

Synthèses

# Comment l'herbe pousse

Développement végétatif, structures  
clonales et spatiales des graminées

Michel Lafarge, Jean-Louis Durand



éditions  
Quæ



Comment l'herbe pousse  
Développement végétatif,  
structures clonales et spatiales  
des graminées



# Comment l'herbe pousse

## Développement végétatif, structures clonales et spatiales des graminées

Michel Lafarge  
Jean-Louis Durand

Éditions Quæ  
c/o Inra, RD 10, 78026 Versailles Cedex

## Collection Synthèses

*Production durable de biomasse — La lignocellulose des poacées*

Denis Pouzet

2011, 224 p.

*La photosynthèse — Processus physiques, moléculaires et physiologiques, 2<sup>e</sup> édition*

Jack Farineau, Jean-François Morot-Gaudry

2011, 412 p.

*Biological Invasions, a Question of Nature and Society*

*Les invasions biologiques, une question de natures et de sociétés*

Robert Barbault, Martine Atramentowicz

2011, 184 p.

*La truite arc-en-ciel. Biologie et élevage*

Bernard Jalabert et Alexis Fostier

2010, 336 p.

*Les maladies émergentes — Épidémiologie chez le végétal, l'animal et l'homme*

Jacques Barnouin et Ivan Sache, coord.

2010, 464 p.

*Le système alimentaire mondial : concepts et méthodes, analyses et dynamiques*

Jean-Louis Rastoin et Gérard Gherzi

2010, 584 p.

*Muscle et viande de ruminant*

Dominique Bauchart et Brigitte Picard, coord.

2010, 312 p.

*Gestion participative des forêts d'Afrique centrale*

Daou Véronique Joiris et Patrice Bigombé Logo, coord.

2010, 248 p.

*Introductions d'espèces dans les milieux aquatiques — Faut-il avoir peur des invasions biologiques ?*

Jean-Nicolas Beisel et Christian Lévêque

2010, 248 p.

© Éditions Quæ, 2011

ISBN : 978-2-7592-1045-9

ISSN : 1777-4624

Mis à jour en février 2022

Le code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction, même partielle, du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, Paris 6<sup>e</sup>.

# Table des matières

---

<b>Introduction</b> .....	IX
<b>1. Individus, plante et modules, clonalité</b> .....	1
Identité de l'individu végétal.....	1
Structure modulaire de la plante.....	3
Clonage spontané et croissance clonale.....	7
Dynamique de peuplements de ramètes sur une surface.....	11
<b>2. Morphologie et construction du brin d'herbe</b> .....	15
Morphologie d'une pousse chez les graminées .....	15
Morphogénèse sur une talle d'âge quelconque.....	19
Croissance de la talle en longueur .....	27
Largeur du limbe et circonférence de la gaine et du nœud.....	29
Les arrêts de croissance.....	30
<b>3. Même broutée, la jeune feuille s'allonge...</b> .....	35
La cassure des feuilles est paradoxale .....	35
Le comportement mécanique du rouleau de feuilles.....	37
<b>4. Les racines</b> .....	39
Émission des racines primaires.....	39
Ramification et allongement.....	43
Enracinement.....	44
<b>5. Ramification et renouvellement des brins d'herbe</b> .....	47
Le tallage des jeunes plantes .....	47
Le contrôle du tallage.....	54
Émission des talles en végétation installée .....	63

<b>6. L'état reproducteur : conséquences sur la végétation et la pérennité .....</b>	<b>71</b>
État reproducteur en espèces réputées pérennes.....	71
La talle reproductrice.....	74
Relations entre les talles reproductrices et la végétation .....	80
État reproducteur et pérennité.....	81
<b>7. Sénescence et mort.....</b>	<b>85</b>
Sénescence des feuilles.....	85
Durée de vie et capacité de renouvellement des racines .....	92
Mort des talles.....	94
Les souches des talles mortes et leurs fonctions.....	100
<b>8. Fragments et espaceurs.....</b>	<b>103</b>
Structures observables localement.....	103
Les rhizomes.....	106
Les stolons.....	113
<b>9. Formes et dynamique des colonies de talles .....</b>	<b>117</b>
Distinction entre taches et touffes .....	117
Les taches monoclonales.....	118
Structure et dynamique des touffes.....	122
Dynamique des structures par enterrement.....	131
Les anneaux à centre ouvert : structures clonales ou non ?.....	133
Faciès de végétation des graminées selon le rythme et l'intensité d'exploitation .....	134
<b>10. Les brins d'herbe dans l'espace du peuplement.....</b>	<b>137</b>
L'orientation de croissance des talles .....	137
Où se trouve une talle ?.....	138
Observations et simulation de distributions horizontales de talles .....	139
Simulations spatialisées d'espèces à espaceurs.....	143
<b>Conclusion.....</b>	<b>147</b>
<b>Références bibliographiques.....</b>	<b>149</b>
<b>Glossaire.....</b>	<b>165</b>

# Remerciements

---

Ce livre n'aurait pas existé sans les sollicitations de responsables de modules d'enseignement de second cycle. Il y a déjà de nombreuses années, ces collègues nous avaient demandé d'exposer à leurs étudiants nos travaux sous forme de conférences synthétiques. Sur le long terme, ces exigences nous ont aidés à toujours mieux distinguer les phénomènes essentiels pour la croissance de l'herbe et à structurer nos idées sur la question.

Nous remercions les nombreux collègues chercheurs, techniciens et étudiants, français et étrangers, qui ont contribué à établir une part des hypothèses, des observations et des interprétations sur lesquelles reposent les connaissances qui sont présentées ici. Nous tenons à remercier tout particulièrement Dominique Orth et Christian Thimonnier, enseignants ; ils ont relu le manuscrit en profondeur et nous ont permis de l'améliorer significativement. Nous remercions enfin les départements de l'Inra « Écologie des forêts, prairies et milieux aquatiques » et « Environnement et agronomie » pour leur soutien financier à l'édition de cet ouvrage.



# Introduction

---

Même si la totalité des espèces qu'on rencontre en prairies ou en steppes ne sont pas des graminées, quand on parle d'« herbe » en français on désigne des graminées. Les céréales, issues d'espèces de steppe, sont aussi des graminées.

Chez les graminées, les processus de développement végétatif sont les mêmes pour de jeunes plantes issues de semences ou pour des pousses portées par de vieilles structures, même si l'importance relative de certaines régulations peut différer. L'unité élémentaire qui assure la production de la prairie autant que son renouvellement est la talle\*, équivalent de ce qu'on dénomme couramment « brin d'herbe ». Les formes et les dimensions d'une talle sont éminemment variables en fonction de l'environnement et de l'espèce. Les talles sont très souvent des ramifications sur un motif régulier, mais la pousse qui naît d'une graine en germination peut être vue comme une talle parmi d'autres. Nous considérons la talle comme le niveau d'organisation le plus pertinent pour l'analyse de la morphogénèse\*.

Le lecteur pourra être surpris que ce livre ne commence pas par le développement d'une plantule à partir d'un embryon. Il pourra de même s'étonner qu'une partie traitant de l'état reproducteur ne se termine pas par la formation de fleurs puis de graines. Nous ne traiterons pas ces points car la description du développement reproducteur, déjà bien documentée, ne nous semble pas indispensable pour analyser et formaliser la manière dont les graminées poussent.

Il a fallu évidemment des plantules issues de semence pour que l'on puisse rencontrer telle ou telle espèce à un moment donné. Toutes les plantes, les herbacées comme les ligneuses, portent des bourgeons, structures absentes chez les animaux. Les bourgeons qui se développent tardivement émettent des pousses considérablement plus jeunes que le reste de la plante. Contrairement aux animaux, les végétaux sont ainsi capables de rajeunir plus ou moins complètement. Leur renouvellement est beaucoup moins dépendant de la reproduction sexuée que celui des animaux. Il peut même en être totalement indépendant dans les espèces dites « clonales », dont font partie les graminées.

La notion d'individu végétal, la structure modulaire des plantes, la clonalité et ses conséquences sur la dynamique d'un peuplement sont abordées dans un premier chapitre. L'approche est valable pour tous les groupes botaniques, mais le point de vue est orienté vers ce qui est important pour les graminées.

Les trois chapitres suivants portent sur la morphogénèse d'une talle individuelle : le chapitre 2 traite de la construction synchronisée des feuilles et de l'axe de la talle ainsi

---

\* Les astérisques signalent la première occurrence d'un terme dont le lecteur trouvera une définition dans le glossaire, situé en fin d'ouvrage.

que des arrêts de croissance, le chapitre 4 aborde l'émission des racines par la talle et, entre les deux, un troisième chapitre concerne le comportement paradoxal de la jeune feuille quand elle est broutée, car celui-ci est étroitement lié à la mécanique du rouleau de feuilles en croissance.

Le chapitre 5 décrit et formalise les différents types de tallage ainsi que leurs régulations. C'est le phénomène de base du développement végétatif, résultant de la mise en croissance directe ou différée des bourgeons. La mise en croissance directe est étroitement synchronisée aux étapes de la construction des feuilles et de l'axe de la talle mère.

L'« état reproducteur » auquel parviennent certaines talles fait l'objet du chapitre 6. Les talles reproductrices cohabitent le plus souvent avec des talles végétatives, on cherche à cerner les facteurs et conditions du passage de certaines à l'état reproducteur. On décrit la morphologie de la talle en montaison. On s'intéresse enfin aux relations des talles reproductrices avec les talles restées végétatives qui les environnent ou qui leur sont associées. Ces relations conditionnent notamment la pérennité.

Le chapitre 7 décrit la sénescence et la mort des feuilles, des racines et des talles, processus presque toujours contemporains de l'émission de nouveaux organes et de la naissance de nouvelles talles. On y aborde aussi le rôle des souches de talles mortes pour leurs filles vivantes.

Le chapitre 8 décrit les groupes de talles formant des unités d'ordre supérieur — les fragments —, ainsi que les deux types de tiges horizontales qui les associent et assurent la colonisation clonale : les rhizomes\* souterrains et les stolons\* courant sur la surface du sol. Les regroupements de talles qui permettent des échanges entre celles-ci constituent l'équivalent des plantes individuelles des espèces sans croissance clonale. Le chapitre 9 traite des taches et des touffes, formes produites par la croissance clonale à une échelle spatio-temporelle plus large, ainsi que de leur dynamique sur plusieurs années.

Le chapitre 10 revient au niveau des talles individuelles, mais situées dans un peuplement de voisines, parentes ou étrangères. La question de l'obliquité habituelle de croissance des talles et la problématique de leur localisation individuelle sont détaillées. On rapporte ensuite des observations répétées de distributions horizontales de talles qui révèlent que le peuplement est hétérogène et changeant à échelle fine, même en prairies régulièrement fauchées. Des simulations basées sur les règles de développement exposées dans les chapitres précédents montrent l'importance du développement végétatif et de sa régulation dans la structure spatiale fine d'un peuplement et dans sa dynamique. Les chapitres 2 à 7 de cet ouvrage se situent dans la lignée des travaux de Michel Gillet, cofondateur et chercheur à la station Inra d'amélioration des plantes de Lusignan des années 1960 aux années 1980. Son approche des graminées fourragères et les observations générales qu'il en a tirées ont profondément influencé la vision actuelle de la croissance des graminées. Nous voulons ici lui rendre hommage.

# Individus, plante et modules, clonalité

## ►► Identité de l'individu végétal

### La double nature de l'individu vivant

On peut définir un individu vivant d'un point de vue fonctionnel ou d'un point de vue génétique :

- un individu fonctionnel est un organisme, structure autonome assurant l'ensemble des fonctions vitales ;
- un individu génétique est le génotype original constitué dans un zygote\* à la fécondation ; c'est le corpus d'informations qui a permis de construire les structures vivantes et les fait fonctionner.

Les structures vivantes hébergent dans chacune de leurs cellules une copie du génotype original qui les a construites. Leur destruction fait disparaître ces copies.

Chez les animaux (supérieurs), un zygote donne un embryon, qui donne un corps, individu fonctionnel unique, avec des tissus différenciés à peu près de même âge, sans cellules souches totipotentes\*. La mort des tissus différenciés étant inéluctable à plus ou moins court terme, celle de l'animal entier et la disparition de toutes les copies de son génotype le sont aussi. Il y a association complète entre individu fonctionnel et individu génétique : les traces d'ADN sont devenues la meilleure preuve de la présence d'une personne sur le lieu d'un crime... La reproduction sexuée est obligatoire. La sélection darwinienne se déroule clairement et simplement.

Chez les végétaux, l'embryon issu du zygote donne une multitude de méristèmes\* dont les cellules juvéniles se multiplient. Ils produisent en continu des tissus différenciés le long d'axes. Les âges des tissus sont contrastés sur un même axe. Les formes fonctionnelles peuvent être réitérées sans cesse (voir par exemple les rameaux sur les arbres). Chaque bourgeon est une copie de l'embryon initial, en attente de conditions propices à la végétation. Un génotype peut persister éternellement dans des tissus jeunes continuellement renouvelés, tant que ces tissus demeurent sains. On peut prolonger l'existence de génotypes intéressants pour l'agriculture en régénérant

des plantes complètement saines à partir de cultures de méristèmes au laboratoire, y compris chez les graminées (Dale, 1979).

## Biodiversité et sélection

Les espèces, races, écotypes et variétés sont des ensembles d'individus ayant des caractères communs et se distinguant « suffisamment » des autres par des traits botaniques, morphologiques ou fonctionnels ainsi que par des caractères génétiques, appréciés indirectement ou directement. Classiquement, une très mauvaise interfécondité distingue les espèces. Des batteries d'observations sur des individus fonctionnels permettent de distinguer des races génétiques. Le génotypage permet d'associer des caractères fonctionnels particuliers à des séquences moléculaires sur le génome.

La biodiversité est la diversité des espèces et races de ces espèces dans un écosystème. On peut s'y intéresser pour son effet sur le fonctionnement de l'écosystème (Loreau, 2000) ; ce sont alors les individus fonctionnels qui sont concernés. Quand on cherche à conserver des espèces risquant de disparaître, le point de vue est patrimonial, et c'est l'individu génétique qui est visé.

La sélection aboutit à privilégier certains génotypes, mais elle résulte du tri d'individus fonctionnels selon leur supériorité dans l'écosystème naturel ou agricole. Sauf pour les espèces à peu près annuelles (ou traitées comme telles par l'agriculture), la sélection végétale ne peut pas éliminer directement les génotypes « défavorables ».

## À la recherche de l'individu végétal

L'individu fonctionnel peut être dénommé « plante ». C'est au minimum quelques feuilles associées à quelques racines par une tige, éventuellement très courte. Normalement, la tige produit régulièrement des feuilles et les racines s'allongent en continu, tandis que les bourgeons à l'aisselle des feuilles sont dormants. La plante intègre ses organes et constitue une unité dans ses interactions avec le milieu et les autres plantes.

L'individu génétique peut être réduit à une seule plante, mais c'est biologiquement exceptionnel. En général, il est constitué par la collection des plantes hébergeant un même génotype. Certains auteurs le nomment « genet » pour désigner un groupe de plantes contemporaines sur une surface (Suzuki *et al.*, 1999), notamment pour en reconstituer l'histoire, par rapport à un point origine séminal\* supposé (Jonsdottir *et al.*, 2000). Il nous semble préférable d'appeler simplement « clone\* » l'individu génétique pour tenir compte de sa dimension temporelle. Un même individu génétique peut se retrouver à plusieurs époques et dans plusieurs plantes plus ou moins distantes les unes des autres. Elles portent toutes la capacité d'échanger et de recombinaison leurs gènes avec d'autres, alimentant ainsi la population dans laquelle les mécanismes de sélection opèrent (Gould, 2006).

Le clonage est dans la nature même du végétal. Les fraisiers d'une même planche dans un jardin sont une petite partie d'un clone. Les pieds de pomme de terre

‘Bintje’ qui ont poussé dans le monde depuis que cette variété existe constituent ensemble un clone. Le clonage végétal, toujours naturel, peut être spontané (voir ci-dessous, p. 7) ou traumatique. Ce dernier cas recouvre les fragmentations de pivots, de tubercules\*, de rhizomes ou de stolons qui dérèpriment des bourgeons dormants (Fernandez, 2003), ainsi que toutes les pratiques agricoles de bouturage et de greffage.

## » Structure modulaire de la plante

### Types de modules

La plante est reconnue depuis très longtemps comme modulaire dans son fonctionnement et dans sa morphogénèse (synthèse par White, 1979 ; voir aussi Pruzinkiewicz et Lindenmayer, 1990). Les modules fonctionnels sont les axes, répartis en pousses aériennes, en tiges rampantes ou souterraines, et en racines. Ils sont clairement identifiables et importants tout au long de la vie des plantes dans tous les groupes botaniques. Leur nombre, leur taille et leur disposition relative structurent et définissent la forme de la plante, y compris chez les graminées (Gillet, 1980 — voir chapitre 5).

Les modules morphogénétiques sont d’abord des métamères\* sur les axes méristématiques. Chez les herbacées — dicotylédones ou graminées —, ces métamères deviennent ensuite des structures répétées sur l’axe adulte. Ce sont les phytomères\*, intéressants pour décrire l’architecture de l’axe.

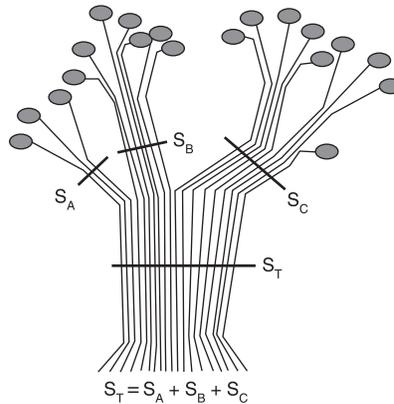
### Les axes, modules fonctionnels

Les axes sont terminés par un méristème actif qui les fait grandir, et rattachés à d’autres axes ou à un point origine séminal. Les axes comportent les organes capteurs et les sites de stockage. Ils assurent les échanges de ressources fabriquées (sucres dans les feuilles) ou captées (eau et minéraux par les épidermes racinaires). Une théorie des tuyaux a été développée (*pipe model theory*) pour représenter les plantes comme des faisceaux d’axes assurant les échanges (figure 1.1 ; voir Godin, 2000, et les références qu’il cite).

### Les phytomères, modules morphogénétiques et structuraux

Quand il apparaît dans la première moitié du xx<sup>e</sup> siècle, le terme de « phytomère » désigne le motif structural qui se répète sur l’extrémité méristématique de l’axe. Il regroupe une ébauche foliaire et le segment situé entre cette ébauche et celle d’en dessous. On ne peut pas définir une structure modulaire en associant le segment du dessus, puisqu’il n’y en a pas d’identifiable au-dessus de la toute première ébauche foliaire. Celle-ci est en effet directement surmontée par le dôme apical (voir figures 2.4 et 2.5). Quand on a voulu étendre ce concept à des axes en croissance ou

adultes, la question du rattachement des bourgeons de ramification et de racines s'est posée. L'article de Sharman (1942) est souvent invoqué à l'appui de la conception traditionnelle du phytomère (figure 1.3.A).

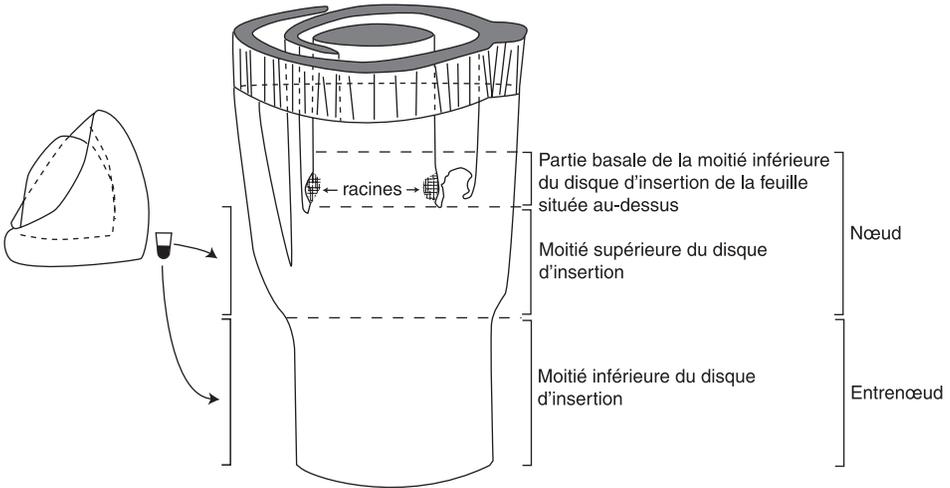


**Figure 1.1.** Plante à axes ramifiés représentée par un faisceau de tuyaux interconnectés à certains niveaux. La capacité de transport du tronc est la somme des capacités de transport de chaque branche A B C. D'après la figure 5b de Godin, 2000.

Sharman (1942) n'utilise pas le terme de « phytomère ». Il appelle « disque d'insertion foliaire » l'ensemble de l'unité structurale répétée sur le méristème. La moitié supérieure d'un tel disque porte l'ébauche foliaire, et sa moitié inférieure est formée de files de cellules parallèles déjà allongées, à l'origine de l'entrenœud. Dans le bas de cette zone se différencient de petites taches de cellules de forme ramassée qui évolueront en ébauches de bourgeons et de racines, au moins chez le maïs, espèce sur laquelle ont porté les observations de Sharman. C'est l'origine de la représentation traditionnelle. Cependant, au cours de la morphogénèse, le nœud va se construire en associant l'extrémité inférieure d'un module méristématique à l'extrémité supérieure de celui d'en dessous, comme l'indique Sharman lui-même (figure 1.2).

Appliqué à des structures en croissance ou adultes, le phytomère traditionnel apparaît ainsi centré sur l'entrenœud, associé à un demi-nœud à chaque extrémité (figure 1.3.A). Clark et Fisher (1987) ont critiqué cette conception, notamment en ce qu'elle ne respecte pas l'association entre la feuille et les organes portés par le nœud sur lequel elle est implantée à l'état adulte. C'est la feuille axillante\*, c'est-à-dire celle qui enveloppe les bourgeons portés par le nœud, qui apportera aux structures qu'ils produiront l'essentiel du carbone qu'elles vont utiliser (Marshall, 1996).

Quand on privilégie l'intégrité du nœud et son association à l'ensemble de ses appendices, les entrenœuds peuvent être partagés et leurs moitiés rattachées au nœud le plus proche (figure 1.4), particulièrement pour une dicotylédone. Chez les graminées, il vaut mieux conserver l'entrenœud entier et associer au nœud soit l'entrenœud du dessus, enveloppé par la gaine de la feuille (figure 1.3.B, choix fait par Clark et Fisher, 1987), soit celui du dessous (figure 1.3.C) quand on veut tenir compte de la dynamique des méristèmes intercalaires. C'est cette conception que nous adoptons, notamment parce qu'elle est cohérente avec le modèle de croissance



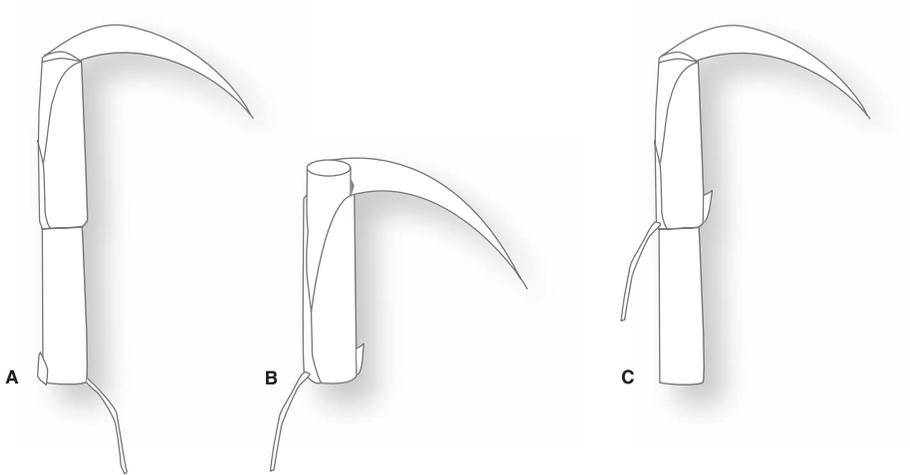
**Figure 1.2.** Le « disque d'insertion », module structurant l'axe méristématique d'une graminée, et ce qu'il devient à partir du moment où le nœud s'ébauche. D'après la figure 14 de Sharman, 1942.

Sharman considère que ce qu'il nomme « disque d'insertion foliaire » comporte deux moitiés, figurées par les parties blanches et noires du petit rectangle à droite du dessin de l'apex, à gauche de la figure. La moitié supérieure (blanche) donnera la zone d'insertion de la feuille adulte, alors que la moitié inférieure (noire) est elle-même à partager en deux : sa partie supérieure produira l'entrenœud, alors que sa partie basale est à l'origine de la zone d'insertion des racines et du bourgeon axillaire.

que nous exposerons plus bas (voir p. 21). Il ne faut pas confondre cette structure de phytomère avec la représentation traditionnelle (figure 1.3.A). Dans le type correspondant à la figure 1.3.C que nous adoptons, l'intégralité du nœud et tous ses appendices se trouvent en haut du phytomère. La limite entre deux phytomères successifs est prise à la base de l'entrenœud, là où se trouvait le dernier méristème intercalaire. Sur les pousses reproductrices montantes des graminées, c'est là, juste au-dessus du vrai nœud que se forme la boule qu'on peut sentir sous les doigts et qu'on prend souvent à tort pour le nœud. Cette boule est parfois dénommée « joint » en anglais (Hitch et Sharman, 1971 ; voir leur figure 12). Malgré la critique pertinente qui en est faite depuis longtemps pour des structures adultes, la conception traditionnelle du phytomère (figure 1.3.A) est encore fréquemment reprise dans des analyses générales (Room *et al.*, 1994) ou sur graminées (Nelson, 2000 ; Forster *et al.*, 2007).

## Le problème des nœuds multiples

Les stolons de certaines espèces de graminées présentent des nœuds multiples. Un nœud multiple est constitué d'un nombre défini de zones successives à vaisseaux anastomosés\*, chacune porteuse de bourgeons plus ou moins spécialisés et/ou de structures foliaires, au moins ébauchées. Pour certains auteurs, notamment ceux cités par Dong et de Kroon (1994) à propos de *Cynodon dactylon* et pour Ito *et al.* (2003) en ce qui concerne *Zoysia japonica*, il existe un entrenœud très court entre



**Figure 1.3.** Trois conceptions du phytomère, représentées dans le cas des graminées. D'après la figure 5.1 de Clark et Fisher, 1987.

**A.** Conception traditionnelle, centrée sur l'entrenœud. Il est associé à la partie supérieure du nœud inférieur, avec les bourgeons, et à la partie inférieure du nœud supérieur, avec la gaine\* de la feuille.

**B et C.** Conceptions préservant l'unité vasculaire et physiologique du nœud tout en lui associant un entrenœud entier :

- pour B, on associe l'entrenœud engainé, physiquement le plus proche ;
- pour C, si on veut tenir compte de l'activité des méristèmes intercalaires, il vaut mieux associer l'entrenœud inférieur.

On peut noter que l'alternance phyllotaxique\* est respectée sur ces schémas : en A, le bourgeon porté par le phytomère est du côté de la fente de la gaine, alors qu'en B et C il est du côté du limbe\* et du dos de la gaine, et donc en réalité caché par celle-ci. Pour une graminée végétative, la longueur des entrenœuds représentés ici est évidemment considérablement exagérée.



**Figure 1.4.** Une représentation du phytomère centrée sur le nœud, la feuille et le bourgeon associés.

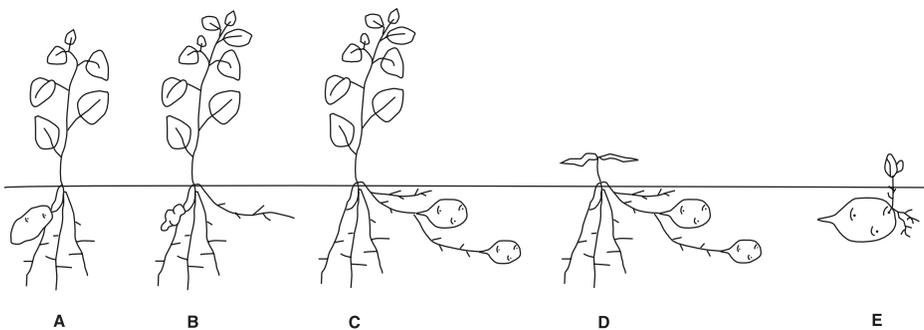
Une portion de chaque entrenœud adjacent est incluse. Cette représentation, qui privilégie la fonctionnalité du nœud, est particulièrement pertinente pour les dicotylédones.

des nœuds élémentaires. De leur côté, Stiff et Powell (1974) ont observé la structure histologique des entrenœuds et des nœuds sur 8 espèces de graminées à gazon sportif, dont les deux qui viennent d'être citées. Pour ces auteurs, il y a bien une structure à vaisseaux parallèles — caractère définissant un entrenœud — entre des nœuds élémentaires sur 5 espèces, dont *Agrostis stolonifera*. Il n'y en a par contre pas dans les trois autres, dont *Cynodon dactylon* et *Zoysia japonica*. Ces dernières espèces forment donc bien de véritables nœuds composés. Dans le premier cas, on devrait plutôt considérer comme phytomère chaque nœud (avec son petit entrenœud) tandis que, dans le second cas, l'ensemble des nœuds contigus et de l'entrenœud qu'ils surmontent devraient plutôt être pris comme un seul phytomère. Des informations sur le rythme de formation de ces structures permettraient sans doute une meilleure formalisation du phytomère sur ces stolons de graminées.

## ►► Clonage spontané et croissance clonale

### Reproduction végétative et plantes à croissance clonale

Contrairement à certaines classifications de « plantes clonales » (par exemple celle de Klimes *et al.*, 1997), il nous semble qu'une distinction majeure doit être faite en premier lieu entre le clonage exclusivement dans le temps et le clonage contemporain dans l'espace, si l'on s'intéresse aux individus fonctionnels. Le clonage dans le temps est une simple reproduction végétative. Des plantes bien distinctes forment des propagules dormantes avant de mourir, et les bourgeons sur ces propagules ne peuvent entrer en croissance que nettement après cette mort. On parle de plantes « pseudo-annuelles » ; un bon exemple en est la pomme de terre (figure 1.5). On en trouve fréquemment parmi les espèces de sous-bois (*Trientalis europaea* — Piqueras et Klimes, 1998 — ou encore *Circaea lutetiana* — Verburg *et al.*, 2000). Aucune graminée ne peut être rangée dans ce groupe.



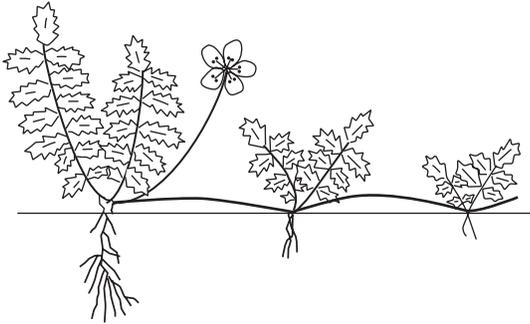
**Figure 1.5.** Un exemple de plante pseudo-annuelle, la pomme de terre, *Solanum tuberosum*. D'après la figure 171 dessinée par Alan Bryan, *in* Bell, 1991.

**A.** En saison de végétation, une plante pousse à partir d'un tubercule puis émet un ou plus souvent des rhizomes.

**B-C.** En fin de végétation, les bourgeons du rhizome entrent en dormance\* et son extrémité tubérise.

**D-E.** Après « un certain temps » au cours duquel la plante initiale est morte, la dormance des bourgeons du tubercule est levée et une ou des plantes peuvent naître et croître.

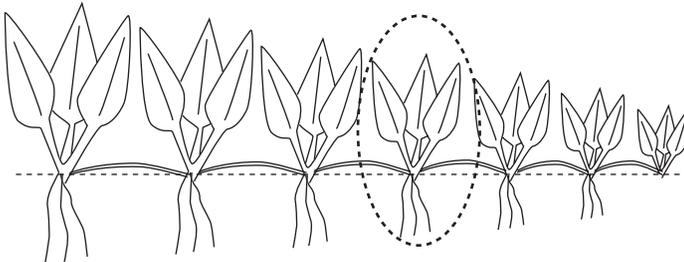
Le clonage contemporain dans l'espace produit des copies de la plante mère, potentiellement autonomes mais connectées entre elles et capables d'échanger. Il s'agit d'un niveau supplémentaire de modularité dans l'architecture végétale. C'est dans ce cas qu'on peut parler vraiment de plante « à croissance clonale » (figure 1.6). Le module de base d'une plante à croissance clonale est appelé « ramète\* » (figure 1.7). Les modules d'âges différents sont en association fonctionnelle. Sur l'ensemble connecté, un gradient d'âge entre modules s'ajoute au gradient d'âge sur chaque axe. Toutes les graminées, même les annuelles, font partie de ce groupe.



**Figure 1.6.** Un schéma de plante à croissance clonale.

Une plante isolée en croissance émet un axe horizontal dont les nœuds portent des bourgeons latéraux non dormants. Alors que la plante mère reste en croissance active, les nœuds successifs du stolon émettent des pousses aériennes et des racines, intégrés ensemble en une plante fille. Les filles sur les nœuds successifs sont connectées entre elles et à la mère.

Les deux types de clonage peuvent être associés quand des plantes à croissance clonale développent aussi des organes de réserve associés à des bourgeons dormants, comme les rhizomes et les bulbes. Beaucoup de graminées sont dans ce cas.



**Figure 1.7.** Un ramète (cerclé) sur une plante à croissance clonale.

## Expansion horizontale et fragmentation des plantes à croissance clonale

La croissance clonale suppose des tiges horizontales appelées « espaceurs\* » et/ou des bourgeons latéraux viables à la base des pousses aériennes, au voisinage de la surface du sol. Les espaceurs sont dénommés « stolons » ou « rhizomes » selon, entre