evapo-transpirative demands
485 and periods of hydraulic stress might favour shorter, lower-stature, basitonic architectures.
486 Such forms would be possibly less exposed to higher evapotranspiration stress in summer on
487 account of being sheltered by the soil-air boundary and lower air flow across the canopy.

488 However, such forms might perform less well at lower altitude sites in the St. Martin de
489 Londres region where general proximity to the soil might increase mortality via early winter
490 freezing.

491 At less hot, less dry sites, acrotonic architectures with more elevated forms might be less
492 effected by critical evapo-transpirative demands during hot summer months and less
493 affected by early winter freezing because of their raised proximity form the ground. Clearly,
494 while these scenarios might offer some grounds for exploring differences in architecture
495 with microclimate, further studies should aim to find out how potentially crucial
496 ecophysiological traits are linked to the architectures observed among these small-bodied
497 woody plants.

498 ***Roles of biotic competition on architecture and growth form—***

499 According to Vernet *et al.* (1977a), most non-phenolic chemotypes of *T. vulgaris*, with the
500 exception of thuyanol-4 chemotypes, grow in plant communities with dense herbaceous
501 stands of *Lithodora fruticosa*, *Fumana cordifolia*, *Festuca ovina*, *Brachypodium phoenicoides*,
502 *Carex halleriana*, *Carex glauca*). Phenolic chemotypes, however, grow at sites dominated by
503 high stature, woody plants interspaced with open areas, often with patches of bare soil
504 where thyme is the dominant species. Non-phenolic chemotypes develop more bush-like,
505 acrotonic architectures where the canopy is positioned more distally on the plant,
506 potentially serving to better compete for light with other sympatric species and with a
507 woody perennial life history, might be particularly effective against annual herbs. In more
508 open plant communities, where competition for access to light is less, the more common
509 basitonic architectures of phenolic chemotypes is more consistent with lateral spreading and
510 occupation of the open space around them. In summary, and possibly superimposed on the

511 abiotic microclimate, basitonic architectures in thyme possibly represent an architectural
512 trait of phenolic chemotypes for living in open communities and acrotony a suitably adapted
513 trait of non-phenolic chemotypes in low stature, herbaceous habitats.

514 ***Chemotype identification and systematics of Thyme—***

515 The links between architectural types and chemotypes in thyme raises the possibility of
516 identifying different genetic assemblages in the field. The chemical determination of a
517 chemotype in the field is hardly possible (Thompson *et al.*, 1998) and constitutes a time-
518 consuming constraint on ecological studies. Our study has suggested that the presence or
519 absence of reiterated complexes can be relatively diagnostic for differentiating the broad
520 categories of phenolic and non-phenolic chemotypes. The traits are easily observed and can
521 be easily implemented in the field for large samples.

522 Until recently, the genus *Thymus* was considered to be monophyletic and well defined on
523 the basis of morphological and chemical criteria (Morales, 2002), which were believed to be
524 closely linked (Adzet *et al.*, 1977). However, recent molecular phylogenies of the Lamiaceae
525 show that the genus *Thymus* is paraphyletic, potentially including the genera *Argantoniella*
526 and *Saccocalyx* depending on the molecular marker used (Brauchler *et al.*, 2010). Several
527 authors agree that a revision of the entire *Thymus* genus is needed; using a combined
528 approach with a revised use of morphological characters (Federici *et al.*, 2013). Potential
529 morphological characters could include the architectural features and developmental motifs
530 identified in our study for *Thymus vulgaris* might have evolved across the whole genus.
531 *Thymus* is well known to have many chemotypes and as we have seen a range of specific
532 architectural traits can contribute to a range of different growth forms (Jalas, 1971, Morales,
533 2002). Since these characters are related to the more or less basitonic reiteration mode in *T.*

534 *vulgaris*, it is possible that variations might occur elsewhere within the genus and could then
535 prove interesting for helping to separate natural species, as it separates subsets related to
536 chemotypes within the species *T. vulgaris*.

537 Our study has shown that architectural analysis is effective in revealing the morphological
538 traits underlying differences between shrub-like and bush-like growth forms in *Thymus*
539 *vulgaris*. The presence of multiple growth forms within the same taxon and the potential for
540 transitions between them is an important phenomenon that potentially underlies the
541 morphological diversity, habitat preference, ecology and response to climate change. For
542 reasons of time and simplicity research efforts, might tend to focus on basic though
543 relatively easy to measure morphological features. Though readily observed, it is possible
544 that "simple" traits might not point to specific functioning or might not even be biologically
545 meaningful. Our study demonstrates that it is possible to use architectural traits that are as
546 "simple" morphological traits, but which provide a rich source for interpreting the structural
547 development and functional attributes of the entire plant. The positioning of reiterated
548 complexes, which is crucial for modulating the different growth form variations in *T. vulgaris*,
549 is decisive in the spatial occupation of the plant and in its relationship with neighbouring
550 organisms.

551 **Acknowledgements**

552 This work was carried out as part of the TAFER project. This project is supported by Agropolis
553 Fondation and SYSTRA under reference ID 1200-014 through the "Investissements d'avenir"
554 program (Labex Agro: ANR-10-LABX-001-01). The authors thank J.D. Thompson (CNRS-CEFE,
555 Montpellier) for plot chemotypes composition data. The authors also thank Flore En Thym
556 SAS for funding the preliminary studies that led on to this work, Tristan Charles-Dominique,

557 Hugo Vincent for useful comments on the manuscript and Gaëlle Viennois for helping with
558 map production.

559 **Literature cited**

560 AMIOT, J., Y. SALMON, C. COLLIN, AND J. D. THOMPSON. 2005. Differential resistance to freezing and
561 spatial distribution in a chemically polymorphic plant *Thymus vulgaris*. *Ecology*
562 *Letters* 8: 370-377.

563 ADZET, T., R. GRANGER, J. PASSET, AND R. SAN MARTIN. 1977. Le polymorphisme chimique dans le
564 genre thymus: sa signification taxonomique. *Biochemical systematics and ecology* 5:
565 269-272.

566 ARBONNIER, M. 2002. Arbres, arbustes et lianes des zones sèches d'Afrique de l'Ouest.
567 Editions Quae.

568 BARNOLA, P., AND J. CRABBÉ. 1991. La basitonie chez les végétaux ligneux. Déterminismes et
569 variabilité d'expression. In C. Edelin [ed.], *L'arbre—Biologie et développement*.
570 *Naturalia Monspeliensia*, 381-396, Montpellier.

571 BARTHÉLÉMY, D. 1991. Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. *Acta*
572 *Biotheoretica* 39: 309-323.

573 BARTHÉLÉMY, D., AND Y. CARAGLIO. 2007. Plant Architecture: A dynamic, multilevel and
574 comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany*
575 99: 375-407.

576 BARTHÉLÉMY, D., C. EDELIN, AND F. HALLÉ. 1989. Some architectural aspects of tree ageing.
577 *Annales des sciences forestières*, 46: 194s-198s.

578 BATEMAN, R.M., (1994). Evolutionary-developmental change in the growth architecture of
579 fossil rhizomorphic lycosids: Scenarios constructed on cladistic foundations.

- 580 *Biological Reviews* 69: 527-597
- 581 BÖHLE, U.-R., HILGER, H.H., MARTIN, W.F., (1996). Island colonisation and evolution of the
582 insular woody habit in *Echium* L. (Boraginaceae). *Proceedings of the National*
583 *Academy of Sciences USA* 93: 11740-11745.
- 584 BRADSHAW, A. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in*
585 *genetics* 13: 115-155.
- 586 BRÄUCHLER, C., H. MEIMBERG, AND G. HEUBL. 2010. Molecular phylogeny of Menthinae
587 (Lamiaceae, Nepetoideae, Mentheae) – Taxonomy, biogeography and conflicts.
588 *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55: 501-523.
- 589 BRIGGS, D., AND S. WALTERS. 1997. Plant variation and evolution. Cambridge University
590 Press.
- 591 CHARLES-DOMINIQUE, T., C. EDELIN, AND A. BOUCHARD. 2010. Architectural strategies of
592 *Cornus sericea*, a native but invasive shrub of Southern Quebec, Canada, under an
593 open or a closed canopy. *Annals of Botany* 105: 205-220.
- 594 CHARLES-DOMINIQUE, T., C. EDELIN, J. BRISSON, AND A. BOUCHARD. 2012. Architectural
595 strategies of *Rhamnus cathartica* (Rhamnaceae) in relation to canopy openness.
596 *Botany-Botanique* 90: 976-989.
- 597 CHARLES-DOMINIQUE, T., C. EDELIN, A. BOUCHARD, P. LEGENDRE, AND J. BRISSON. 2015. Using
598 intra-individual variation in shrub architecture to explain population cover. *Oikos*
599 124: 707-716.
- 600 DHARANI, N. 2006. Field guide to acacias of East Africa. Struik.
- 601 EDELIN, C. 1984. L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale.
602 Ph.D Thesis, Université de Montpellier 2.
- 603 ----- . 1990. The monopodial architecture: the case of some tree species from tropical Asia.

- 604 *Forest Research Institute Malaysia Research Pamphlet* 105: 1-222.
- 605 FEDERICI, S., A. GALIMBERTI, F. BARTOLUCCI, I. BRUNI, F. DE MATTIA, P. CORTIS, AND M. LABRA.
606 2013. DNA barcoding to analyse taxonomically complex groups in plants: the case of
607 *Thymus* (Lamiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 171: 687-699.
- 608 GRANGER, R., AND J. PASSET. 1973. *Thymus vulgaris* spontane de France: Races chimiques et
609 chemotaxonomie. *Phytochemistry* 12: 1683-1691.
- 610 HALLÉ, F. 1986. Deux stratégies pour l'arborescence: gigantisme et répétition. In C. Edelin
611 [ed.], Colloque International sur l'arbre, 159-170, Montpellier, France.
- 612 HALLÉ, F. AND R. OLDEMAN. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des
613 arbres tropicaux.
- 614 HALLÉ, F., R. A. A. OLDEMAN, AND P. B. TOMLINSON. 1978. Tropical trees and forests. Masson,
615 Paris.
- 616 JALAS, J. 1971. Notes on *Thymus* L. (Labiatae) in Europe. I. Supraspecific classification and
617 nomenclature. *Botanical Journal of the Linnean Society* 64: 199-235.
- 618 KARNAUKHOVA, N. A. 2015. Ontogenesis and life forms of *Hedysarum* L. (Fabaceae) in South
619 Siberia. *Contemporary Problems of Ecology* 8: 614-623.
- 620 KIRCHNER, O. V., E. LOEW, AND C. SCHRÖTER. 1908. Lebensgeschichte der Blütenpflanzen
621 Mitteleuropas : Spezielle Ökologie der Blütenpflanzen Deutschlands, Österreichs und
622 der Schweiz. E. Ulmer, Stuttgart.
- 623 MELZER, S., F. LENS, J. GENNEN, S. VANNESTE, A. ROHDE, AND T. BEECKMAN. 2008. Flowering-
624 time genes modulate meristem determinacy and growth form in *Arabidopsis*
625 *thaliana*. *Nature Genetics* 40: 1489-1492.
- 626 MILLET, J. 2012. L'architecture des arbres des régions tempérées: son histoire, ses concepts,
627 ses usages. Éditions MultiMondes.

- 628 MILLET, J., A. BOUCHARD AND C. ÉDELIN. 1998. Plant succession and tree architecture: an
629 attempt at reconciling two scales of analysis of vegetation dynamics. *Acta*
630 *Biotheoretica* 46: 1-22.
- 631 MORALES, R. 2002. The history, botany and taxonomy of the genus *Thymus*. In R. Morales, E.
632 Stahl Biskup, AND F. Sáez [eds.], *Thyme: the genus Thymus*, 1-43. CRC Press, London.
- 633 MOULIA, B., C. LOUP, M. CHARTIER, J. M. ALLIRAND, AND C. EDELIN. 1999. Dynamics of
634 architectural development of isolated plants of maize (*Zea mays* L.), in a non-limiting
635 environment: the branching potential of modern maize. *Annals of Botany* 84: 645-
636 656.
- 637 PALGRAVE, K. C. 1983. *Trees of Southern Africa (Second Revised Edition)*. Struik publisher,
638 Cape Town.
- 639 PÉREZ-HARGUINDEGUY, N., S. DÍAZ, E. GARNIER, S. LAVOREL, H. POORTER, P. JAUREGUIBERRY, M.
640 S. BRET-HARTE, et al. 2013. New handbook for standardised measurement of plant
641 functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61: 167-234.
- 642 RAUH, W., 1938: Über die Verzweigung ausläuferbildender Sträucher mit besonderer
643 berücksichtigung ihrer Beziehungen zu den Stauden. *Hercynia* 1 : 187-231
- 644 RAUH, W. 1962. Bemerkenswerte Sukkulente aus Madagaskar-12. Die Pachypodium-Arten
645 Madagaskars. *Kakteen und andere Sukkulenten* 6: 96-103.
- 646 R CORE TEAM, 2016. R: A language and environment for statistical computing. Website:
647 <http://www.r-project.org/>.
- 648 ROWE, N.P., SPECK, T., (2005). Plant growth forms: an ecological and evolutionary
649 perspective. *New Phytologist* 166: 61-72.
- 650 SCHMIDT, P. 1968. Beitrag zur Kenntnis der Gattung *Thymus* L. in Mitteldeutschland.
651 *Hercynia-Ökologie und Umwelt in Mitteleuropa* 5: 385-419.

- 652 THE PLANT LIST, 2013. Version 1.1.
- 653 THOMPSON, J. D., D. MANICACCI, AND M. TARAYRE. 1998. Thirty-five years of thyme: a tale of
654 two polymorphisms. *BioScience* 48: 805-815.
- 655 THOMPSON, J. D. 2002. Population structure and the spatial dynamics of genetic
656 polymorphism in thyme. *In* R. Morales, E. Stahl Biskup, AND F. Sáez [eds.], Thyme:
657 the genus *Thymus*, 44-74. CRC Press, London and New-York.
- 658 THOMPSON, J. D., M. TARAYRE, P. GAUTHIER, I. LITRICO, AND Y. B. LINHART. 2004. Multiple
659 genetic contributions to plant performance in *Thymus vulgaris*. *Journal of Ecology* 92:
660 45-56.
- 661 THOMPSON, J. D., P. GAUTHIER, J. AMIOT, B. K. EHLERS, C. COLLIN, J. FOSSAT, V. BARRIOS, et al.
662 2007. Ongoing adaptation to Mediterranean climate extremes in a chemically
663 polymorphic plant. *Ecological Monographs* 77: 421-439.
- 664 THOMPSON, J., A. CHARPENTIER, G. BOUGUET, F. CHARMASSON, S. ROSET, B. BUATOIS, P.
665 VERNET, AND P.-H. GOUYON. 2013. Evolution of a genetic polymorphism with climate
666 change in a Mediterranean landscape. *Proceedings of the National Academy of*
667 *Sciences* 110: 2893-2897.
- 668 TISON, J. M., P. JAUZEIN, AND H. MICHAUD. 2014. Flore de la France méditerranéenne
669 continentale. Naturalia Publications, Turrier.
- 670 TROLL, W. 1937. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Borntraeger, Berlin.
- 671 VALIELA, I., J. M. TEAL, AND W. G. DEUSER. 1978. The nature of growth forms in the salt marsh
672 grass *Spartina alterniflora*. *The American Naturalist* 112: 461-470.
- 673 VAN WYK, B., AND P. VAN WYK. 1997. Field guide to trees of southern Africa. Struik.
- 674 VENSKUTONIS, P. 2002. Harvesting and post-harvest handling in the genus *Thymus*. *In* R.
675 Morales, E. Stahl Biskup, AND F. Sáez [eds.], Thyme: the genus *Thymus*, 197-223. CRC

- 676 Press, London and New-York.
- 677 VERNET, P., J. GUILLERM, AND P. GOUYON. 1977a. Polymorphisme chimique de *Thymus*
678 *vulgaris* L. (Labiée) I. Repartition des formes chimiques en relation avec certains
679 facteurs ecologiques. *Oecologia Plantarum* 12: 159-179.
- 680 ----- . 1977b. Chemical polymorphism of *Thymus vulgaris* L. (Labiatae). 2. 1-25000 Scale map
681 of chemical morphs in region of Saint-Martin-de-Londres (Hérault-France) *Oecologia*
682 *Plantarum* 12: 181-190.
- 683 VERNET, P., R. H. GOUYON, AND G. VALDEYRON. 1986. Genetic control of the oil content in
684 *Thymus vulgaris* L: a case of polymorphism in a biosynthetic chain. *Genetica* 69: 227-
685 231.
- 686 WAGNER, S., ISNARD, S., ROWE, N.P., SAMAIN, M.-S., NEINHUIS, C., WANKE, S., (2012). Escaping
687 the lianoid habit: Evolution of shrub-like growth forms in *Aristolochia* subgenus
688 *Isotrema* (Aristolochiaceae). *American Journal of Botany* 99: 1609-1629.
- 689 ZHUKOVA, L. A. 2001. Diversity of ontogenetic pathways in plant populations. *Russian Journal*
690 *of Ecology* 32: 151-158.
- 691 ZHUKOVA, L. A., AND N. V. GLOTOV. 2001. Morphological polyvariance of ontogeny in natural
692 plant populations. *Russian Journal of Developmental Biology* 32: 381-387.
- 693

694 TABLES

Site	Nb P1	indiv. P2	Nb indiv. G	A	U	L	C	T
Carvacrol 1	204	114	0%	0%	0%	0%	100%	0%
Carvacrol 2	162	159	0%	0%	0%	0%	97%	3%
Thymol 1	93	82	0%	0%	0%	0%	3%	97%
Thymol 2	109	151	0%	0%	0%	0%	0%	100%
Linalool 1	81	203	17%	0%	0%	80%	0%	3%
Linalool 2	86	93	0%	3%	10	87%	0%	0%
Alpha-terpineol 1	123	190	0%	47%	7%	40%	3%	3%
Alpha-terpineol 2	55	56	0%	100%	0%	0%	0%	0%
Thuyanol 1	200	379	0%	3%	84%	13%	0%	0%
Thuyanol 2	137	226	0%	17%	73%	10%	0%	0%
Geraniol 1	62	140	86%	0%	0%	14%	0%	0%
Geraniol 2	150	135	86%	0%	0%	14%	0%	0%

695

696 **Table 1 | Distribution of chemotypes at the 12 study sites.** Proportions of chemotypes (%) at
697 each of the study sites (G= geraniol ; A = alpha-terpineol ; U= Thujanol-4 ; L = linalool ; C=
698 carvacrol; T= thymol; P1 and P2 refers to plot 1 and plot 2) After Thompson et al., 2002,
699 2013.

700 FIGURES LEGENDS

701 **Figure 1| Spatial distribution of sites in the Saint-Martin de Londres basin.** Red dots refer to
702 carvacrol sites, yellow dots refer to thymol sites, green dots refer to thujanol-4 sites, blue dots to
703 alpha-terpineol sites, white dots refer to linalool sites and black dots to geraniol sites

704 **Figure 2 | Different habits of *T. vulgaris*.** (A, B) Bush-like growth form (C) Shrub-like growth form an
705 (D) Older individual.

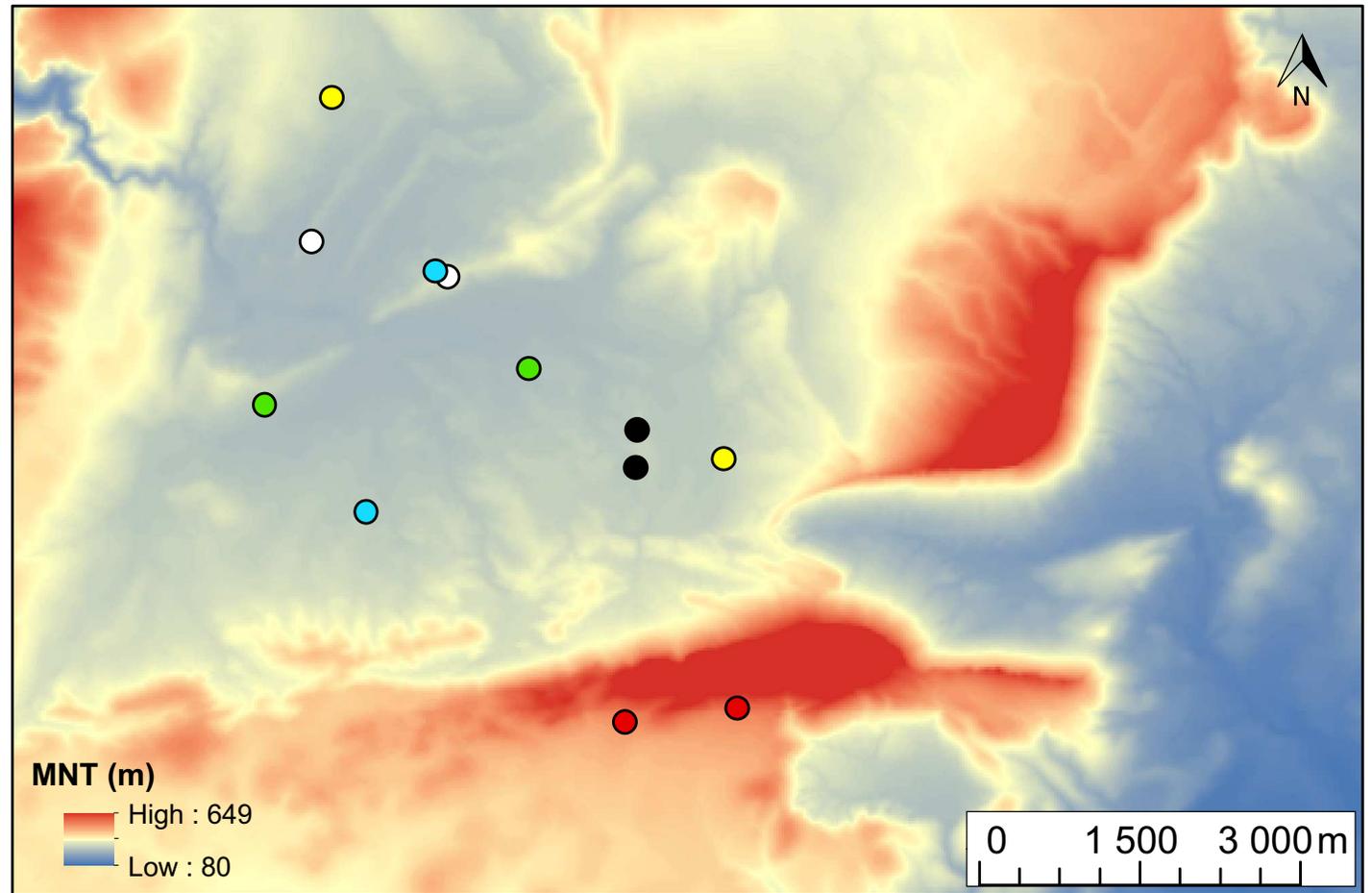
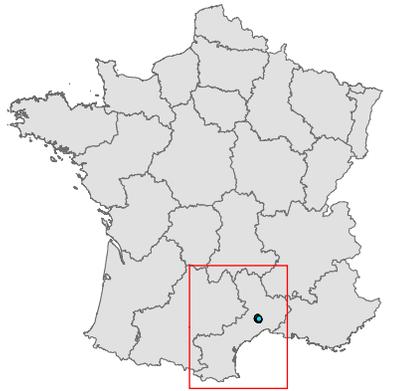
706 **Figure 3 | Levels of organization and branching pattern.** Architecture of *Thymus vulgaris* is based on
707 three levels of organization (A) The module, formed from a monopodial, orthotropic stem (C1),
708 branches (C2) and short shoots (C3). Both the stem and branches bear inflorescences (I). (B) The
709 branched complex, composed of a dichasial succession of modules. (C) The whole plant: In acrotonic
710 architectures the entire plant consists of only one single "giant" branched complex. In mesotonic
711 architectures additional branched complexes develop (sequential reiteration) on the second growth
712 unit nearer the middle of the primary branched complex. In basitonic architectures, additional
713 branched complexes develop (sequential reiteration) on the first growth unit near the base of the
714 primary branched complex.

715

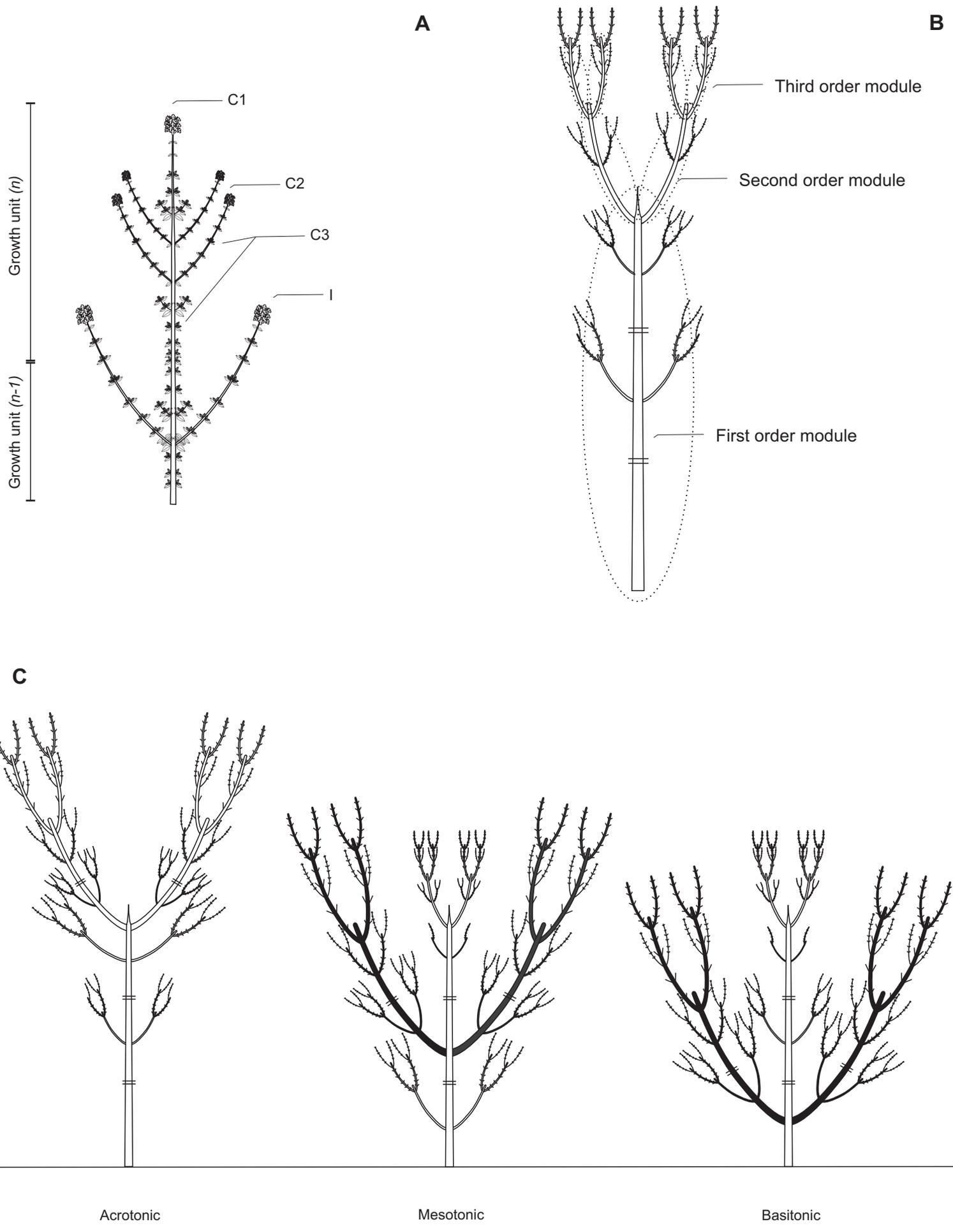
716 **Figure 4 |Sequential branching pattern.** Proportions of acrotonic, mesotonic, basitonic
717 architectures at the 12 study sites. Each pair of sites is referred to by the name of the dominant

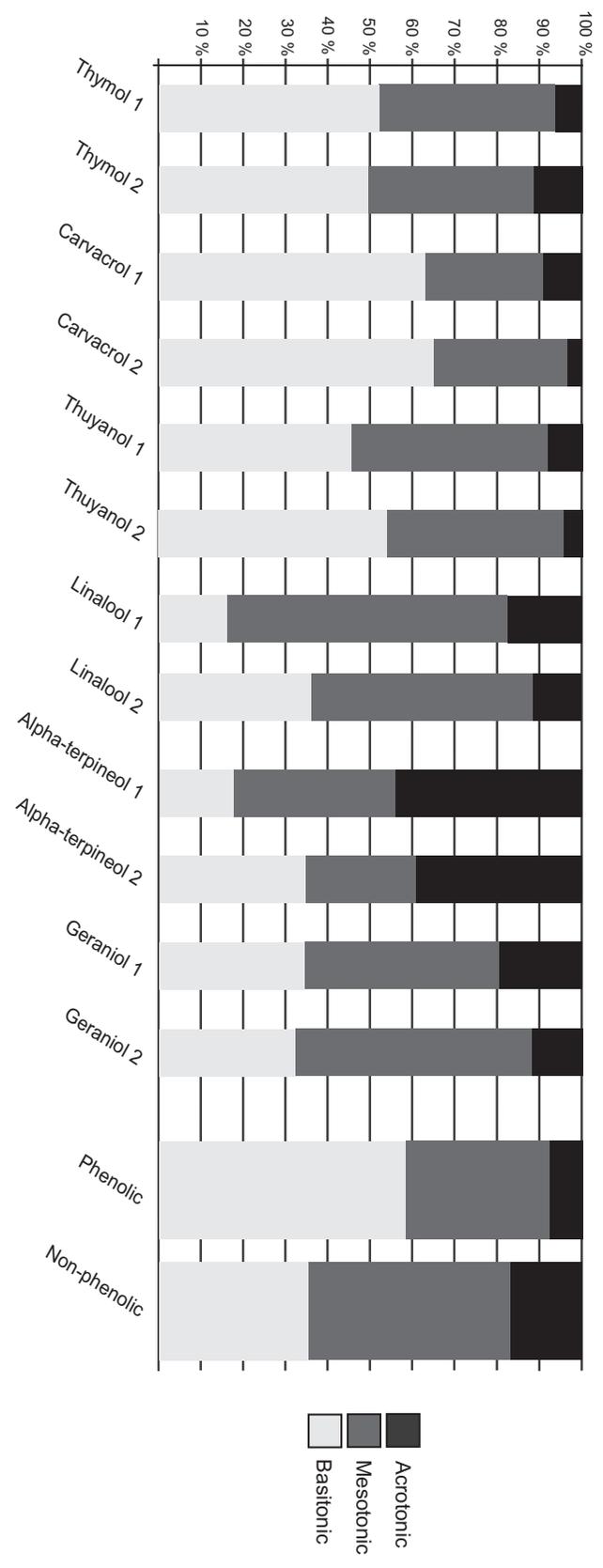
718 chemotype. At right, overall proportions of architectural type are summarized (%) in terms of
719 phenolic and non-phenolic chemotypes.

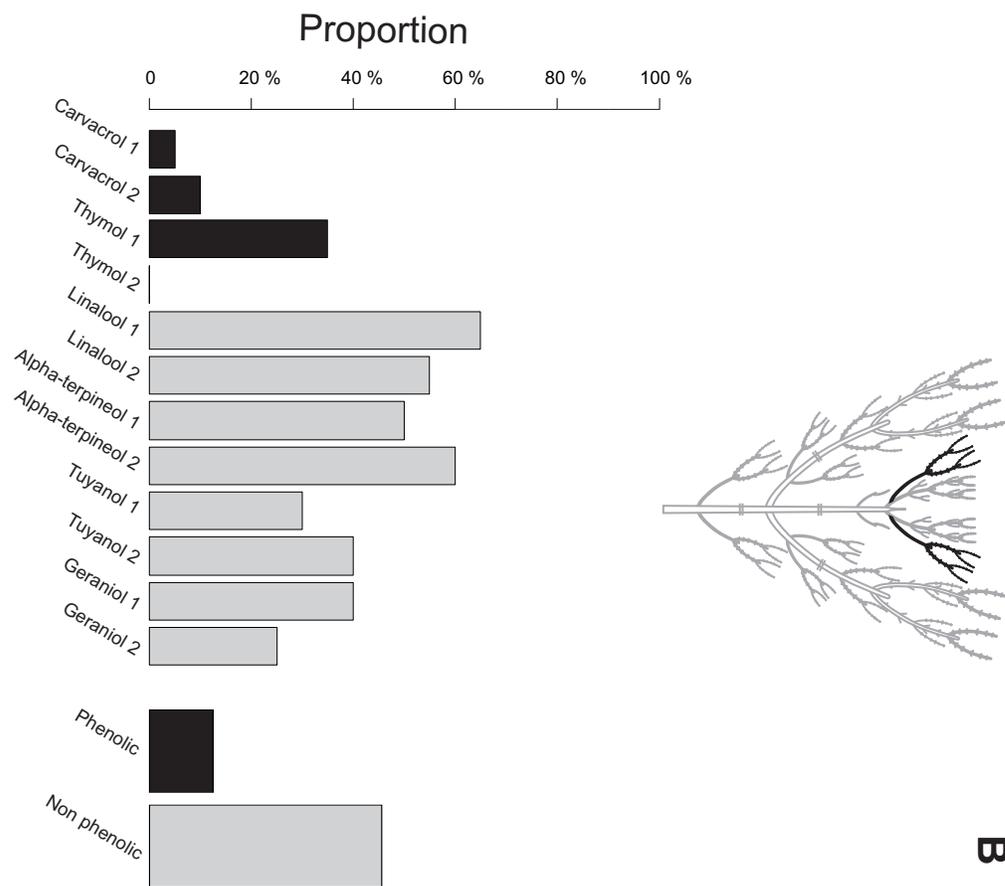
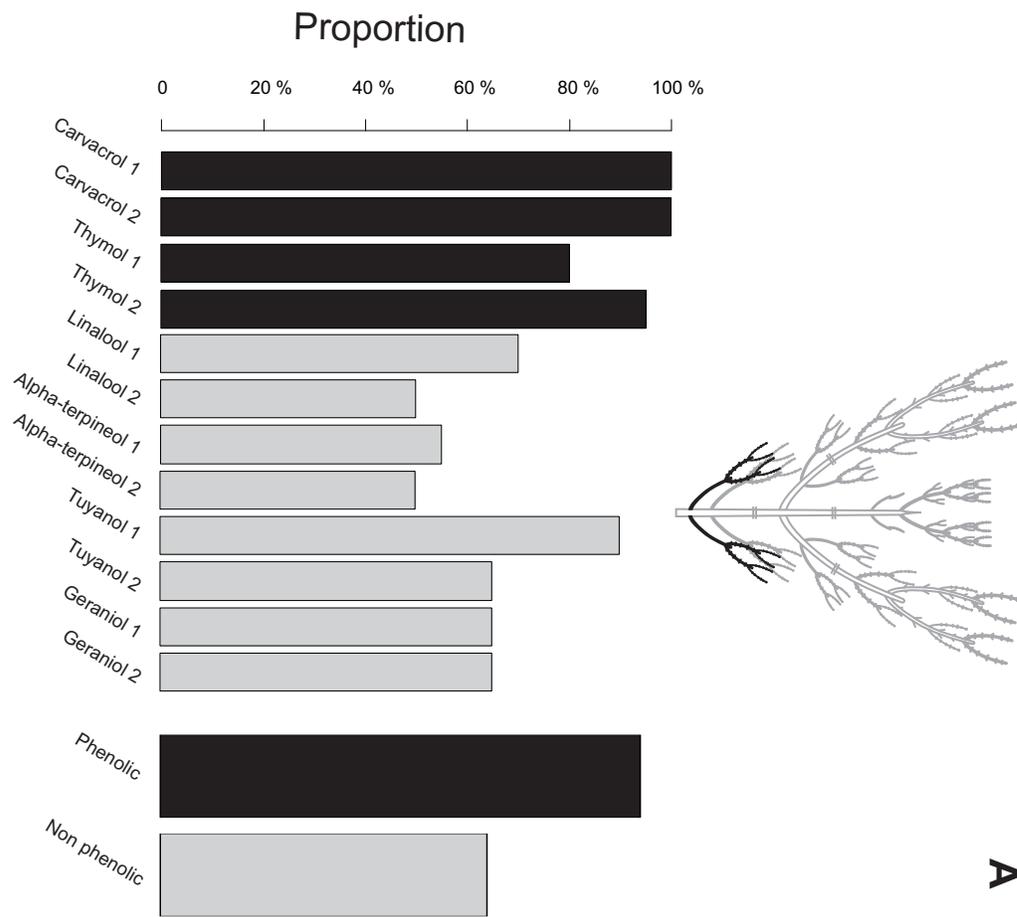
720 **Figure 5 | Delayed branching pattern.** Proportions of individuals displaying (A) delayed basitonic and
721 (B) delayed acrotonic reiterations for each of the 12 study sites. The summarie of delayed reiteration
722 in terms of phenolic and non-phenolic chemotypes are depicted to the right of each histogram.











« Neglected for now, but yo, it got to be accepted

That what? That life is hectic! »

Inspectah Deck

Résumé

Les formes de croissance végétales ont fait l'objet de nombreuses études mais elles constituent encore aujourd'hui un ensemble mal défini et sans cesse remis en question en raison de l'incohérence et de l'hétérogénéité des méthodes employées pour les analyser. Cette imprécision a des répercussions négatives lorsque les formes de croissance sont utilisées dans l'étude des communautés végétales et de leur dynamique. Nous avons tenté de remédier partiellement à cette situation en appliquant à certaines d'entre elles la méthode d'analyse architecturale initiée par Hallé et Oldeman dont l'efficacité s'est avérée remarquable pour la compréhension des formes arborescentes.

L'étude était destinée 1) à interpréter ces formes de croissance et leur variabilité à l'aide des concepts architecturaux, 2) à suivre les changements des traits architecturaux au sein d'une communauté végétale se développant sur des talus, lors d'une chronoséquence et en fonction de différents gradients environnementaux. Nos observations montrent que 1) les concepts et les traits architecturaux sont applicables aux formes de croissance herbacées, suffrutescentes, et buissonnantes, 2) l'expression de la réitération est la source principale de variation structurale des formes de croissance aussi bien à l'échelle spécifique qu'infra-spécifique, 3) la valeur des traits architecturaux change au cours de la succession au sein de la communauté : les plantes vivant sur des talus jeunes ont une unité architecturale simple et réitèrent à la base alors que celles croissant sur des talus plus anciens ont des unités architecturales complexes et réitèrent de manière acrotone.

Ces résultats nous conduisent à discuter de la valeur holistique de la méthode d'analyse architecturale pour la caractérisation des formes de croissance, des processus biologiques permettant de passer d'une forme de croissance à une autre et de l'intérêt pratique de l'utilisation des traits architecturaux dans l'étude des communautés végétales.

Abstract

The plants growth forms have been studied many times but they still represent nowadays a fuzzy set, often modified because of the inconsistency and the heterogeneity of the methods used in their analysis. This lack of precision often leads to an inconsistency of the use of the growth forms as a trait in the studies of plants communities and their dynamics. We tried to remedy this situation by applying to some of them the architectural analysis initiated by Hallé and Oldeman, which has been relevant for the understanding of the tree growth form.

This study aimed to 1) interpret these growth forms terms and their variability in architectural terms, 2) study architectural traits variation within roadsides plants communities during succession and in a mowing context. Our results show that 1) the architectural concepts and traits are also applicable to non-arborescent growth forms, 2) the expression of the reiteration is the main source of structural variation of growth forms at specific and intraspecific levels and 3) that traits values are changing during succession within the communities : Plants living at early successional stages got a simple architectural unit and reiterate at the base of the individual while plants living at late successional stages got complex architectural unit and can produce acrotonic reiteration.

These results lead us to discuss the holistic value of the architectural analysis for growth forms characterization, of biological processes allowing for growth form variation and the interest of the use of architectural traits in plant communities studies.