

# LES CAHIERS D'ASTELLE

Articles scientifiques et techniques sur la biologie et les soins des arbres

**N° 007**

NOVEMBRE 2024

## Diagnostic Intégré de l'Arbre

### Partie I

Le Vieillissement de l'Arbre, Ontogenèse,  
Intercalage et le Modèle des Zones de l'Arbre

©William Moore, 08/06/2024. Tous droits réservés.

Atelier de l'Arbre Sarl.  
La Lèbre, 24150, Lanquais.  
Siret 491 621 445 0003



Portable : 06 82 87 90 13.  
Fixe : 09 67 03 49 29.  
Email : wmoore@arbre.net



## AVANT-PROPOS

La méthode Diagnostic Intégré de l'Arbre (DIA) a été publiée pour la première fois dans la revue scientifique et technique « Arbres et Sciences » :

- Moore, W. (2003A). Le modèle des Zones de l'arbre. Arbres et Sciences : II (8) : 21-66.
- Moore, W. (2003B). Diagnostic Intégré de l'Arbre. Partie I. Définition des termes et élaboration des échelles pour l'évaluation de l'état de santé d'un arbre et les risques qui lui sont associés. Arbres et Sciences, Vol III, No 10. 23-58.

La méthode forme la base de l'atelier « DTO (Diagnostic Traitement Observation), la gestion durable de patrimoine arboré » proposée à l'Atelier de l'Arbre, Moore (1996 - 2024), est utilisée par de nombreuses collectivités et d'experts techniciens et arboristes pour le diagnostic et la gestion des arbres. Elle forme la base pour l'évaluation des arbres sur les parcours acrobatiques, Afnor (2003), Cosson et Moore (2003).

Depuis la disparition de la revue Arbres et Science », la méthode est difficilement trouvée. D'autre part, depuis 2003 il y a bien eu de nouvelles découvertes. Pour ces raisons, je propose cette mise à jour de la méthode DIA.

Le propriétaire, gestionnaire, expert, arboriste s'intéresse à la santé de l'arbre. La santé de l'arbre, est-elle bonne ? Que faut-il faire pour maintenir l'arbre en bon état de santé ? Est-il possible de ramener un arbre en mauvais état de santé à un état de bonne santé ? L'arbre, présente-t-il un risque pour les environs (échec mécanique) ? Quel est le profil de santé d'un ensemble d'arbres : un alignement, un parc, etc. ? Un diagnostic permettra de connaître l'état de santé d'un arbre ou d'un ensemble d'arbres et de procéder à un programme de soins et d'entretien approprié.

De façon générale, le diagnostic de l'arbre a pour objectif :

- D'évaluer l'état de santé de l'arbre à un moment donné,
- De se prononcer sur l'évolution probable de son état de santé,
- De connaître les risques associés aux ruptures et aux basculements.

A partir du diagnostic, il devrait être possible de prodiguer des conseils pour la gestion de l'arbre ou des arbres concernés, d'établir le programme de soins approprié et de suivre l'évolution d'un arbre après traitements. D'où la notion « DTO », Diagnostic - Traitement - Observation, Shigo (1991).

La méthode a pour but de :

- Systématiser le processus de diagnostic
- Produire un instantané de l'arbre à un moment donné et d'indiquer son évolution

Elle s'appuie en partie sur le modèle des Zones de l'Arbre, Moore (2003a), qui définit différentes zones de l'arbre selon des critères physiologiques, morphologiques et fonctionnels et qui intègre les concepts de compartimentation, d'architecture, de biomécanique, de stade de développement en tenant compte de la présence des associés de l'arbre : d'où la notion de « Diagnostic Intégré de l'Arbre ».

La méthode est décrite en trois parties :

**Partie I :** Le vieillissement de l'arbre, intercalage et le modèle des zones de l'arbre.

**Partie II :** Définition des termes stress, santé, vigueur, vitalité. Élaboration des échelles pour l'évaluation de la santé de l'arbre et pour le risque qui lui est associé.

**Partie III :** Systématisation du diagnostic : Utilisation des échelles dans le diagnostic et établissement d'un inventaire, un plan de gestion et d'un programme de travail.

## RÉSUMÉ DIA PARTIE I

Le modèle des Zones de l'Arbre a été conçu comme « grille de lecture » en diagnostic de l'arbre, comme outil pédagogique pour aborder l'arbre dans son ensemble et dans son développement dans le temps, et, d'établir un lien entre les différents domaines de la biologie de l'arbre. Le modèle peut être considéré comme un « organigramme » de l'arbre, il n'a pas pour fonction « d'expliquer » de façon compréhensive l'arbre, cette compréhension doit être établie à partir des propres connaissances et approfondissements de l'utilisateur.

Différentes zones sont définies dans le modèle. Ces zones ont été établies à partir d'une sélection de critères physiologiques, morphologiques

et fonctionnels, et du stade de développement de l'arbre. Les concepts de compartimentation, d'architecture, de biomécanique ainsi que la présence des associés de l'arbre sont intégrés. Dans cet article, ces différents critères et concepts sont plus ou moins brièvement développés afin de mieux faire comprendre leur lien avec le modèle.

Le modèle des zones de l'arbre doit aider à la lecture de l'arbre *in situ*. C'est l'outil d'un biologiste généraliste et non pas celui d'un chercheur spécialisé dans un domaine précis. Cet outil peut aussi être utilisé pour la communication concernant l'arbre entre le gestionnaire, le praticien, le maître d'œuvre, ou comme aide dans l'élaboration d'un diagnostic.

## SOMMAIRE

|          |                                                                                                 |           |
|----------|-------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>1</b> | <b>LE VIEILLISSEMENT DE L'ARBRE ET LES STADES DE DEVELOPPEMENT</b>                              | <b>6</b>  |
| 1.1      | Introduction                                                                                    | 6         |
| 1.2      | Energie potentielle et énergie cinétique                                                        | 8         |
| 1.3      | Masse et âge. Détermination du stade de développement en fonction de l'accumulation de biomasse | 9         |
| 1.4      | La sénescence et le dépérissement                                                               | 13        |
| <b>2</b> | <b>LE VIEILLISSEMENT PHYSIOLOGIQUE ET L'HYPOTHÈSE « PEAU CŒUR »</b>                             | <b>15</b> |
| 2.1      | L'arbre : un système générateur                                                                 | 15        |
| 2.2      | Masse dynamique et masse statique                                                               | 18        |
| 2.3      | Ouvertures naturelles et ouvertures traumatiques                                                | 20        |
| 2.3.1    | Modifications du ratio masse dynamique / masse statique des zones par suite d'un stress         | 21        |
| 2.4      | L'auto éclaircie des populations et le vieillissement physiologique.                            | 23        |
| <b>3</b> | <b>INTERCALAGE ET LE MODELE DES ZONES DE L'ARBRE</b>                                            | <b>24</b> |
| 3.1      | Présentation générale                                                                           | 24        |
| 3.2      | Intercalage                                                                                     | 26        |
| 3.3      | Développement des Zones souterraines                                                            | 28        |
| 3.4      | Les zones de l'arbre et le rapport masse dynamique/masse statique                               | 31        |
| 3.4.1    | Étude de cas chez un chêne pédonculé                                                            | 33        |
| 3.5      | Relations avec d'autres organismes vivants                                                      | 35        |
| 3.6      | Transmission de la force du vent                                                                | 37        |
| <b>4</b> | <b>LE MODÈLE ARCHITECTURAL ET LE MODÈLE DES ZONES DE L'ARBRE</b>                                | <b>38</b> |
| 4.1      | Le développement architectural.                                                                 | 39        |
| 4.2      | Réitération ou gigantisme                                                                       | 42        |
| 4.3      | Intercalage, le modèle des Zones de l'arbre et l'architecture. Cas du platane                   | 45        |
| 4.4      | Migration de la Zone I à la suite du stress                                                     | 47        |
| 4.5      | Ré-intercalation de la Zone II                                                                  | 48        |
| 4.6      | L'intercalage et les trognes urbaines (têtes de chat)                                           | 50        |
| <b>5</b> | <b>CONCLUSION</b>                                                                               | <b>51</b> |
| <b>6</b> | <b>REMERCIEMENTS</b>                                                                            | <b>52</b> |
| <b>7</b> | <b>RÉFÉRENCES</b>                                                                               | <b>53</b> |

## 1 LE VIEILLISSEMENT DE L'ARBRE ET LES STADES DE DÉVELOPPEMENT



Fig.1 Ginkgo (*Ginkgo biloba*).



Fig.2 Chloroplastes. BAR : 100  $\mu$ .

### 1.1 Introduction

La vie d'un arbre commence avec la germination d'une graine. Dans un premier temps, la racicule (racine embryonnaire) forme une petite radicelle qui pénètre dans le sol. L'énergie pour la croissance est fournie des réserves stockées dans les cotylédons (feuilles primordiales). Très rapidement, la radicelle est colonisée par les champignons mycorhiziens qui absorbent du sol les sels minéraux et de l'eau, formant ainsi la sève xylémienne. Fig.4, mycorhizes et réseau mycélien chez un chêne commun.

Par la suite, la tige émerge qui porte les premières feuilles. Fig.1. Les feuilles contiennent les chloroplastes. Fig.2, chloroplastes dans une feuille de rosier. Les chloroplastes sont chargés de la photosynthèse et la formation des sucres solubles, molécule de forte énergie potentielle, et puis la formation de la sève phloémienne. De nos jours, nous parlons de chloroplastes, en réalité, il s'agit de cyanobactéries qui vivent en symbiose avec l'arbre, nous parlons d'endosymbiose, Margulis (1992). Pour une vue rapide voir Moore (2022). Les chloroplastes se retrouvent également dans le phelloderme et souvent dans le bois des jeunes tiges. Fig.5.

La sève xylémienne est dispatchée vers les parties aériennes et les feuilles via le système vasculaire du bois. Flèches rouges, vaisseaux en Fig.3. La sève phloémienne est dispatchée à travers la plante via le système vasculaire du liber, les tubules criblés. Flèche verte, tubules criblés, Fig.3

Et voilà notre petit arbre : une colonie de champignons mycorhiziens du sol et une colonie de cyanobactéries dans les feuilles, séparée par des organes ligneux qui distribuent les ressources des deux sèves.

Les arbres sont avant tout des systèmes générateurs. Leur survie dépend de leur capacité de générer du nouveau bois, écorce, feuilles, racines tous les ans à partir de leurs méristèmes. Avec le passage du temps, les deux colonies de micro-organismes sont éloignées par une structure de plus en plus

massive intercalée entre eux. Cette structure est composée du bois et de l'écorce organisée en grosses racines, tronc, charpentières et brindilles. Le coût d'entretien de cette masse, qui est en continuel augmentation, devient de plus en plus

contraignant avec le passage du temps. L'énergie pour l'entretien est fournie uniquement par les chloroplastes. Aucun système ne peut augmenter sa masse au-delà des limites des ressources d'énergie disponibles, **Fig.5**.

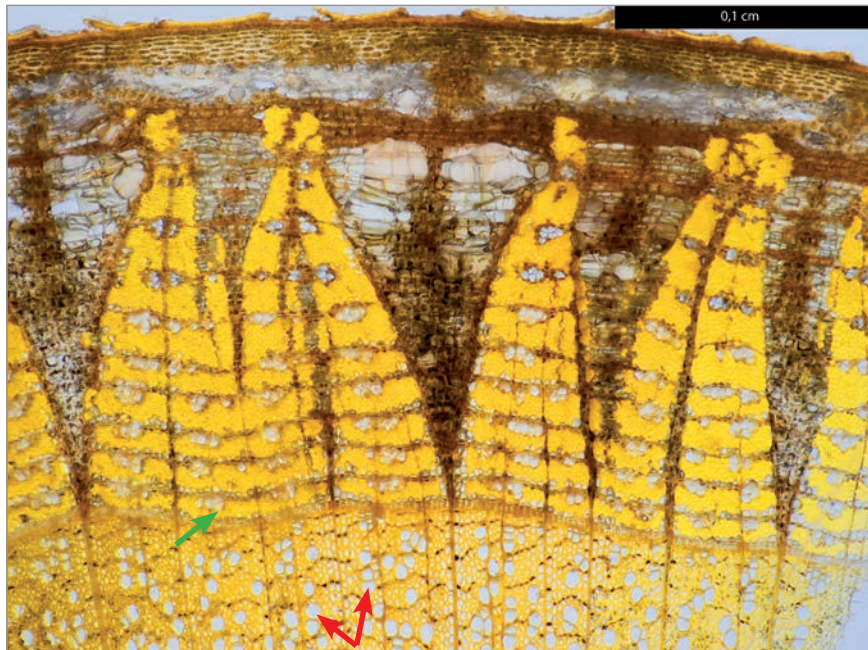


Fig.3 Tilleul (*Tilia spp*). Plan transversal.

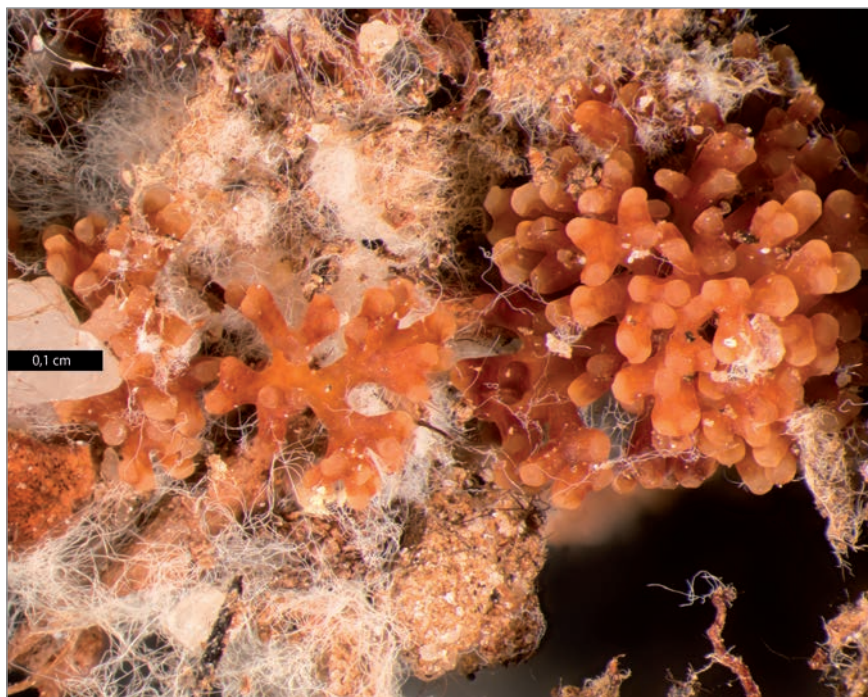
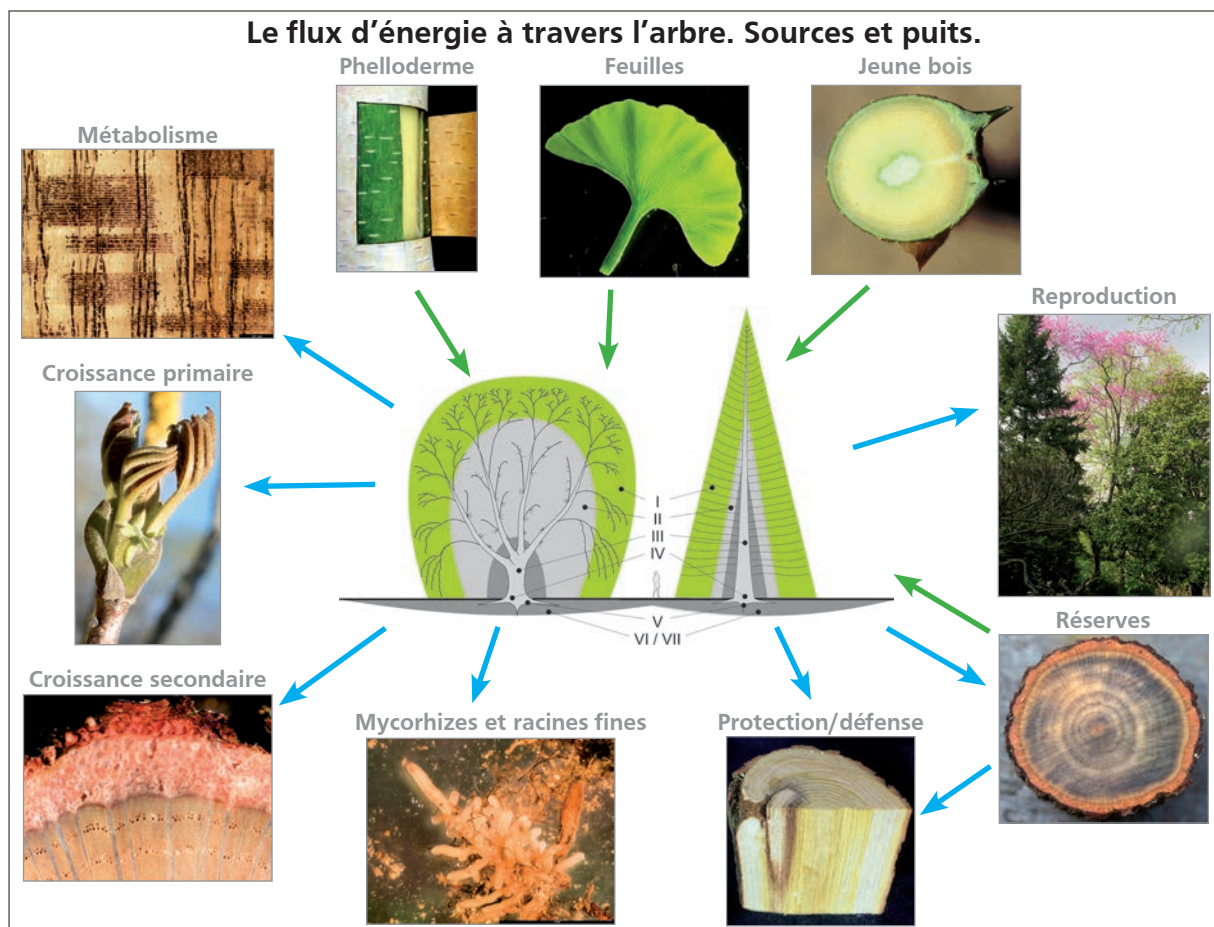


Fig.4 Ectomycorrhizes. Chêne (*Quercus robur*). Largeur de la photo : environ 1cm.

## 1.2 Energie potentielle et énergie cinétique

L'énergie potentielle (EP) est la quantité d'énergie (métabolites) que l'arbre a à sa disposition. L'énergie cinétique est la quantité d'énergie nécessaire pour maintenir l'ordre dans le système. Il va de soi qu'EP doit être supérieure à EC. La Fig.5 montre les sources de l'énergie et les principaux puits.



**Fig.5** Le budget énergétique de l'arbre.

Aucun système ne peut augmenter sa masse au-delà des limites des ressources d'énergie disponibles. Les chloroplastes dans le phelloderme, les feuilles et le jeune bois qui sont eux-mêmes localisés dans la couche verte (source), fournissent l'énergie pour sept processus de base (puits) :

1. Métabolisme de toutes les cellules vivantes dans le symplasme. Vue radiale du chêne coloré avec de l'eau iodée pour mettre en valeur les réserves d'amidon dans le parenchyme du symplasme.
2. Croissance primaire, prolongation des axes aériens et déploiements des feuilles.
3. Croissance radiale : ajout d'une couche de bois et une couche de liber. Activité du périderme.
4. Entretien des racines fines, les mycorhizes.
5. Protection et défense à la suite des ouvertures naturelles et traumatiques.
6. Reproduction, formation des fleurs et maturation des fruits et des grains.
7. Réserves. Tronc d'un jeune chêne coloré avec de l'eau iodée pour mettre en valeur les réserves d'amidon.

### 1.3 Masse et âge. Détermination du stade de développement en fonction de l'accumulation de biomasse

Lorsque nous étudions les courbes forestières de production de la biomasse, pour les arbres poussant dans des conditions optimales, pour toutes les essences confondues, nous distinguons : une phase d'accélération de la croissance puis une phase de ralentissement de la croissance suivie d'une phase de croissance lente. **Fig.6.** La vigueur est l'expression de la quantité d'énergie utilisée dans un processus de croissance, Regnard et Moore (2002). La vigueur de l'arbre baisse progressivement avec l'âge.

Les courbes de production forestière illustrent le ralentissement en croissance en fonction de l'âge de l'arbre.

La **Fig.6** montre les courbes de production ( $M^3/ha$ ) pour des essences diverses poussant dans des conditions optimales en Grande-Bretagne (adaptée de Forestry Commission 1971). Pour toutes les essences, les courbes sont caractérisées par une période d'accumulation rapide de biomasse (période d'expansion rapide, arbre jeune), suivie d'une baisse de l'accumulation de la biomasse (période d'expansion lente, arbre adulte). Ces courbes proviennent des tables de gestion des arbres forestiers dont l'objectif principal de gestion est la maximisation du bénéfice financier. En règle générale, les arbres sont exploités quelque temps après être arrivés au stade de production maximale. A noter, ces données concernent les arbres poussant en forêt, pour l'arbre poussant isolé, le même principe s'applique, cependant, du fait que les branches basses ne s'élaguent pas et se développent latéralement, l'accumulation annuelle de la biomasse baisse probablement beaucoup plus lentement que chez l'arbre forestier (Lonsdale, communication personnelle).

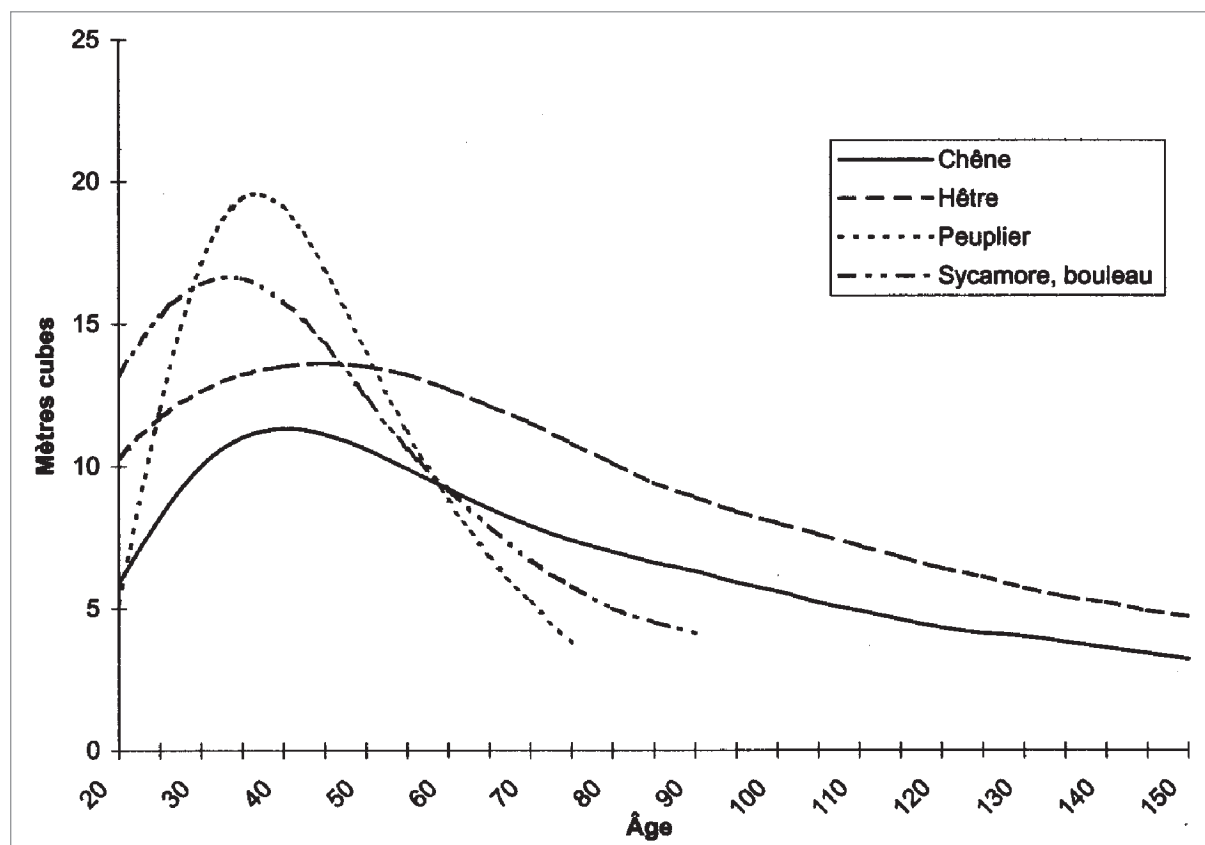


Fig.6 Courbes de production forestière.  $M^3$  par hectare.

L'accumulation annuelle de la biomasse, comme étant commune à tous les arbres, peut servir comme outil pour distinguer les stades de développement. White (2000), reconnaît trois phases basées sur l'accumulation de la biomasse dans le tronc **Fig.7** : phase de formation (arbre juvénile et jeune) phase de maturité (arbre adulte) phase de sénescence (arbre sénéscent).

L'intérêt de l'utilisation de l'accumulation annuelle de la biomasse pour définir les stades de développement est le fait que ce facteur est commun à toutes les espèces d'arbres.

La **Fig.8** montre la courbe de croissance radiale d'un platane (*Platanus acerifolia*) d'alignement âgé de 165 ans poussant dans des conditions optimales pour l'espèce, Moore (2013). L'arbre est mort à 165 ans à cause du chancre coloré du

platane, maladie provoquée par le champignon *Ceratomyces platani*. Cet arbre est mort pendant le stade adulte, il n'est pas arrivé au stade sénéscent.

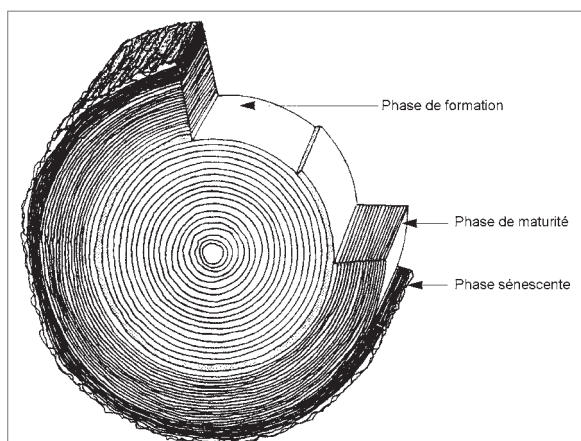
A partir des courbes en **Fig.6**, il est possible de diviser la vie de l'arbre, de la naissance à la mort, en quatre étapes en fonction de l'accumulation annuelle de la biomasse :

1. Phase d'**ÉTABLISSEMENT** de l'arbre. Cette phase consiste en la germination de la graine et l'élaboration des premières ramifications de l'arbre et l'établissement de l'arbre dans son environnement. L'accumulation annuelle de la biomasse est faible et la sexualité n'est pas encore établie. Dans le modèle des Zones de l'Arbre, un arbre dans la phase d'établissement est appelé **ARBRE JUVÉNILE**.

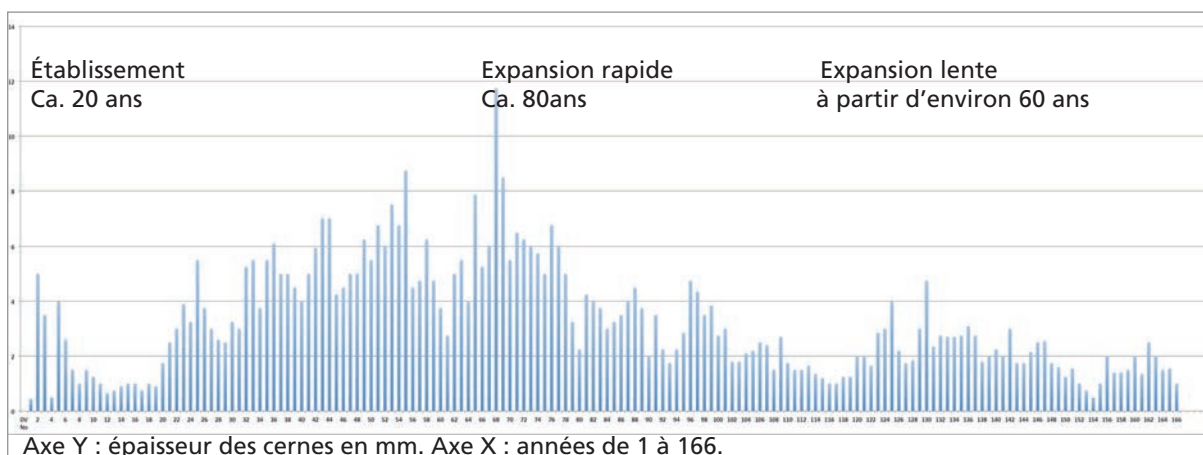
2. Phase d'**EXPANSION RAPIDE** de l'arbre. L'arbre essaye de capturer un maximum d'espace par une croissance rapide. L'accumulation annuelle de la biomasse est forte. Dans le modèle des Zones de l'Arbre, un arbre en voie d'expansion rapide de la couronne est appelé **ARBRE JEUNE**.

3. Phase d'**EXPANSION LENTE** ou d'exploitation de l'espace capturée pendant la phase d'expansion. Cette phase est caractérisée par un net ralentissement de la croissance de l'arbre. Dans le modèle des Zones de l'Arbre, un arbre en phase d'exploitation de l'espace capturée est appelé **ARBRE ADULTE**.

4. Phase de **SÉNESCENCE** de l'arbre. Cette phase constitue l'aboutissement du développement



**Fig.7** Trois phases de développement, selon White (2000).



**Fig.8** Épaisseur des cernes de croissance à la base du tronc. Moore, 2013.

physiologique et morphologique (architectural) de l'arbre. Elle est caractérisée par une nette diminution de la réactivité de l'arbre, l'apparition de l'unité architecturale minimale, Fig.52, et éventuellement par un déclin dans la sexualité. L'accumulation annuelle de la biomasse est faible. Dans le modèle des Zones de l'arbre, cet arbre est appelé arbre sénescant. Voir la thèse de Drénou (1994), sur la sénescence des arbres.

Ces quatre stades de développement sont illustrés

dans la Fig.9 qui représente l'accumulation annuelle de la biomasse tout au long de la vie de l'arbre. L'accumulation annuelle de la biomasse varie en fonction du stade de développement. C'est pendant la phase jeune, expansion rapide de la couronne, que l'accumulation annuelle de la biomasse est la plus élevée.

La durée de ces 4 stades varie selon les espèces, Fig.6. Le bouleau pubescent (*Butela pubescens*) arrive à la sénescence relativement tôt. Cependant,

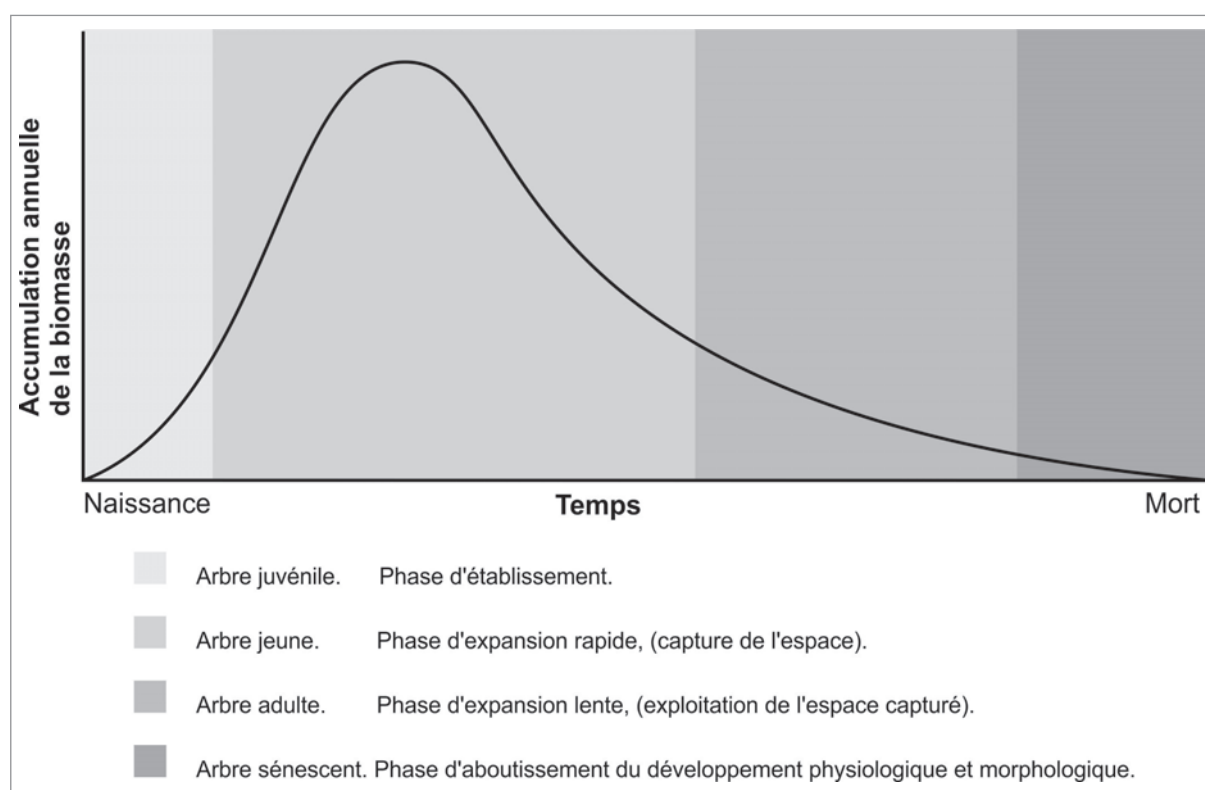


Fig.9 Accumulation annuelle de la biomasse, selon le stade de développement, pour un arbre hypothétique. Moore, 2003A.

Chacune de ces 4 phases peuvent faire l'objet de sous-divisions, par exemple Raimbault (1995), divise la vie de l'arbre en 10 stades selon une évolution morphologique (architecture), dans lesquels, en gros, la phase juvénile se décompose en 4 stades (stades 1 à 4), la phase jeune en trois stades (stades 5 à 6), la phase adulte en un stade (stade 7) la phase de sénescence en trois stades (stades 8 à 10). Les stades 9 et 10 suggérés par Raimbault correspondent à des états de dépérissement (descente de cime) qui peuvent se manifester à tout moment de la vie chez de nombreuses espèces d'arbre. D'autre part, comme l'architecture des arbres est extrêmement variée de nombreuses espèces ne peuvent pas être évaluées à partir des dix stades proposés. D'autres auteurs n'utilisent que trois stades pour décrire le développement de l'arbre, par exemple White Fig.7. Edelin (in Drénou, 1999) utilise les termes : arbre d'avenir (= arbre juvénile), arbre du présent (= arbre jeune et arbre adulte), arbre du passé (arbre sénescant).

L'intérêt de baser les stades de développement sur l'accumulation de la biomasse est que c'est commun à tous les arbres et est lié à l'état énergétique de l'arbre. L'architecture, bien qu'indispensable comme outil de diagnostic, est un symptôme du bilan énergétique de l'arbre et non pas la cause. L'architecture est extrêmement variable entre espèces, Fig.55.

il est courant d'observer un chêne commun de même âge, en pleine expansion de la couronne (arbre jeune). Ces différences sont liées aux stratégies écologiques de l'essence en question. Les essences pionnières, par exemple bouleau, saule, aulne et peuplier, sont caractérisées par une croissance extrêmement rapide, l'accumulation d'un volume de biomasse important pendant la phase jeune, et une phase adulte relativement courte qui dépasse rarement 150 ans. Ces espèces produisent un grand nombre de graines de petits volumes qui est aisément transporté par l'eau ou le vent, ce qui leur permet de coloniser des espaces non conquis par d'autres espèces. Elles sont peu exigeantes quant aux conditions écologiques. Le bouleau verruqueux (*Betula pendula*) par exemple, tolère presque toutes les conditions édaphiques rencontrées en matière de pH et de régime hydrique. Cependant, elles sont héliophiles, c'est-à-dire qu'elles ne tolèrent pas l'ombre et ont besoin de pleine lumière pour une croissance optimale. Voir Loehle (1988).

A l'opposé les essences dryades, par exemple le hêtre européen (*Fagus sylvatica*), le sapin blanc (*Abies alba*) et les séquoias géants (*Sequoiadendron*

*giganteum*, *Séquoia sempervirens*), qui dans la succession végétale interviennent après les essences pionnières, sont caractérisés par une période adulte prolongée et une durée de vie élevée. Les dryades sont des arbres sciaphiles, c'est-à-dire qu'ils tolèrent un ombrage important pendant les premiers stades de leur vie. Au stade juvénile, ils se trouvent dans l'ombre du sous-bois. La phase d'établissement peut durer relativement longtemps avant l'engagement de la phase d'expansion rapide Fig.10.

Il existe bien entendu toutes sortes de variations entre ces deux extrêmes. Un troisième groupe, les post-pionniers ou nomades, sont capables de pousser en pleine lumière et tolèrent également un certain ombrage. Ils peuvent coloniser des niches vides lorsque les conditions édaphiques leur conviennent où pousser dans l'ombre des essences pionnières et les remplacer dans le temps. De nombreuses espèces de chênes, pins et frênes sont classées dans le groupe des nomades. Voir Rameau et al (1989), pour un glossaire des termes et la classification des arbres en fonction de leur stratégie écologique.

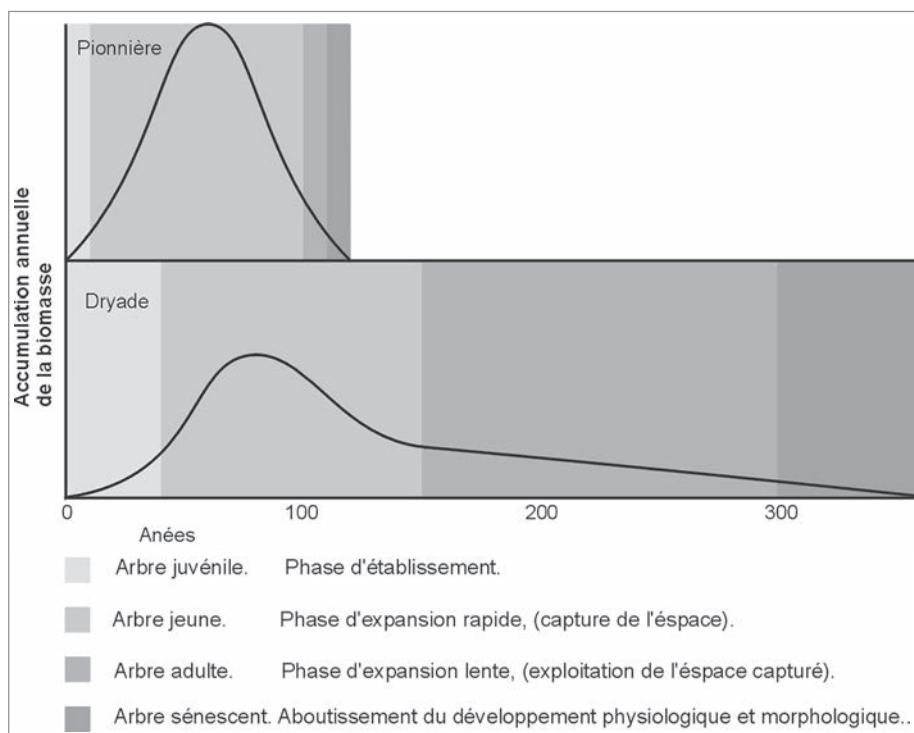


Fig.10 Durée des stades de développement pour les essences dryades et pionnières hypothétiques. Moore 2003A.

## 1.4 La sénescence et le dépérissement

Il y a souvent confusion entre la sénescence et le dépérissement. La sénescence est définie dans le dictionnaire Larousse (1999), comme suit :  
Sénescence n.f. (du Lat. *senescens*, vieillissant) 1. Vieillesse naturelle des tissus et de l'organisme. 2. Baisse des activités, des performances propres à la période de vie qui suit la maturité.

Le terme sénescence peut être utilisé pour décrire un organe ou un individu étant passé par toutes les étapes normales de développement. La sénescence chez l'arbre intervient à la suite de la phase adulte et est caractérisée par l'aboutissement du développement physiologique et morphologique de l'arbre.

La sénescence peut être donc considérée comme la dernière étape du développement normal de l'arbre (ou d'une partie de l'arbre, feuille ou mycorhize par exemple) avant la mort.

Par contraste, le dépérissement peut intervenir à tout moment de la vie de l'arbre et est caractérisé par une désorganisation des organes voire l'abandon des organes à cause d'un dysfonctionnement physiologique : le coût du fonctionnement du système en matière d'énergie dépasse l'énergie rentrant dans le système. **Fig.11** et **Fig.12**.

Aucun système ne peut augmenter sa masse au-delà des limites des ressources disponibles.



**Fig.11** Érable sycomore sénescence.

Cet érable de 150 à 200 ans, est passé par toutes les étapes normales de développement. Il présente au moins sept phases de réitération séquentielles avant d'exprimer l'unité architecturale minimale (voir chapitre « Le modèle architectural et le modèle des zones de l'arbre »).

La sénescence n'implique pas nécessairement « la maladie ». Elle implique une vigueur réduite, une baisse en réactivité et une vulnérabilité suite aux changements de l'environnement.



**Fig.12** Érable juvénile stressé.

Cet érable âgé de quelques années, est encore au stade juvénile. Il présente des similarités de l'arbre sénéscent : une vigueur réduite, une baisse en réactivité et l'expression de l'unité architecturale minimale.

Mais il n'est pas passé par toutes les étapes normales de développement. La croissance est bloquée, due au stress de la plantation et probablement à cause des erreurs commises lors de la plantation. Il s'agit d'un vieillissement prématuré. Des traitements culturels pourraient aider à débloquer la situation.

Nombreux des arbres issus de la graine n'atteignent pas le stade de la sénescence **Fig.12**, ils meurent avant en raison de stress sévères liés : soit à leur environnement, soit à des états pathologiques. Le dépérissement est parfois caractérisé par un abandon des branches sommitales. Si l'arbre est résilient, un nouveau houppier se forme plus bas, ce que Ted Green appelle poétiquement « la croissance vers le bas » ou par les forestiers « la descente de cime », **Fig.62**. Voir : Green (2001), Drénou et Cantero (2019).

Drénou (1994), dans sa thèse de doctorat décrit la sénescence chez l'arbre ainsi :

« Lorsqu'un arbre parvient à passer progressivement de l'unité architecturale à l'unité minimale, ses capacités de réitération retardée déclinent irréversiblement. Plus un arbre est âgé, plus il est, en effet, difficile de provoquer l'apparition de rejet sur le tronc et les branches de gros diamètre. Au degré ultime de son évolution, l'arbre ne réitère plus, fleurit de moins en moins et la mort de la partie aérienne intervient alors progressivement depuis les axes ultimes jusqu'à la base du tronc. Ces symptômes s'inscrivent au sein d'une suite ordonnée d'événements morphogénétiques, surviennent sans que les conditions du milieu ne changent et ne permettent ainsi pas de définir une véritable sénescence de l'arbre ».

La sénescence morphologique est donc caractérisée par l'aboutissement du développement architectural de l'arbre et l'apparition de « l'unité architecturale minimale » (chapitre 4). Par suite des phases successives de réitération séquentielle, les unités architecturales deviennent de plus en plus simplifiées, de plus en plus petites et de plus en plus nombreuses. La première unité architecturale du chêne poussant en futaie peut faire près de 20 m en hauteur. L'unité architecturale minimale, résultant de nombreuses phases de réitération séquentielle, consiste en une seule unité de croissance mesurant quelques centimètres de longueur, Drénou (1994). Un arbre véritablement sénéscent ne peut pas faire une descente de cime et semble également perdre ses capacités à rejeter de la souche, Aumeerudy (1984).

## 2 LE VIEILLISSEMENT PHYSIOLOGIQUE ET L'HYPOTHÈSE « PEAU CŒUR »

Pourquoi est-ce que la vigueur de l'arbre baisse avec l'âge ?

Pourquoi est-ce que les arbres ne vivent pas éternellement en dépit du fait que chaque année, il est revêtu de nouveaux tissus (bois et écorce) et de nouvelles feuilles et de nouvelles racines ? L'arbre est toujours jeune, mais il meurt quand même !

### 2.1 L'arbre : un système générateur

L'arbre est un système générateur, à cause du fonctionnement des méristèmes, sa masse augmente inéluctablement tous les ans avec la mise en place de nouvelles couches de tissu vivant (aubier, liber, périderme), des organes (feuilles et mycorhizes).

Un arbre est composé de cônes de bois qui s'ajoute les uns sur les autres (cœur), avec une couche photosynthétique à l'extérieur (peau), Fig.13. Des formules mathématiques montrent que la

masse de n'importe quel objet, tridimensionnel augmente de façon exponentielle par rapport à la surface développée, Fig.14.

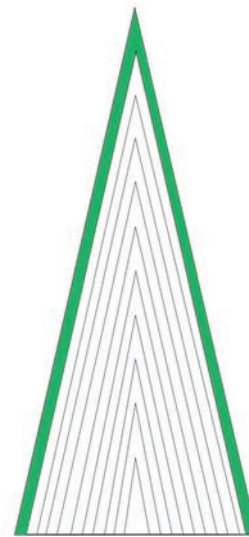


Fig.13 Peau et cœur.

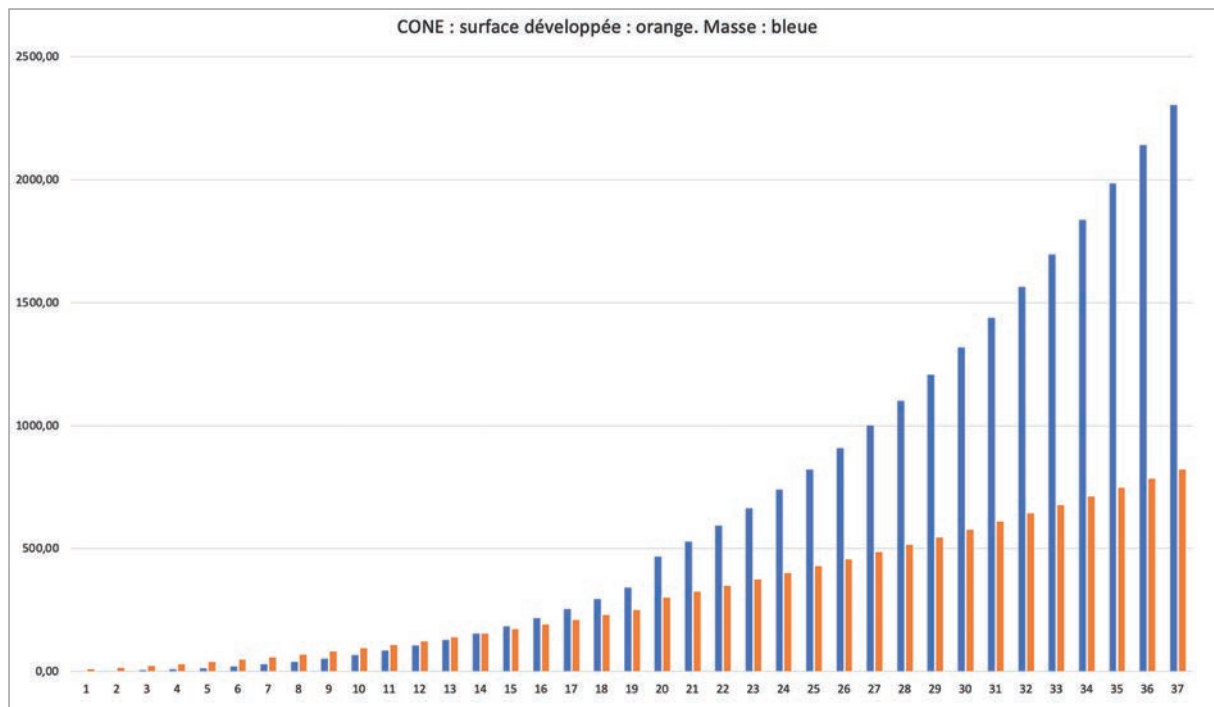


Fig.14 Rapport Masse / surface développée pour un cône augmente en diamètre basal.

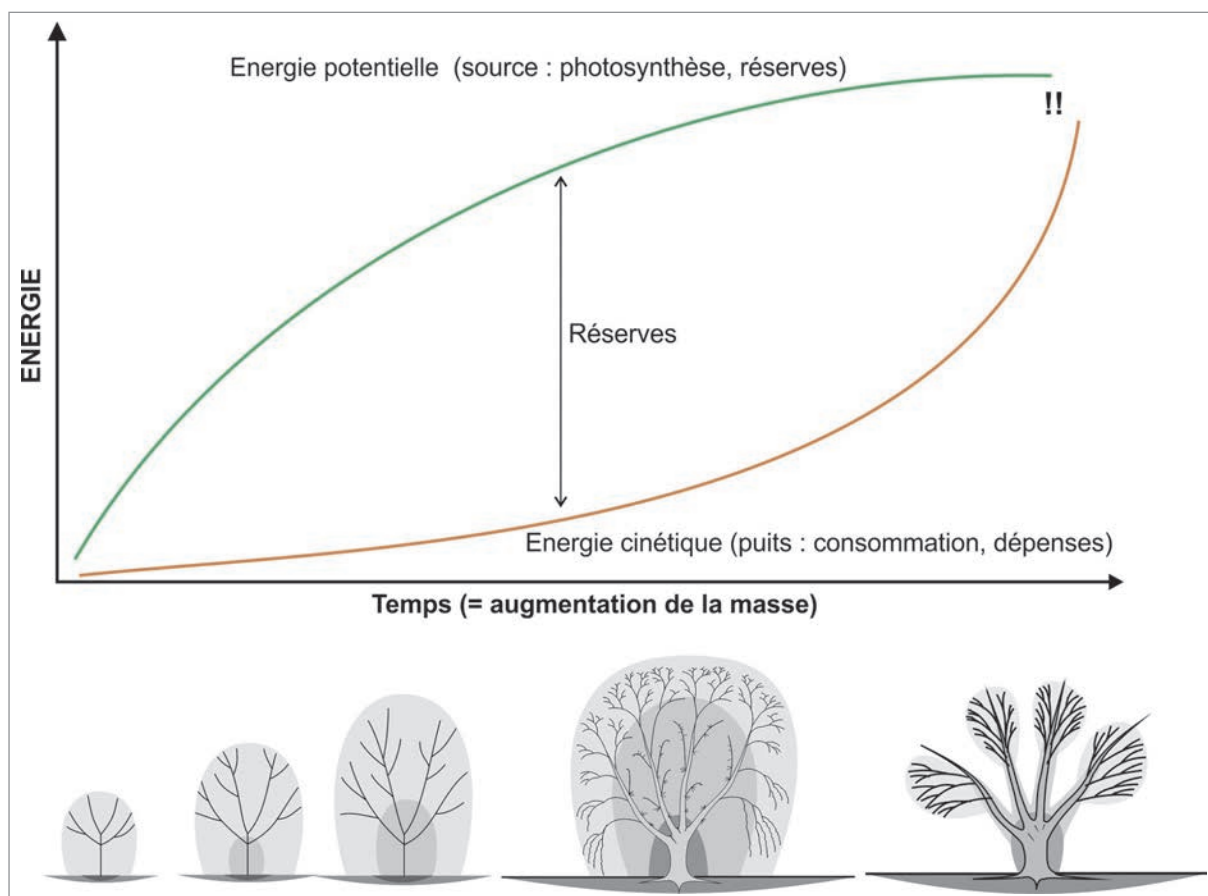


Fig.15 Évolution des réserves de métabolites le long de la vie de l'arbre. Moore 2003A.

L'arbre, contrairement aux animaux, n'a pas le même problème de maintenance et de réparation de ses tissus, car il est en mesure d'en générer de nouveaux. Cependant, du fait que sa masse augmente, il ne peut pas échapper à un rapprochement des courbes énergie potentielle/énergie cinétique.

Le déclin en vigueur serait donc lié à un déséquilibre entre l'énergie totale capturée par la photosynthèse (énergie potentielle) et l'énergie nécessaire pour l'entretien de la masse (énergie cinétique). Oldeman (1974), Shigo (1991). **Fig.15.**

Ceci constitue la première partie de l'hypothèse peau cœur. Le coût de l'entretien devient trop élevé par rapport à l'énergie rentrante. Ce qui maintient l'arbre en vie, les méristèmes, finissent par le tuer !

Ce mécanisme reste une hypothèse parce que personne à calculer l'évolution du budget énergétique de l'arbre, **Fig.5**, tout le long de la vie de l'arbre (tâche compliquée !).

Les méristèmes peuvent rester actifs pendant des milliers d'années : >3000 ans pour le Séquoia géant (*Séquoiadendron giganteum*) ; >5000 ans pour le « Bristlecone pine » *Pinus longeva*. Le Huon pine, *Lagarostrobos franklinii*, peut vivre au-delà de dix mille ans par clonage (marcottage).

Le séquoia (*Séquoia sempervirens*) en **Fig.16** est issu d'un rameau pris de la cime d'un arbre en Californie âgé de plus de 2000 ans. Ce petit arbre peut vivre encore 2000 ans. Voir Piovesan (2021).

Dans certaines conditions, les arbres peuvent même générer de nouveaux méristèmes à partir des cellules parenchymateuses du bois exposé à la suite des blessures, formation d'un cal et d'un nouveau

cambium, formation de bourgeons adventifs, Fig.17 et Fig.18. Ces observations contredisent les hypothèses postulant que le vieillissement de

l'arbre est dû à un vieillissement des méristèmes. Pour une synthèse de ces différentes hypothèses de vieillissement, voir Drénou (1994).



Fig.16 Séquoia âgé de plus de 2000 ans.



Fig.17 Tilleul (*Tillia* spp.), accidenté. Environ 50% de l'écorce de ce tilleul a été détruite lors d'une collision par voiture. Flèches vertes : nouveau bois généré de nouveaux méristèmes (cambium) issus de la formation du cal par dédifférenciation du parenchyme. Flèches noires : zone de barrage. Tilleul (*Tillia* spp.)

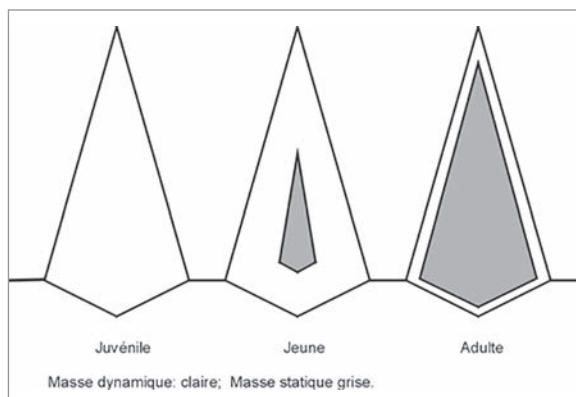


Fig.18 Noyer (*Juglans regia*). Blessure du tronc recouverte de bois par suite de la formation d'une nouvelle zone cambiale à partir d'un cal.

## 2.2 Masse dynamique et masse statique

La deuxième partie de l'hypothèse peau cœur stipule que les organes ligneux sont composés d'une couche d'aubier, vivant, appelé « masse dynamique » qui recouvre une masse d'aubier modifiée et morte, appelée « masse statique » qui est composée de différents types de bois de protection.

Le bois de protection est mort et non-fonctionnel du point de vue physiologique, cependant, il est fonctionnel dans le support et dans la protection de l'arbre. Il est donc incorrect d'utiliser le terme « non-fonctionnel » pour les différents types de bois de protection. Le bois de protection est défini comme un bois qui est modifié pour bloquer ou freiner l'évolution de micro-organismes capables de dégrader le bois, Shigo (1991).



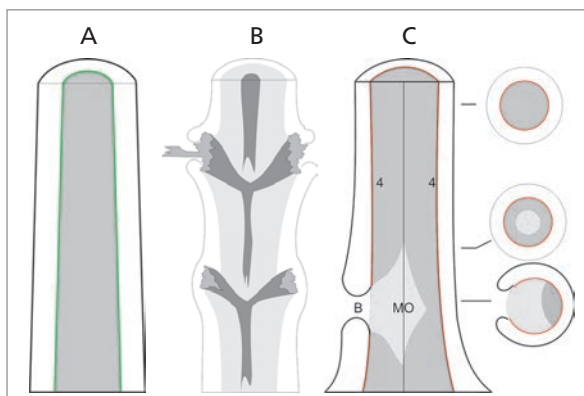
**Fig.19** L'âge et le rapport masse dynamique/masse statique.

Au cours de son vieillissement, l'arbre accumule de la masse statique. Un arbre au début de sa vie est constitué de près de 100% de masse dynamique. A la fin de sa vie, cependant, il est composé pour la plupart de masse statique et relativement peu de masse dynamique. Cette masse statique a des fonctions importantes : elle soutient l'arbre ; elle possède des propriétés défavorables à la colonisation par les agents pathogènes, elle agit comme un bois de protection, et d'autre part, comme elle est morte, elle ne pompe pas dans les réserves d'énergie métabolique, agissant ainsi sur le rapport énergie : masse.



**Fig.20** Masse dynamique et masse statique dans un Séquoia (*Séquoia sempervirens*).

La peau mince de l'aubier (masse dynamique, colorée blanche), recouvre la colonne de masse statique. La colonne centrale de masse statique est composée de 2 types de bois de protection : la colonne centrale de « bois coloré », flèche verte a été créée par une ouverture traumatique que l'arbre a subi lorsqu'il avait la même dimension que cette colonne. La colonne de duramen est localisée entre l'aubier et le bois coloré. Si l'ensemble du bois du tronc reste vivant, une contrainte importante sera posée au budget énergétique de l'arbre. Toute cellule vivante de la masse dynamique est consommatrice d'énergie issue de la photosynthèse.



**Fig.21** Le bois de protection

A. Gris moyen : vrai cœur. Blanc : aubier. Ce type de bois de protection, typique de nombreuses essences, résulte du vieillissement radial et naturel de l'aubier. Au fur et à mesure que les cellules vivantes de l'aubier s'éloignent de la zone cambiale, elles meurent et forment le duramen. Lorsqu'un tronc de châtaignier ou de robinier est coupé, nous savons que nous allons trouver un duramen. De plus, dans les essences citées, l'épaisseur de l'aubier reste constante. D'autres essences, par exemple le chêne commun, présentent un duramen, mais l'épaisseur de l'aubier varie d'un individu à l'autre, chez le chêne, l'épaisseur de l'aubier diminue avec le vieillissement de l'arbre, comme le duramen chez le noyer,

B. Faux cœur

Gris foncé : faux cœur ; gris clair : faux cœur en voie de formation ; blanc : aubier. Le faux cœur est produit à la suite de la mort d'une ramification (branche ou racine) et un vieillissement longitudinal de l'aubier. Le bois associé à la ramification morte vieillit et meurt formant une colonne de bois de protection. Ces colonnes ainsi formées se réunissent formant une grosse colonne de bois de protection à l'intérieur du tronc. Le frêne commun est un bon exemple d'arbre formant un faux cœur, celui-ci est de couleur gris-noir et augmente en diamètre avec le vieillissement de l'arbre.

C. Bois coloré

Le bois coloré est produit par les ouvertures traumatiques et un vieillissement longitudinal de l'aubier. Le bois présent au moment de la blessure vieillit et meurt formant une colonne de bois de protection. La colonne de bois coloré se développe dans les limites de la paroi 4 (zone de barrage), de CODIT. Chez le tilleul, le bois coloré devient de couleur rose et est caractérisé par une forte diminution en eau. MO = Micro-organismes, ZR= Zone de réaction, B = Blessure.

Cœur mouillé

Le cœur mouillé est formé lorsqu'une ouverture naturelle ou traumatique est colonisée par des bactéries. Ces micro-organismes digèrent le bois très lentement. L'infection est accompagnée par la création de conditions anaérobiques souvent accompagnées d'une forte modification du pH ; pH8 chez le marronnier par exemple, des conditions défavorables pour les agents pathogènes agressifs sont ainsi créées, Shigo (1986).

Les arbres démarrent leur vie 100% masse dynamique, mais terminent leur vie presque 100% masse statique, Fig.19 et Fig.20.

La formation de bois de protection est initiée, soit par le vieillissement naturel de l'aubier, soit par des ouvertures naturelles ou traumatiques. Shigo (1986), reconnaît 4 types de bois de protection de base, Fig.21 :

1. Vrai cœur ou duramen résultant d'un vieillissement radial et naturel de l'aubier, Fig.21 A.
2. Faux cœur, résultant d'un vieillissement longitudinal de l'aubier par suite des ouvertures naturelles (élagage des branches ou des racines), Fig.21 B.
3. Bois coloré, résultant d'un vieillissement longitudinal de l'aubier par suite des ouvertures traumatiques, Fig.21 C.
4. Cœur mouillé résultant d'une ouverture naturelle ou traumatique, colonisé par les bactéries, Fig.21 B et C.

Pour une revue compréhensive du bois de protection, voir Hillis (1987), Shigo (1986), Kampe et Magel (2013).

Le bois de protection est caractérisé par :

1. Présence des produits anti-microbiens, phénols, terpènes, subérine...
2. Enlèvement de l'azote
3. Taux d'eau modifié/taux d'air modifié
4. pH modifié
5. Présence de micro-organismes

Tous les arbres ne font pas de duramen. Les arbres qui font du duramen peuvent aussi faire les trois autres types de bois de protection. Les arbres qui ne font pas de duramen peuvent faire seulement du faux cœur, du bois coloré et du cœur mouillé.

Loehle (1988), lie le type de masse statique formée à la longévité des arbres. Généralement, les arbres qui vivent le plus longtemps, par exemple, séquoia, certains chênes et ifs, sont des arbres qui investissent dans un duramen de haute qualité. Le duramen, est de façon générale, plus résistant à la dégradation par les micro-organismes que les autres types de bois de protection. Les pionniers stricts investissent leur énergie dans une croissance rapide et ne présentent, en général, pas de duramen, de ce fait, leur bois est plus vulnérable aux altérations par les micro-organismes. Ces

arbres ne présentent pas, de façon générale, une longue vie. Fig.22.

La formation d'un bois de protection nécessite un apport considérable d'énergie pour la création des produits antimicrobiens (phénols et terpènes). Les terpènes figurent parmi les molécules les plus « coûteuses » à fabriquer en matière de consommation d'adénosine triphosphate (ATP), Gershenzon (1994). En fait la formation de duramen consomme plus de ATP que la formation de l'aubier. Voir : Loehle (1988), Oldeman (1974), Sellin (1994), Shigo (1984, 1991).

Une fois formée, la masse statique ne ponctionne plus les réserves de l'arbre, de cette façon elle agit sur le rapport énergie/masse de l'arbre et les courbes EP : EC sont écartées. Mais cette astuce a des limites, chaque fois que l'arbre ajoute une couche de duramen, ça coûte plus cher et exponentiellement !

Les arbres peuvent donc reporter l'échéance  $EC = EP$ . Mais l'astuce a ses limites. Chaque fois qu'une couche de duramen s'ajoute, le coût est exponentiellement plus élevé.

## 2.3 Ouvertures naturelles et ouvertures traumatiques

La masse statique est initiée soit par le vieillissement naturel de l'aubier ou soit d'un vieillissement à la suite des ouvertures naturelles et de traumatiques. La masse statique peut reporter l'échéance  $EC = EP$ , mais la formation de la masse statique coûte exponentiellement de plus en plus cher. A cette énigme, s'ajoutent les défenses mise en œuvre directement à la suite des ouvertures naturelles et traumatiques.

Du fait que l'arbre perde naturellement ses organes, des ouvertures naturelles sont formées qui présentent une voie d'entrée pour les agents pathogènes. Des ouvertures traumatiques (blessures), sont également accumulées tout au long de sa vie. Pour résister aux infections, l'arbre engage des processus métaboliques spécifiques et complexes pour l'élaboration de polyphénols, de terpènes et de subérine (parmi d'autres), produits chimiques indispensables dans la lutte contre les agents pathogènes. Ces produits sont utilisés non seulement dans les bois de protection, mais aussi dans les différentes zones de protection : zone d'abscission des feuilles et des fruits, zone de protection de la branche, zone de protection de la moelle et dans les différentes parois chimiques mises en œuvre dans la compartimentation : la zone de réaction et la zone de barrage, Shigo (1986, 1991), et pour former les péridermes nécrophylactiques pour protéger le liber et le cambium, Biggs (1992), Bucciarelli et al (2002).

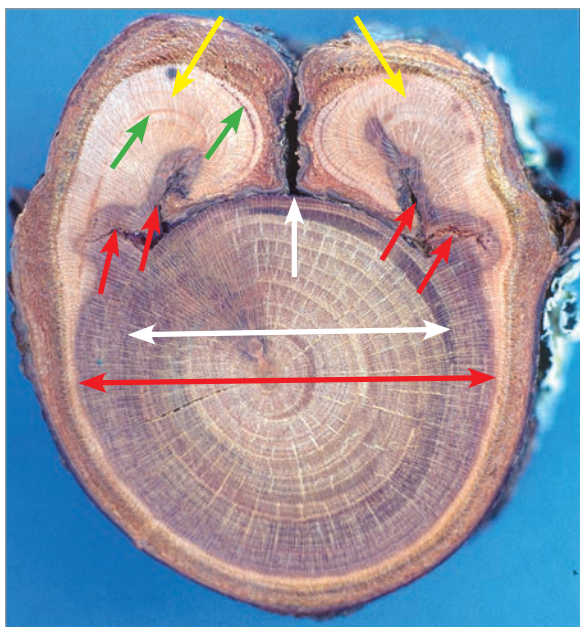
D'autre part, au fur et à mesure que l'arbre se développe, des micro-organismes sont compartimentés dans les ouvertures naturelles et traumatiques. Certains micro-organismes peuvent rester latents à l'intérieur de l'arbre pendant de nombreuses années dans l'attente du jour où le micro-environnement est favorable à leur croissance, Lonsdale (1983), Boddy (1992), Moore (1997), Schwarze (2000). L'augmentation de la masse accroît le risque de blessures et d'échecs mécaniques. Chaque fois qu'une branche est arrachée lors d'une tempête, l'arbre doit utiliser ses réserves pour se défendre contre les infections par les micro-organismes et, de plus, chaque branche arrachée entraîne une diminution de l'énergie rentrant dans le système.

| Duramen présent  | Duramen absent |
|------------------|----------------|
| Chênes blancs    | Aulne          |
| Chênes rouges    | Bouleau        |
| Orme             | Charme         |
| Châtaignier      | Érable         |
| Maclura          | Frêne          |
| Merisier         | Hêtre          |
| Noyer            | Marronnier     |
| Pommier          | Micocoulier    |
| Poirier          | Saule          |
| Robinier         | Peuplier       |
| Sorbier          | Platane        |
| Cypripée chauve  | Tilleul        |
| If               |                |
| Sapin de Douglas |                |
| Pin              |                |
| Sequoia et       |                |
| Sequoiadendron   |                |
| Thuya            |                |

Fig.22 Arbres avec et sans duramen.

### 2.3.1 Modifications du ratio masse dynamique / masse statique des zones par suite d'un stress

En règle générale, les arbres fortement stressés à tous les stades de développement présentent un taux plus élevé de masse statique que les arbres non stressés. Les chênes pubescents cités en chapitre 4.4, présentent des colonnes de bois colorés dans la Zone I et des colonnes de faux cœur et de vrai cœur dans la Zone II **Fig 31**. Sellin (1994), a pu mettre en évidence un taux de masse statique (duramen) nettement plus élevé chez



**Fig.23** Initiation de bois coloré chez un laurier (*Prunus lauroceracus*) par suite d'une ouverture traumatique et la formation de fissures.

Une blessure de tondeuse, a initié une colonne de bois coloré, flèche blanche à doubles têtes.

Les deux bourrelets de recouvrement, flèches orange, font appui sur la surface de la blessure et provoquent des microfissures, flèches rouges. Ces fissures sont initiées à cause de l'effet de « corne de bouc ».

Chaque fois que les microfissures atteignent le cambium, des zones de barrages se forment, flèches vertes, et la colonne de bois coloré devient plus volumineuse, flèche rouge à doubles têtes.

Cet arbre, vu sa jeunesse, devrait être 100% masse dynamique. À la suite de la blessure, il est près de 100% masse statique. L'espace pour les fonctionnements vitaux est compromis.

L'arbre a vieilli prématurément.

l'épicéa commun (*Picea abies*), dominé par les arbres voisins.

La Zone I des arbres juvéniles ou jeunes blessés peut présenter des colonnes de bois de protection non-caractéristiques d'arbres de ces stades en bonne santé, ceci leur donne un ratio MD / MS caractéristique d'un arbre plus âgé, voire d'un arbre sénéscent **Fig.23** et **Fig.24**.



**Fig.24** Colonne de masse statique chez un jeune orme commun.

Chez ce jeune orme, la blessure, flèche blanche, a initié une colonne de bois colorés flèches noires. Cet arbre devrait présenter 100 % masse statique et à terme, du duramen.

Le marronnier d'Inde ne fait pas de duramen. La Fig.25 montre le bas du tronc d'un marronnier d'Inde (*Aesculus hippocastanum*) âgé de 93 ans. Le bois au centre est vivant avec des réserves d'amidon et les vaisseaux encore fonctionnels, Fig.26. En Fig.25 les tâches noires proches à l'écorce sont des colonnes de bois colorés associées aux trous d'injection de produit phytosanitaire.

Avec référence à la Fig.27 : lorsque le marronnier est infecté au niveau racinaire et du collet par l'ustuline brûlée (*Kretschmaria deusta*), des colonnes de cœur mouillé (Cm) se forment



Fig.25 Marronnier, bas du tronc.

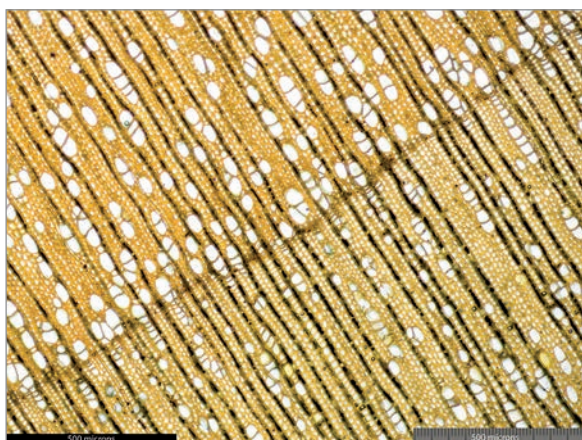


Fig.26 Section de l'aubier au centre du tronc. Les rayons contiennent des réserves d'amidon, colorés noirs par application de l'eau iodée. Bar 500µ.

autour du bois infecté freinant la progression du champignon (Kd). Le cœur mouillé chez le marronnier est trempé d'eau procurant un micro environnement anaérobie, il est chargé de phénols et de terpènes et le pH s'élève à 8, procurant ainsi des conditions défavorables pour la croissance des champignons lignivores.

Pour cet arbre malade, le tronc est composé de presque 100% de masse statique. La vascularité est compromise. Le marronnier, arbre à pores diffus, a besoin d'une grande épaisseur d'aubier pour assurer un flux suffisant en sève xylémienne. (Pour les arbres à zones poreuses, chêne blanc par exemple, la sève xylémienne est transportée pour la plupart dans le cerne le plus récent).

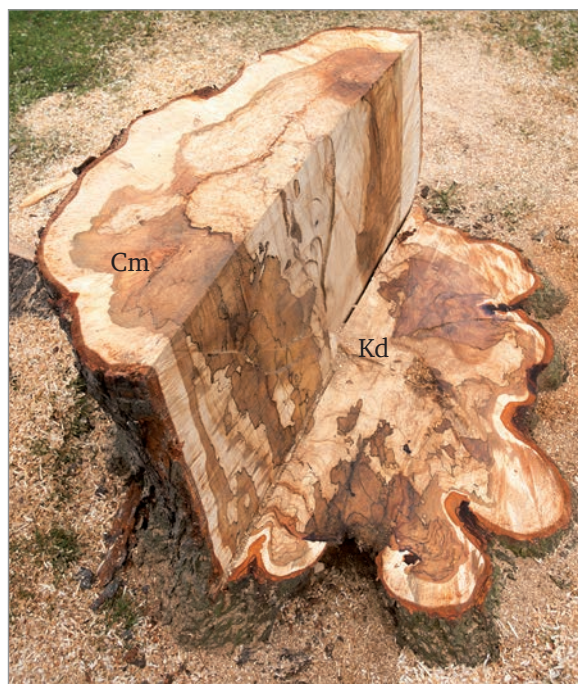


Fig.27 Marronnier infecté par l'ustuline, *Kretschmaria deusta*.

## 2.4 L'auto éclaircie des populations et le vieillissement physiologique.

L'éclaircie naturelle d'une population d'arbres sert pour illustrer l'hypothèse peau-cœur. Sur un espace donné l'énergie solaire arrivant est constante chaque année. Cette énergie peut supporter de nombreux petits arbres ou un grand arbre. Comme illustré en Fig.28. Voir Hardwick (1987), pour un test de l'hypothèse peau-cœur.

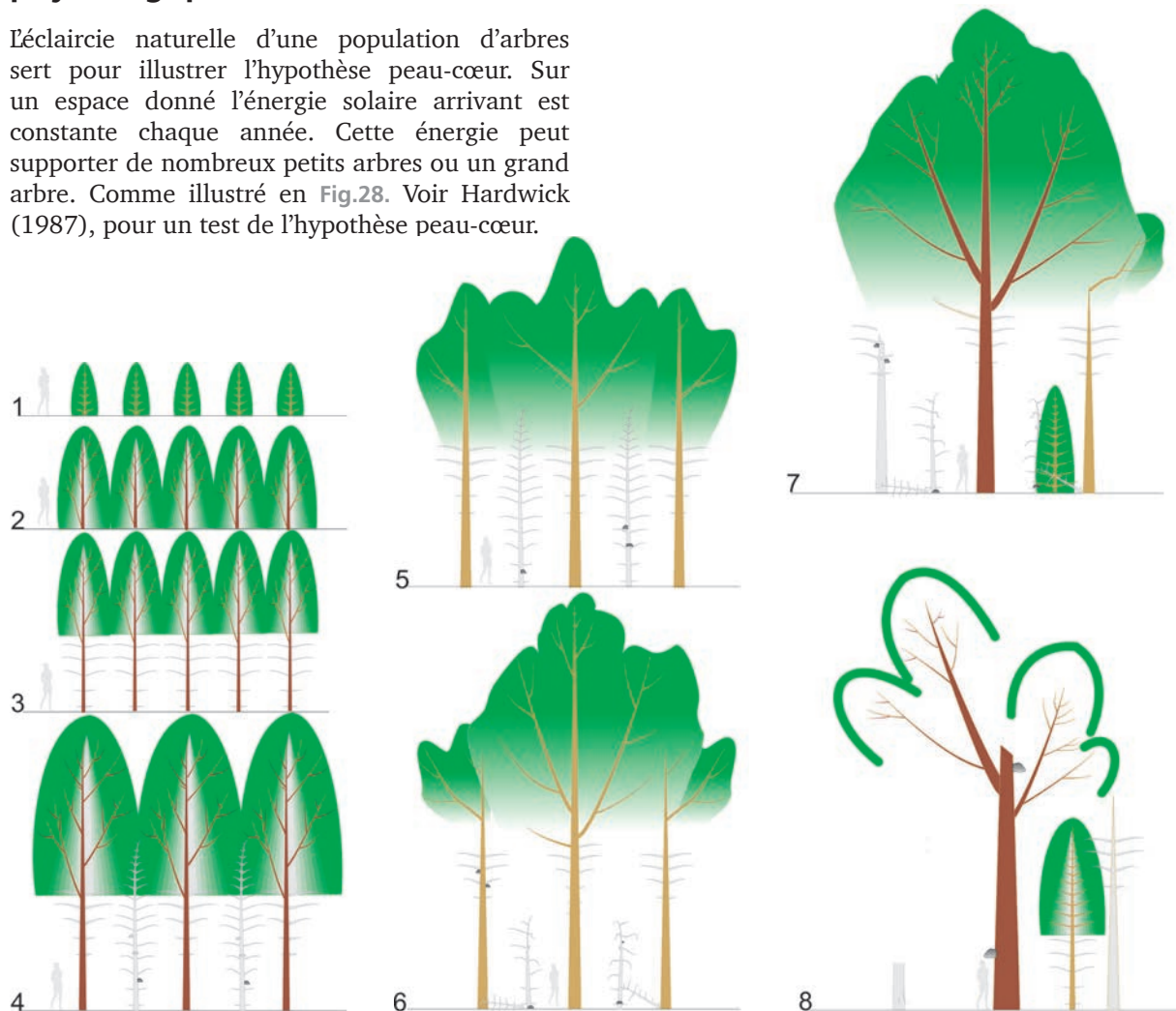


Fig.28 L'auto éclaircie des populations et le vieillissement physiologique.

1. Cinq arbres sont plantés. L'énergie solaire arrivant est constante. Les cinq arbres entrent dans une phase d'expansion de couronne.

2. Lorsque les couronnes se touchent, le maximum d'énergie solaire est capturé.

3. La croissance vers le haut. Le tronc commence à se différencier, les branches basses entrent en déclin, elles ne capturent pas suffisamment d'énergie pour assurer leurs fonctions vitales par rapport à leur masse, elles sont élaguées et dégradées par les organismes saprophages, les éléments essentiels sont recyclés vers les racines fines (la même chose s'applique pour les parties qui meurent dans

les diagrammes suivants). Le tronc et l'élagage des branches puisent dans l'énergie potentielle, d'autre part, le tronc consomme de l'eau et des éléments essentiels donc le système racinaire doit augmenter. Les courbes EC:EP commencent à se rapprocher, une masse statique commence à se former (selon l'espèce).

4. Éclaircie naturelle du peuplement. Afin de pouvoir continuer à pousser, les couronnes doivent augmenter en volume. Dans notre exemple, deux arbres sont dominés par les autres, et meurent par suite d'une faillite énergétique. Les trois arbres restants profitent du nouvel espace capturé et conti-

nent leur croissance vers le haut. 5. à 7. L'éclaircie naturelle du peuplement continue, un arbre domine les autres qui entrent en dépérissement. Un petit arbre s'installe sous le grand, sa petite masse lui permet de survivre avec peu d'énergie solaire.

8. Croissance vers le bas. Le grand arbre entre dans un déclin physiologique, la surface foliaire étant insuffisante pour maintenir les fonctions vitales d'une masse en continuelle augmentation. La flore interne s'exprime. Le petit arbre rentre dans une phase d'expansion rapide et croît vers le haut.

## 3 INTERCALAGE ET LE MODÈLE DES ZONES DE L'ARBRE

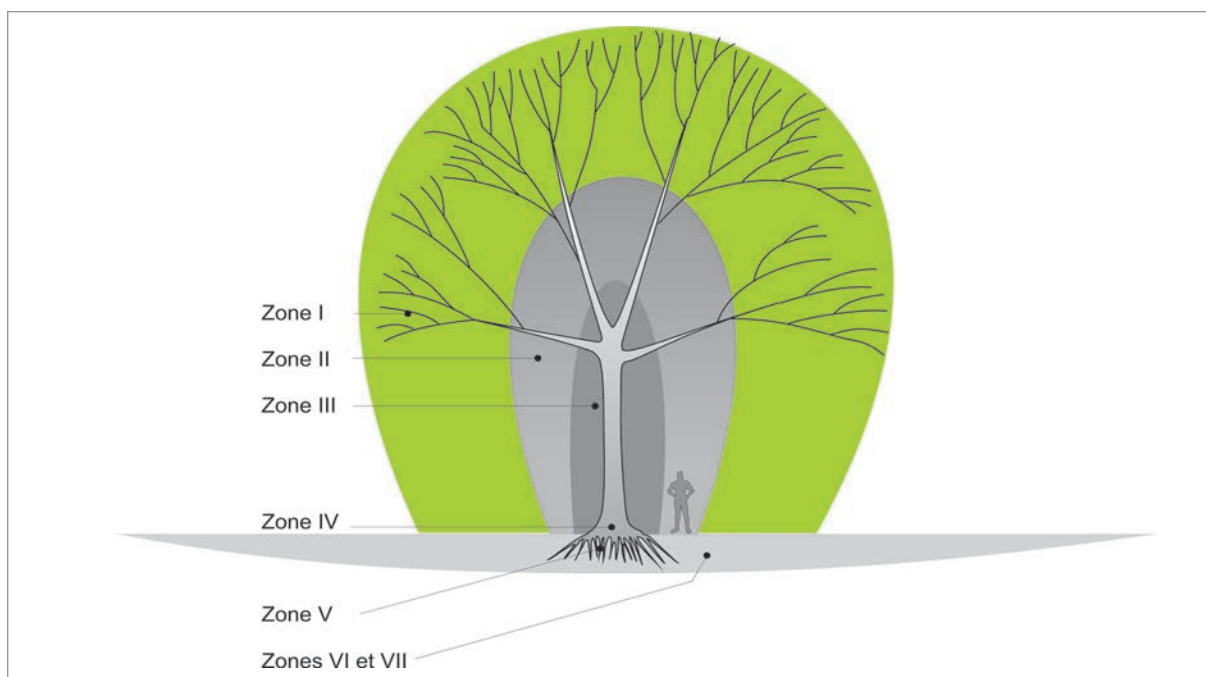
### 3.1 Présentation générale

Dans ce modèle, l'arbre est divisé en sept zones au maximum. Les organes aériens sont représentés par 1 à 3 zones en fonction du stade de développement de l'arbre. Le collet, zone de transition entre les parties aériennes et souterraines est toujours présent et les organes souterrains sont toujours représentés par 3 zones, **Fig.29**.

Ces sept zones peuvent être distinguées à l'aide de différents critères physiologiques, morphologiques et fonctionnels :

1. Fonction de la zone
2. Rapport masse dynamique/masse statique
3. Anatomie
4. Diamètre des ramifications
5. Architecture
6. Capture et transmission de la force du vent
7. Relations avec d'autres organismes vivants

La **Fig.30** résume les caractéristiques principales de chaque zone et la fonction qui la fait différer des autres zones (sachant que toutes les zones ont certaines fonctions en commun, par exemple : transport des sèves, stockage des réserves, protection et défense).



**Fig.29** Division de l'arbre en zones. Moore 2003a.

Zones aériennes

ZONE I zone de production : capture de l'énergie solaire.

ZONE II zone de support secondaire : charpente.

ZONE III zone de support principal : tronc et départ des charpentières.

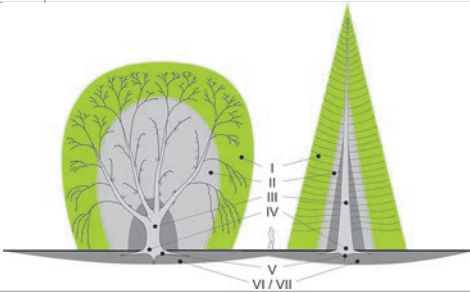
Zone IV Collet. Zone de transition

Zones souterraines

ZONE V Zone de support. Racines maîtresses.

ZONE VI Zone d'exploration de la terre, racines ligneuses

ZONE VII Zone d'exploitation de la terre, racines non-ligneuses

| Zones et fonctions principales                                                                                           | Caractéristiques                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>LES ZONES AERIENNES</b>                                                                                               |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            |
| <b>ZONE I.</b> La zone de production.<br><br>Capture de l'énergie solaire.<br>Reproduction.                              | Composée de près de 100% masse dynamique.<br>Présence des feuilles.<br>Présence d'un phelloderme ou d'un cortex, couches photosynthétiques de l'écorce<br>Présence de chlorophylle dans le bois.<br>Taux d'azote fort.<br>Moelle, parfois vivante, parfois morte selon l'espèce.<br>Capture de l'énergie du vent.<br>Bois « juvénile » (bonne flexibilité des tiges).<br>Rameaux de plus petits diamètres pour l'essence (bonne flexibilité des tiges).<br>Composée d'une ou de plusieurs unités architecturales en voie de développement. |
| <b>ZONE II.</b><br>Zone de support, charpentières.<br><br>Support de la zone I.                                          | Bois « adulte », donc plus de rigidité.<br>Présence de vieilles branches dépérissant de la zone I.<br>Commence à accumuler de la masse statique.<br>Taux d'azote moyen.<br>Pour certaines espèces : formation du rhytidome par accumulation des péridermes secondaires. Dans ce cas : perte du phelloderme.<br>Moelle morte.<br>Composée de branches d'un diamètre moyen pour l'essence.<br>Transmission de la force du vent vers le tronc.                                                                                                |
| <b>ZONE III</b><br>Zone de support :<br>tronc et départ des charpentières.<br><br>Support de la zone II et de la zone I. | Composée en grande partie de masse statique.<br>Taux d'azote faible<br>Pour certaines espèces : Formation du rhytidome .<br>Moelle morte.<br>Transmission de l'ensemble de la force du vent vers le collet                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
|                                      |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            |
| <b>LA ZONE DE TRANSITION.</b>                                                                                            |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            |
| <b>ZONE IV.</b><br>Zone de support : collet<br><br>Support du tronc, des zones III, II et I                              | Transition entre les parties aériennes et les parties souterraines<br>Transmission de l'ensemble de la force du vent vers les racines, flux maximal de la force.<br>Terminaison des colonnes de duramen<br>Taux d'azote faible                                                                                                                                                                                                                                                                                                             |
| <b>LES ZONES SOUTERRAINES</b>                                                                                            |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            |
| <b>ZONE V.</b> Racines ligneuses de support<br><br>Support de l'appareil aérien                                          | Composée de grosses racines ligneuses.<br>Transmission de l'énergie du vent vers le sol.<br>Pas de moelle, rarement de duramen, pas de phelloderme.<br>Fort taux de cellulose.<br>Fort taux d'azote.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
| <b>ZONES VI.</b> Racines ligneuses d'exploration<br>Exploration du sol                                                   | Composée de racines ligneuses de faible diamètre ne rentrant pas en ligne de compte pour le support de l'arbre.<br>Peut s'étaler très loin du tronc, généralement assez superficielle.<br>Fort taux de cellulose.<br>Fort taux d'azote.                                                                                                                                                                                                                                                                                                    |
| <b>ZONE VII.</b> Racines non ligneuses<br><br>Absorption de l'eau et des éléments essentiels                             | Associations symbiotiques avec micro-organismes : mycorhizes, actinorhizes et bactérie.<br>Radicelles peu lignifiées (peuvent porter des poils racinaires).<br>Absence de cambium et de croissance radiale.<br>Généralement assez superficielle<br>Fort taux d'azote                                                                                                                                                                                                                                                                       |

**Fig.30** Résumé des 7 zones, leur fonction et leurs caractéristiques pour un arbre adulte en bonne santé.  
 Moore 2003a.

### 3.2 Intercalage

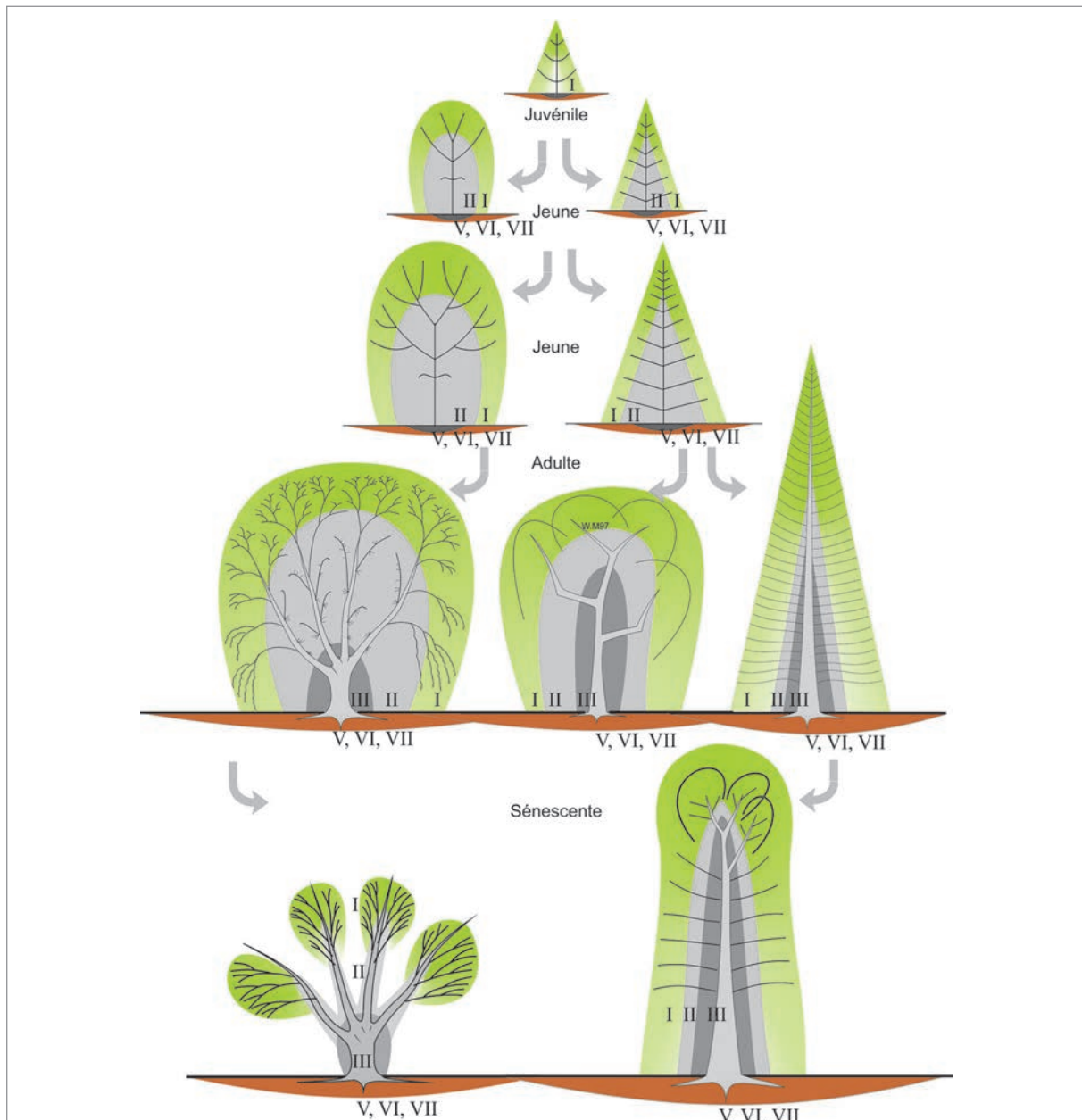
Tout au long de la vie de l'arbre, le développement des organes aériens est caractérisé par un processus d'intercalation Edelin (1984). Les organes récolteurs d'énergie solaire se trouvent de plus en plus éloignés des mycorhizes et des racines fines. Un développement intercalaire d'organes spécialisés dans le support se déploie entre les racines fines d'absorption et les organes récolteurs d'énergie solaire. Fig.31.

L'arbre juvénile est une collection de branches de petit diamètre constitué de près de 100% de masse dynamique. Il possède un très fort potentiel de capture d'énergie solaire : la plupart des branches portent des feuilles, l'écorce possède de la chlorophylle, le bois peut contenir de la chlorophylle, Fig.5. L'ensemble est adapté pour la capture de l'énergie solaire et la production de glucose, nécessaires pour maintenir les fonctions vitales du système. D'autre part, le bois est dit « juvénile » : un bois moins dense et plus flexible que le bois dit « adulte », formé plus tard et qui est nettement plus rigide que le bois juvénile. Les parties aériennes de l'arbre juvénile ne présentent que la zone I, la zone de production.

Au fur et à mesure que l'arbre juvénile se développe, la zone de production se trouve de plus en plus loin des organes souterrains. Elle est éloignée des racines par le développement de la zone II, zone de support, connectant la zone I au collet et aux racines. Les ramifications de la zone II ne portent pas, ou très peu, de feuilles chez un arbre sain. Chez nombreuses espèces, les ramifications de la zone II commencent à accumuler des péridermes secondaires, formant ainsi un rhytidome et perdent le phellogène et la chlorophylle du bois. Le platane est un exemple d'exception à cette règle, les ramifications de la zone II perdent les péridermes secondaires et le phellogène est continuellement remplacé. Certains arbres ne forment pas de rhytidome et maintiennent le premier périderme formé tout le long de leur vie, micocoulier et hêtre par exemple. La zone II commence à accumuler de la masse statique, la zone I, en revanche, est formée de près de 100% de masse dynamique (100% d'aubier). Dans le modèle, l'arbre présentant les zones I et II est l'arbre jeune.

Au fur et à mesure que l'arbre jeune se développe, la zone de production se trouve de plus en plus éloignée du système racinaire. On voit apparaître un tronc de fort diamètre intercalé entre le collet et le système racinaire et les zones I et II. Ce tronc et les points de départ des grosses charpentières forment la zone III, zone spécialisée dans le support des zones I et II. Elle est souvent caractérisée par une forte accumulation de masse statique. Dans le modèle, l'arbre présentant les zones I et II et III est l'arbre adulte.

L'arbre sénéscent présente également les sept zones. Cependant, la Zone I présente l'unité architecturale minimale, les structures les plus simples produites par la croissance primaire. Voir chapitre « Le modèle architectural et le modèle des zones de l'arbre ».



**Fig.31** Le processus d'intercalation des zones aériennes tout au long de la vie de l'arbre. Moore 2003a.

Cette figure montre l'évolution des zones au cours de la vie de l'arbre. L'arbre juvénile présente seulement la zone I, la zone de production. Pendant le développement de l'arbre (augmentation du volume de la couronne avec la croissance de jeunes rameaux situés à la périphérie) cette zone est « poussée » vers l'extérieur par l'intercalation de la zone II. La zone II est une zone de support, elle supporte la zone I. Un arbre qui présente ces deux zones est un arbre jeune. Les zones I et II sont également « poussées » vers l'extérieur par la formation et l'intercalation de la zone III, zone de support principal. L'arbre qui présente ces trois zones est appelé l'arbre adulte. Le vieillissement physiologique de l'arbre adulte diminue sa réactivité, et il peut perdre la capacité à produire des organes sexuels. La couronne peut présenter un aspect « fragmenté ». C'est l'arbre sénéscent.

Le côté gauche de la figure montre le développement d'un arbre perdant tôt dans sa vie la dominance apicale de l'axe d'ordre 1 (ramification « décurrente »), par exemple, platane, chêne. Le côté droit montre le développement des arbres pour lesquels le bourgeon terminal de l'axe 1 issu de la graine persiste (ramification « excurrente ») : très longtemps pour l'arbre adulte droit, par exemple, séquoia, sapin ; assez longtemps pour l'arbre adulte du centre, par exemple cèdre, pin parasol.

### 3.3 Développement des Zones souterraines

L'intercalation des zones aériennes est accompagnée d'une expansion, principalement latérale, des zones souterraines. Les zones souterraines sont présentes à tous les stades de développement. Elles ont la forme d'une assiette augmentant en circonférence avec le développement de l'arbre. Il est généralement accepté que dans la plupart des sols rencontrés les racines sont assez superficielles, les conditions du sous-sol étant souvent peu favorables à leur développement (anaérobie, barrières physiques par exemple roche-mère). Selon McDaniel (1988), 90% de la masse des racines se situe dans le premier mètre du sol, voir aussi Watson et Neely (1993). Les Zones VI et VII sont superposées.

La **Zone V** est constituée par les racines ligneuses essentielles dans le support de l'arbre. L'ensemble de la force du vent, happé par la zone I, est transmis au sol par cette zone. **Fig.32**.

La **Zone VI** est constituée par les racines ligneuses qui jouent un rôle d'exploration du sol. Elles peuvent se trouver très éloignées du tronc de l'arbre. Dans certains cas, elles peuvent être connectées aux arbres voisins de même espèce par soudure, par exemple, platanes, ormes, pins, épicéas.

La **Zone VII** est portée par la Zone VI. La fonction principale est celle d'absorption de l'eau et des éléments essentiels à la vie de l'arbre. Elle est composée de racines non ligneuses (faible pourcentage de lignine). Il s'agit des mycorhizes, actinorhizes et des nodosités. **Fig.34** et **Fig.35**. Les mycorhizes peuvent être connectées aux arbres voisins de même espèce. Les mycorhizes jouent un rôle primordial dans l'absorption de l'eau et des éléments essentiels ainsi que dans la protection et la défense de l'arbre, Strullu (1991), Allen (1992). Il s'agit d'une relation symbiotique entre les champignons et l'arbre. Il existe des évidences montrant que les mycorhizes sont capables non seulement de rendre à l'arbre les nutriments



**Fig.32** La zone V d'un platane adulte de 100 ans environ et de 35 m de haut, déraciné à la suite d'une tempête violente.

dissous, mais aussi d'en donner par dégradation des minéraux, Landewert (2001). Lindahl et al (1999), ont démontré la translocation du phosphore, foré par un champignon saprotrophe, à l'arbre à travers le mycélium d'un champignon mycorhizien. Les nodosités sont importantes dans la fixation de l'azote. Il s'agit d'une relation symbiotique entre les bactéries et l'arbre. Certaines des radicelles sont susceptibles d'être lignifiées et d'être intégrées dans la zone VI.

Pour les arbres en groupe (forêt, bosquet) la Zone VII est souvent commune à plusieurs arbres via le mycélium mycorhizien qui peut coloniser plusieurs arbres.

Voir : Garbaye (2013), livre de référence sur les mycorhizes ; Drénou et al (2006), livre de référence sur les racines des arbres.



**Fig.33** Zones VI : exploration du sol. Chez ce tilleul, les trois piquets sont espacés tous les 10 m à partir du tronc. Des racines de 10 mm de diamètre ont été localisées à 30 m du tronc.



Fig.34 La zone VII, mycorhizes, chêne pédonculé.



Fig.35 La zone VII, nodosités. Robinier.

### 3.4 Les zones de l'arbre et le rapport masse dynamique/masse statique

Le modèle des Zones de l'Arbre est basé en grande partie, sur le concept du ratio masse dynamique (MD) /masse statique (MS), hypothèse « peau cœur ».

Les parties aériennes d'un arbre adulte consistent en un assemblage de branches augmentant en diamètre de l'extérieur vers l'intérieur de la sphère. Le ratio de MD/MS change avec cette augmentation. Les rameaux à l'extérieur ont un ratio de près de 1:0, le tronc et les charpentières ont un ratio beaucoup plus élevé allant au-delà de 1:9 pour les troncs d'arbres âgés. Le duramen se

termine généralement dans les parties basales du collet. Ce changement est illustré Fig.36 à Fig.40.

Pour la plupart des arbres, les racines ligneuses ne forment pas de duramen (voir étude de cas plus loin), elles forment du faux cœur et du bois coloré, Shigo (1986). Au fur et à mesure que le système racinaire vieillit, il accumule des ouvertures naturelles et traumatiques et des infections, ainsi une masse statique se forme en zones V et VI. La Zone VII composée en grande partie de pièces éphémères (caduques) est en constant renouvellement. Elle n'accumule pas de masse statique.

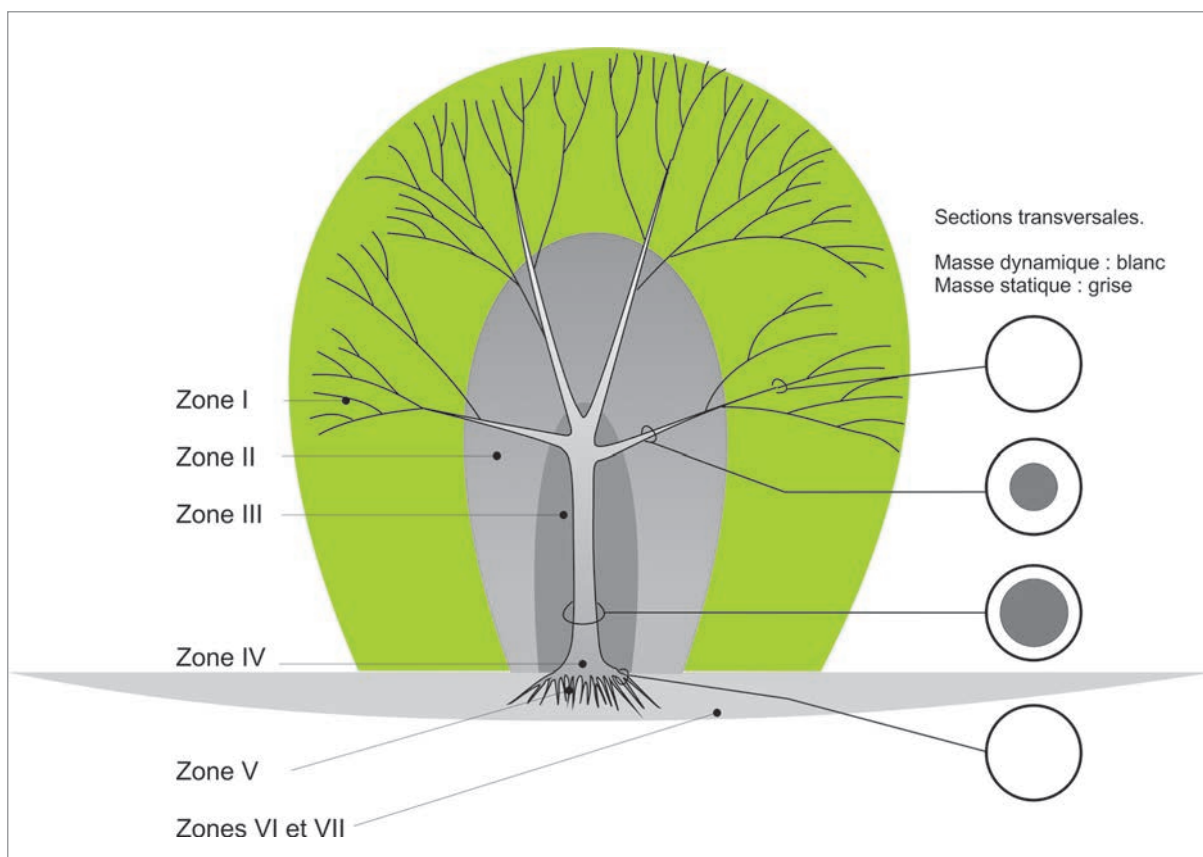


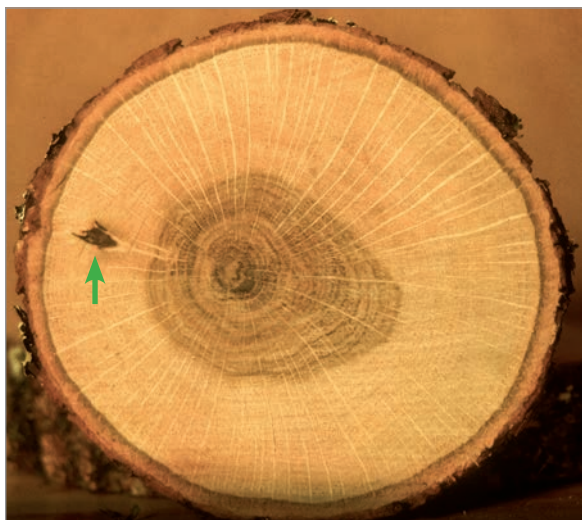
Fig.36 Répartition de la masse statique dans un arbre adulte à vrai cœur. Moore 2003a.



**Fig.37** Chêne blanc. Section transversale d'une ramification de la zone I.

Cet échantillon est traité avec de l'eau iodée afin de mettre en évidence les réserves d'amidon stockées dans les cellules de parenchyme vivant du bois, du liber et de la moelle. Les réserves d'amidon sont teintées en noir par l'eau iodée.

La tige est composée de 100% de masse dynamique. Note : l'échantillon est préparé en début d'été, le dernier cerne de croissance n'est pas encore rechargé de réserves.



**Fig.38** Chêne blanc. Section transversale d'une charpentièrre de la zone II.

Notez l'accumulation du rhytidome à l'extérieur. Il n'y a plus de phelloderme, ni de chlorophylle dans le bois. Le bois contient une colonne centrale de masse statique, duramen, recouvert par l'aubier. La flèche montre une zone compartimentée par suite d'un élagage naturel.



**Fig.39** Section transversale d'une charpentièrre de la zone II.

Plus bas dans la zone II, la diminution en épaisseur de l'aubier et une augmentation dans le report MS :MD. La flèche montre une zone compartimentée par suite d'une blessure. La coloration des bandes plus foncée (flèches vertes) dans le duramen est associée aux anciennes blessures et à une colonisation par des bactéries (cœur mouillé).



**Fig.40** Chêne blanc de près de deux siècles. Section transversale du tronc, zone III.

Notez la diminution en épaisseur de l'aubier. Notez les fissures circonférentielles et radiales. Ces fissures ont été provoquées par la fermeture des ouvertures traumatiques subies lorsque l'arbre était jeune, Moore (1997). La masse statique est composée de vrai cœur, de bois coloré, de cœur mouillé et de bois altéré.

### 3.4.1 Étude de cas chez un Chêne pédonculé

Afin d'illustrer la distribution de la masse statique, nous avons réalisé une étude sur un chêne pédonculé au stade jeune de son ontogenèse, âgé d'environ 65 ans **Fig.41**. Étude réalisée par un étudiant japonais, Naoki Fukasawa, (1998-1999) dans le cadre d'un tutorat à l'Atelier de l'Arbre.

Plus de 200 échantillons ont été pris à l'aide d'une tarière de type « Pressler » **Fig.42**, ou par le prélèvement de rondelles sur une branche élaguée. L'échantillonnage de la partie aérienne s'effectuait sur le tronc et pour chaque intersection de branche jusqu'au moment où l'échantillon ne présentait plus de masse statique. De nombreux paramètres ont été pris en compte pour chaque échantillon. Ici, nous ne présentons que quelques résultats pertinents pour le modèle.

Le graphique en **Fig.44** montre le pourcentage de la superficie de masse statique par rapport à la superficie totale de l'échantillon et l'âge de la section. Nous notons :

1. Les organes les plus âgés présentent plus de masse statique que les organes les plus jeunes, notamment le tronc qui comporte environ 85% de masse statique.
2. La masse statique se forme à partir de 12 ans.
3. Aucune branche âgée de moins de 12 ans ne présentait la masse statique.

En ce qui concerne les racines, aucune masse statique n'a été localisée dans les racines maîtresses **Fig.43** même très proches du collet, nous en avons conclu que l'ensemble du système racinaire de cet arbre ne présente pas du duramen et que la



**Fig.41** Chêne pédonculé d'environ 65 ans.



**Fig.42** Prélèvement de carotte. La peinture indique les points échantillonnés.



**Fig.43** Le collet et départ des racines maîtresses.

colonne de duramen du tronc se terminait dans le collet.

Les résultats obtenus pour l'arbre examiné sont conformes au modèle. Afin de connaître l'évolution de la masse statique tout au long de la vie du

chêne pédonculé, il serait intéressant d'effectuer les mêmes types d'expériences pour des chênes pédonculés plus jeunes et plus âgés poussant dans les mêmes conditions.

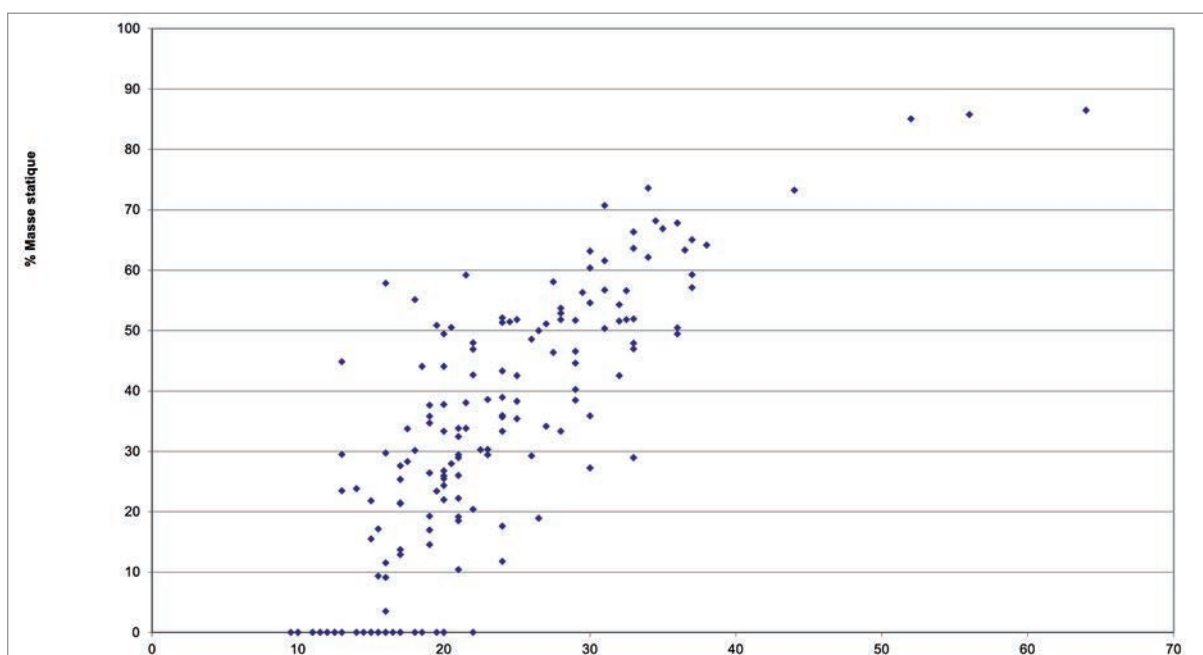


Fig.44 % masse statique par âge pour sections de différents âges pour la partie aérienne.

### 3.5 Relations avec d'autres organismes vivants

Un arbre vit en relation avec des milliers d'autres êtres vivants : plantes, insectes, acariens, champignons, bactéries, virus, nématodes, etc. Parfois, il s'agit d'organismes pathogènes, parfois d'organismes saprophytes, parfois d'organismes symbiotiques. Parfois, la relation est bénigne, certaines plantes grimpantes **Fig.45**, lichens et mousses, par exemple. Chaque zone de l'arbre peut être caractérisée par sa propre gamme d'associés. Dans cette partie, nous ne considérerons que quelques exemples à titre indicatif.

La Zone I est caractérisée par une grande panoplie de relations spécifiques comprenant les maladies tel que les anthracnoses, les rouilles, certains acariens, pucerons et certaines cochenilles.



**Fig.45** Le lierre envahit rarement la zone I chez les arbres en bonne santé. Ici il est confiné aux Zones II et III.

Last (1991) a pu mettre en évidence une vaste panoplie de micro-organismes sur les feuilles (bactéries, levures, champignons filamenteux) dont la plupart ne se trouvent que rarement dans d'autres territoires écologiques. Ils jouent un rôle notamment dans la fixation de l'azote atmosphérique, la production des régulateurs de croissance et entrent en compétition avec des organismes parasites.

La zone VII est caractérisée par la présence de bactéries, de champignons et d'actinobactérie formant des relations symbiotiques avec l'arbre, et, des agents saprophages dégradant la matière organique et libérant les éléments essentiels.

Certains agents pathogènes exploitent plusieurs zones. Par exemple dans le cas de la graphiose de l'orme, les scolytes adultes se reproduisent principalement dans les zones II et III. Les jeunes scolytes passent à la zone I pour se nourrir pendant leur période de maturation au cours de laquelle ils introduisent les spores du champignon *Ophiostoma novo-ulmi* dans le système vasculaire. Ce champignon vasculaire est capable d'évoluer dans l'ensemble des zones.

De nombreux lichens utilisent l'arbre comme support. Les chênes situés dans les forêts non polluées, dans les plaines en Grande-Bretagne, montrent une colonisation par des lichens variant de zone en zone. La zone I est caractérisée par des espèces de *Graphidion* et de *Lecanorion*, la zone II par des espèces de *Usnion* et de *Parmelion*, et la zone III par des espèces de *Parmelion* et de *Lobarion*. En Angleterre, 324 espèces de lichens ont été observées sur le chêne, 52 taxa différents ont été décelés chez un seul sujet, Broad (1989). **Fig.46**

Certains champignons lignivores sont spécifiques à certaines zones de l'arbre, Schwarze (2001) :

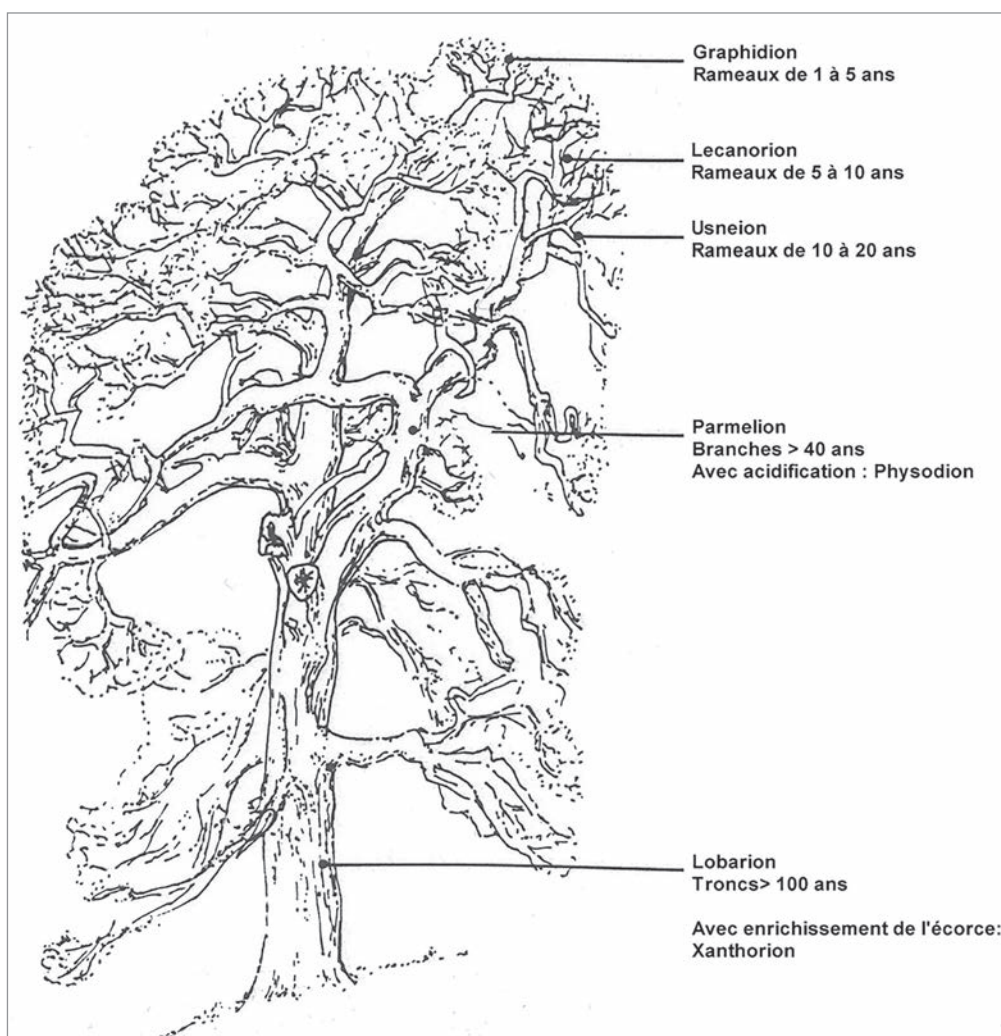
Le tramète des pins (*Phellinus pini*), le polypore hérissé (*Inonotus hispidus*), l'amadouvier (*Fomes fomentarius*), le phellin tacheté (*Phellinus punctatus*), sont des exemples de champignons lignivores pathogènes des zones II et III.

L'armillaire couleur de miel (*Armillaria mellea*), le polypore du pin (*Heterobasidium anosum*), les ganodermes (*Ganoderma spp*), l'ustuline brûlé

(*Kretschmaria deusta*) sont des exemples de champignons lignivores pathogènes de la zone V, mais sont parfois capables de remonter dans les parties basales de la zone III.

Le polypore géant (*Meripilus giganteus*), colonise uniquement la zone V.

Le taux d'azote varie d'une zone à l'autre, Engels (1998), a démontré que les racines du chêne possèdent un tiers de plus d'azote que le bois du tronc. L'azote est un des facteurs importants déterminant la croissance des champignons lignivores. Ceci pourrait expliquer en partie la préférence des champignons lignivores pour différentes parties de l'arbre.



**Fig.46** Illustration de la succession « normale », des communautés de lichen sur un chêne dans une vieille forêt de basse terre, non polluée, en Angleterre, d'après Broad (1989).

### 3.6 Transmission de la force du vent

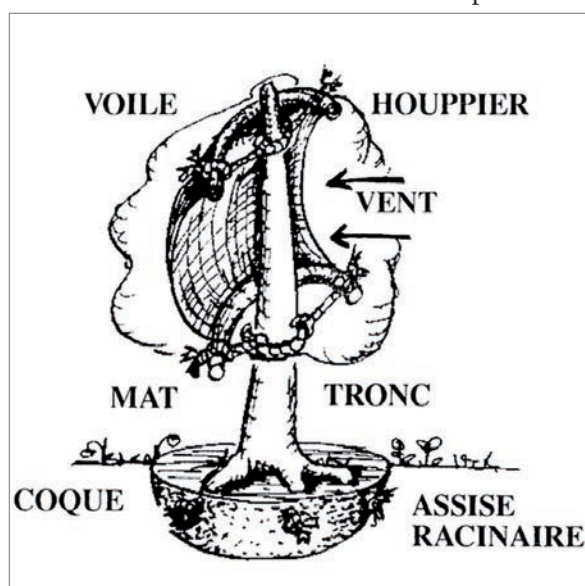
Les différentes parties de l'arbre s'optimisent en fonction des contraintes mécaniques de façons ingénieuses et variées afin de minimiser les risques d'échec, Mattheck et Kubler (1994), Mattheck et al (2015). Ci-dessous, nous considérerons quelques caractéristiques biomécaniques spécifiques des différentes zones leur permettant de faire face au flux des forces et aux contraintes en résultant.

La force du vent traverse l'arbre par l'intermédiaire des poutres porteuses. Mattheck (1994), compare l'arbre à un bateau dans lequel la couronne représente la voile, **Fig.47**. Comme l'indique Lonsdale (1999), cette analogie n'est pas tout à fait correcte, car une voile déployée est conçue pour capturer le maximum de la force du vent, mais la Zone I, la partie de l'arbre qui capte la force du vent, est conçue pour dissiper dans la mesure du possible la force du vent : les ramifications de la Zone I sont composées de bois dit « juvénile », un bois plus flexible que le bois dit « adulte » formé avec l'âge et la caractéristique des zones II, III et IV. D'autre part, le simple fait que les ramifications de la zone 1 soient de faibles diamètres, les rend flexibles. La plus grande flexibilité des ramifications périphériques chez le robinier a été démontrée par Niklas, (1997). La flexibilité des branches de la Zone I leur permet de

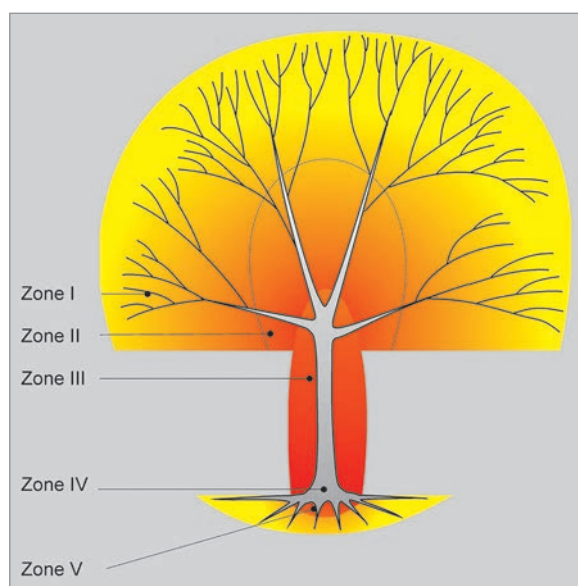
s'aligner dans la direction du vent réduisant ainsi l'effet de bras de levier et des moments de flexion agissant sur les points d'ancrage.

Quoi qu'il en soit, la force du vent est happée en grande partie par la Zone I. Cette force est transmise au sol en passant par les Zones II, III, IV et V. A partir de la Zone I, en allant dans la direction du collet, le flux de la force augmente au fur et à mesure que les différents flux de force se réunissent à l'intersection des ramifications. Au collet, le flux est maximal, il est redistribué vers la Zone VI. Dans la zone VI, la force du vent est transmise au sol, le flux diminue au fur et à mesure que la Zone VI s'éloigne du collet. **Fig.48**.

Le facteur de sécurité est la charge de ruine (contrainte nécessaire pour déformer ou briser un objet) divisée par la charge de travail (contrainte exercée par le travail normal quotidien). Chez l'arbre, le facteur de sécurité a été évalué à environ 4 à 4,5, par Mattheck et Kubler (1995). Les expériences indiquent que le facteur de sécurité est plus important dans les Zones III, IV, et V que dans les Zones I et II. Il vaut mieux, pour la survie du sujet, perdre des branches par arrachement que d'être brisé au niveau du tronc. Un arbre abîmé en Zones I et II peut survivre au moyen de la réitération traumatique. Les chances de survie pour un arbre brisé au niveau du tronc sont moindres.



**Fig.47** L'arbre vu comme une chaîne d'éléments porteurs (d'après Mattheck et al, 1994).



**Fig.48** Les Zones de l'arbre et le flux de la force du vent. Jaune : flux moindre - Rouge : flux maximal.

## 4 LE MODÈLE ARCHITECTURAL ET LE MODÈLE DES ZONES DE L'ARBRE

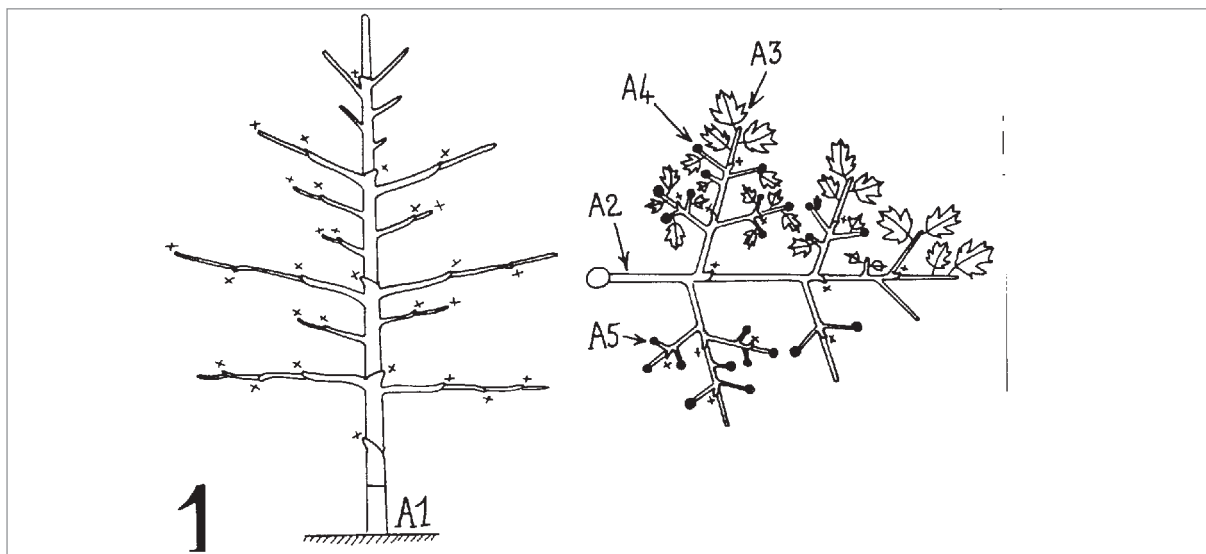
Par le mot architecture, on entend le type de ramification intrinsèque à un arbre et qui est sous fort contrôle génétique. Chaque espèce a sa propre architecture ce qui permet au praticien de reconnaître une espèce d'arbre simplement par sa silhouette. La forme de l'arbre est le résultat à la fois de l'architecture et d'influences externes à l'arbre (climat, sol, taille...) agissant sur le plan architectural.

Ici, ce n'est pas la place pour rentrer en détail dans ce vaste sujet. Nous étudions l'architecture dans le contexte du développement des zones de l'arbre et le processus d'intercalage.

Chaque espèce a son propre modèle architectural. Dans les modèles architecturaux, les différents axes d'un jeune arbre sont décrits selon cinq

paramètres : la direction de la croissance, le nombre de nœuds, la phyllotaxie, la sexualité et la durée de vie. La Fig.49 montre le modèle architectural du platane commun qui a cinq catégories d'axes. Le nombre de catégories d'axes varie de trois à six ou sept selon l'espèce étudiée.

Les modèles architecturaux sont publiés dans diverses revues scientifiques, difficilement accessibles pour l'homme de terrain. Millet (2012), dans son livre de référence « L'architecture des arbres des régions tempérées », a regroupé les modèles architecturaux de plusieurs espèces du Canada et d'Europe. Drénou (2021) dans le livre de référence « La taille des arbres d'ornement » explique l'architecture des arbres l'ontogenèse et des applications pratiques en diagnostic et en taille.



**Fig.49** Platane commun. L'unité architecturale.

Le jeune platane présente cinq catégories d'axes différenciés par : la direction de la croissance, le nombre d'entre-nœuds, la phyllotaxie, expression de la sexualité et la durée de vie. Seuls les axes de catégorie 1 sont maintenus pour la durée vie de l'arbre. Les autres sont perdues à plus au moins long terme.

| A1 Orthotrope                      | A2 Plagiotrope                                                   | A3 Plagiotrope                                                    | A4 Plagiotrope               | A5 Plagiotrope               |
|------------------------------------|------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------|------------------------------|------------------------------|
| Module d'une vingtaine de nœuds    | Module d'une quinzaine de nœuds                                  | Module d'une dizaine de nœuds                                     | Module de sept nœuds environ | Module de cinq nœuds environ |
| Phyllotaxie alterne spiralée (2/5) | Base du module distique, partie distale spiro-distique à spiralé | Base du module distique, partie distale distique à spiro distique | Distique                     | Distique                     |
| Non sexuée                         | Non sexuée                                                       | Non sexuée                                                        | Sexualité terminale          | Sexualité terminale          |
| Ne s'élague pas                    | Élagage à long terme                                             | Élagage à moyen terme                                             | Élagage après 1 à 6 ans      | Élagage après 1 à 6 ans      |

## 4.1 Le développement architectural

La Fig.50 illustre le développement du platane juvénile vers l'arbre adulte, Caraglio et Edelin (1990).

Avec référence à la Fig.50 :

a) L'unité architecturale (B : branche). La première unité architecturale présente les cinq catégories d'axes du platane.

b) L'axe de catégorie 1 (tronc) se duplique par la formation d'une « fourche » également appelée « tige codominante ». Chaque axe dupliqué réitère le modèle architectural de base. Nous parlons de « complexe réitéré totale » (CRT). Les branches basses peuvent aussi se dupliquer, dans ce cas, nous parlons de « réitération partielle », ou complexe réitéré partielle (CRp).

c) Le jeune arbre de 10 à 15 mètres. La réitération totale continue. Ici, un deuxième jeu de fourches est présenté. Nous parlons de réitération totale et séquentielle.

d) L'arbre adulte d'environ 25m. Le processus de réitération continu cependant les structures réitérées sont de plus en plus nombreuses, de plus en plus réduites et le nombre de catégories d'axes produits diminue. Pour une feuillue typique qui présente cinq à sept jeux de fourches (selon l'espèce), l'arbre a obtenu la hauteur maximale. Fig.51.

Ce processus de réduction et de simplification continue jusqu'à l'apparition de « l'unité architecturale minimale », Fig.52.

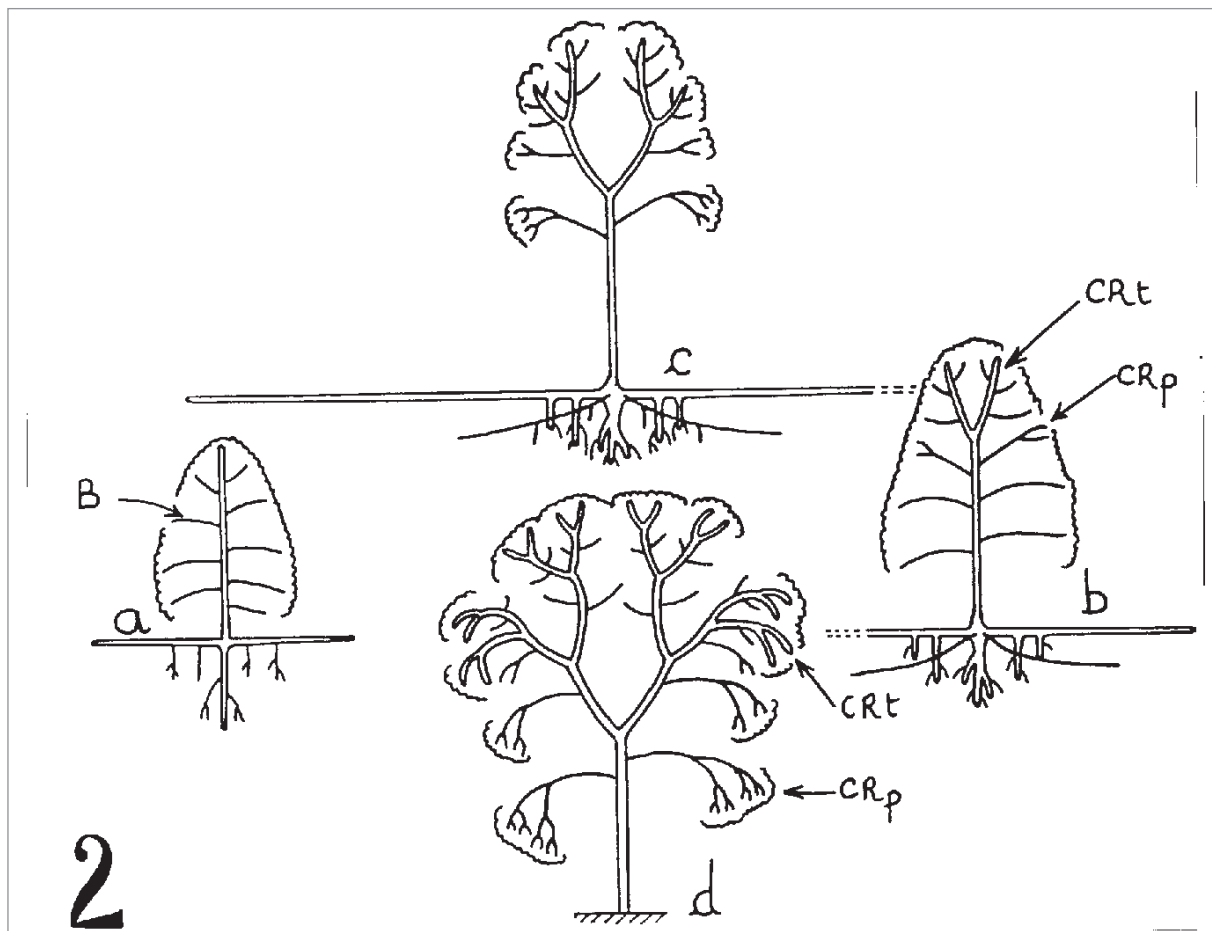
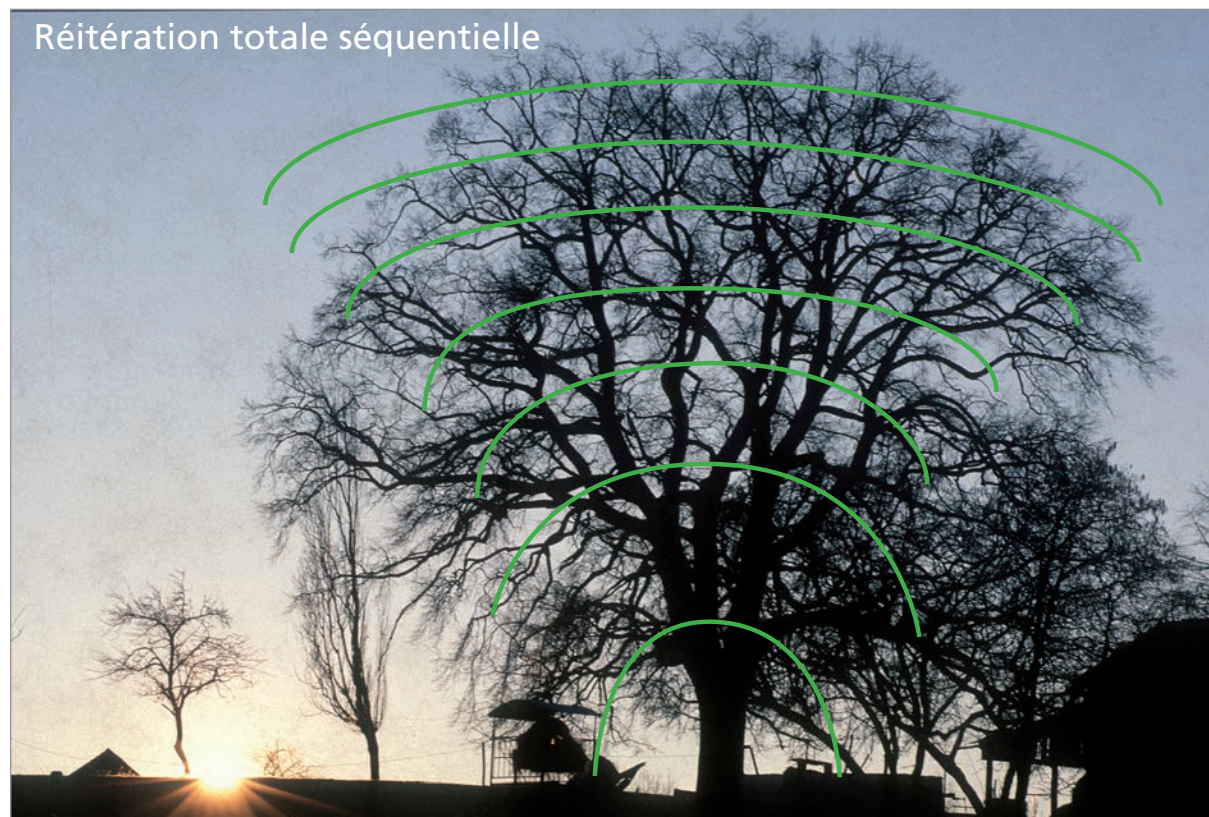
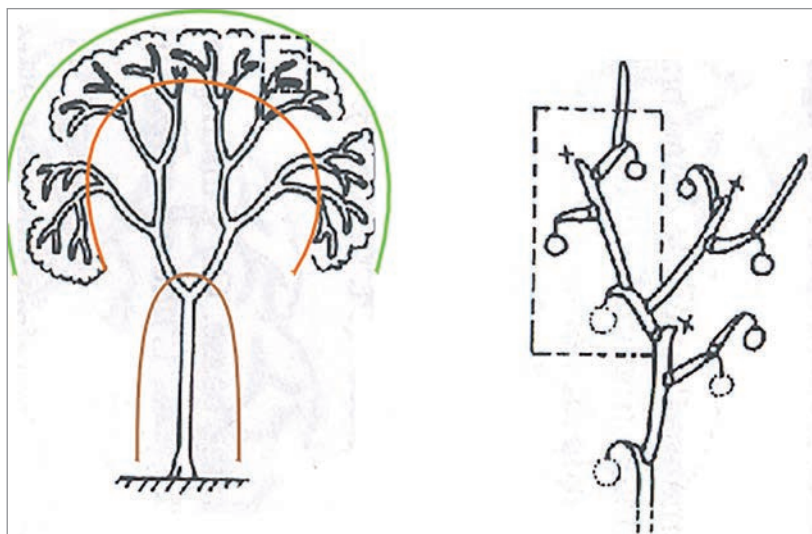


Fig.50 Le développement architectural du platane.



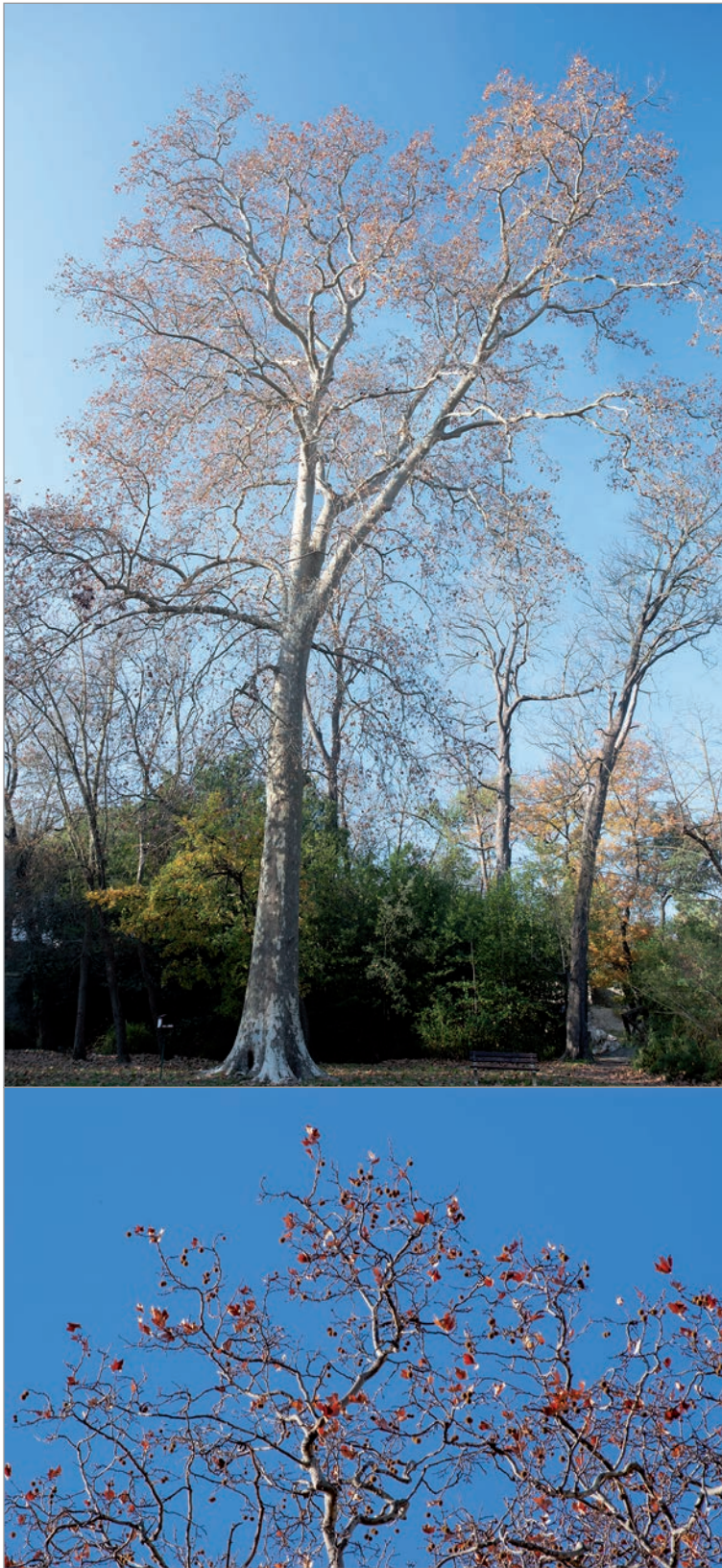
**Fig.51** Chêne pédonculé.

Ce chêne présente au moins sept phases de réitération totale séquentielle comme indiqué par le nombre de jeux de fourches. Avec la réduction en longueur et en complexité des unités réitérées, la distance entre les jeux de fourches diminue.



**Fig.52** Platané sénescé. L'unité minimale, d'après Drénou (1994).

Un platané sénescé, étudié par Drénou, montre des structures en cime simples, affaissées, portant des fleurs principalement mâles, et dépourvues de structure dominante unique. Les axes sexuels sont portés directement sur un axe de catégorie 1 de quelques centimètres en longueur.



**Fig.53** Platane sénescant et détail de la cime.

Ce platane deux fois centenaire, est passé par toutes les étapes normales de développement. Il présente au moins sept phases de réitération séquentielle. Détail de la cime composé des unités architecturales minimales : des petits axes plus au moins affaiblis de catégorie 1 de quelques centimètres en longueur et portant directement les axes sexuels.

## 4.2 Réitération ou gigantisme

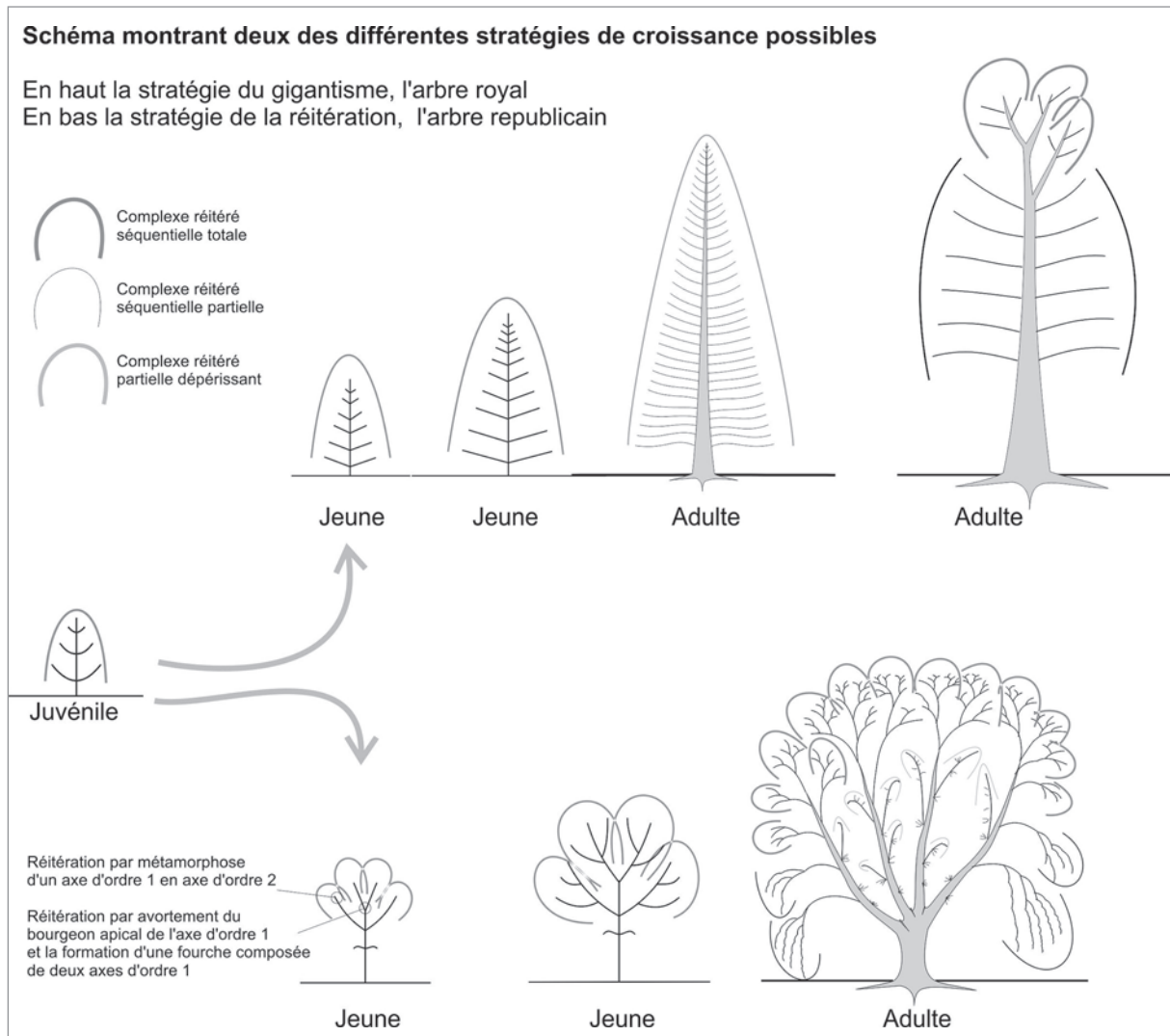
Dans le modèle des zones de l'arbre, la zone I est composée d'une ou de plusieurs unités architecturales en voie de développement. Elle peut également contenir des branches en voie de réitération partielle. Les caractéristiques architecturales des zones I, II et III varient en fonction du stade de développement et de la stratégie de développement de l'arbre : réitération ou gigantisme, Hallé (1986), **Fig.54**.

Stratégie de la réitération totale et séquentielle : le développement d'une première unité architecturale et la répétition de l'unité architecturale. C'est l'arbre « républicain ». Il consiste en une population d'unités architecturales semblables à une colonie de petits arbres. Par exemple, le platane, chêne, noyer et la plupart des feuillus. Ces arbres présentent une couronne sphérique et une ramification dite « décurrente » Zimmerman et Brown (1971, chap. III), la plupart des bourgeons situés sur la pousse de l'année et sur la pousse de l'année précédente ne se développent pas. Ils sont pour la plupart totalement inhibés par le bourgeon apical. Ce type d'arbre présente une faible dominance apicale et un fort contrôle apical.

Stratégie du gigantisme : le développement d'une première unité architecturale et son agrandissement continu. C'est l'arbre « royal ». Il n'y a pas de duplication totale, sauf tardivement dans sa vie. Par exemple, chez de nombreuses espèces de conifères (sapins, épicéas, séquoias, certains pins), présente une forme conique pendant longtemps. Ces arbres présentent une ramification dite « excurrente » : une forte dominance apicale et un faible contrôle apical. La plupart des bourgeons situés sur la pousse de l'année, ou de l'année précédente, se développent. Ils ne sont que partiellement inhibés par le bourgeon terminal.

Ces stratégies ne sont que les deux extrêmes rencontrés dans la nature. Il existe toutes sortes de variations sur ces deux thèmes. Certains feuillus conservent une forme conique pendant très longtemps avant que la duplication ne se produise, par exemple l'aulne commun, *Alnus cordata*. Beaucoup de conifères commencent leur vie avec une forme conique mais présentent une couronne bien arrondie lorsqu'ils arrivent au stade adulte avec la présence de plusieurs unités réitérées, les pins et les cèdres par exemple.

La **Fig.55** illustre les caractéristiques de la zone I en fonction de la stratégie de développement de l'arbre. En ce qui concerne les caractéristiques architecturales des zones II et III, chez les arbres suivant la stratégie de réitération, la zone II est constituée principalement des axes d'ordre 1 issu d'une ou plusieurs vagues de réitération séquentielle. La zone III est composée de l'axe 1 de la première unité architecturale formée, et éventuellement les bases des axes d'ordre 1 issu de la première vague de réitération séquentielle. Chez les arbres suivant la stratégie du gigantisme, la zone II est constituée des parties basales des axes d'ordre 2 et le sommet de l'axe d'ordre 1, et dans les stades avancés des axes d'ordre 1 issu d'une réitération séquentielle tardive. La zone III est formée par l'axe d'ordre 1.



**Fig.54** Schéma montrant deux des stratégies possibles de développement de l'arbre

L'arbre royal est caractérisé par une ramification « excurrente » : le bourgeon issu de la graine qui a formé l'axe principal reste actif pendant de très nombreuses années. C'est la stratégie du gigantisme de la première unité architecturale. L'arbre retient une forme conique pendant de nombreuses années, la réitération séquentielle n'apparaît que très tardivement dans sa vie.

L'arbre républicain : ces arbres sont caractérisés par une ramification « décurrente » : ils perdent la dominance apicale tôt dans leur vie par le développement de tiges codominantes. Des axes entrent en concurrence avec l'axe principal, ces axes commencent à réitérer ou de dupliquer la première unité architecturale et l'arbre devient une population de petits arbres, c'est la stratégie de réitération (*syn. duplication*). Les branches qui réitérent sont les tiges codominantes. On parle alors de « vagues de réitération » ou de réitération séquentielle. Chaque vague est constituée d'un certain nombre de jeux de tiges codominantes. La réitération séquentielle peut se produire de plusieurs façons, la formation de fourches est courante, le bourgeon apical meurt et deux bourgeons situés directement en dessous se développent en même temps et forment deux axes identiques (tiges codominantes). Chaque axe réitère l'unité architecturale. La réitération peut aussi se produire lorsqu'un axe d'ordre 2 entre en concurrence avec le bourgeon apical. Cette branche se métamorphose et devient un axe d'ordre 1 réitérant l'unité architecturale.



Stratégie de la réitération. Eucalyptus spp.



Stratégie du gigantisme Séquoia géant.

| Caractéristiques architecturales de la zone I |                                                                                                                                                                                                                                      |                                                                                                                                                                                          |
|-----------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Stade                                         | Stratégie de réitération<br>Arbres « Républicains »                                                                                                                                                                                  | Stratégie du gigantisme<br>Arbres « Royaux »                                                                                                                                             |
| Juvenile                                      | Une première unité architecturale en voie de développement.                                                                                                                                                                          | Une première unité architecturale en voie de développement.                                                                                                                              |
| Jeune                                         | Plusieurs unités architecturales en voie de développement.<br>Duplication partielle des branches basses.                                                                                                                             | Prolongement en hauteur de la première unité architecturale.<br>Duplication partielle des branches basses.                                                                               |
| Adulte                                        | Simplification des unités dupliquées.<br>Une multiplication importante des unités architecturales en voie de développement.<br>Un affaissement de la ramification.<br>Plusieurs phases de duplication partielle des branches basses. | Simplification architecturale de la ramification.<br>Plusieurs phases de duplication partielle des branches basses.<br>Éventuellement présence d'une réitération séquentielle au sommet. |
| Sénescent                                     | L'apparition de l'unité architecturale minimale.<br>Réitération partielle des branches basses.                                                                                                                                       | Réitération séquentielle au sommet.<br>L'apparition de l'unité architecturale minimale.<br>Réitération partielle des branches basses.                                                    |

Fig.55 Les caractéristiques architecturales de la zone I selon le stade de développement de l'arbre

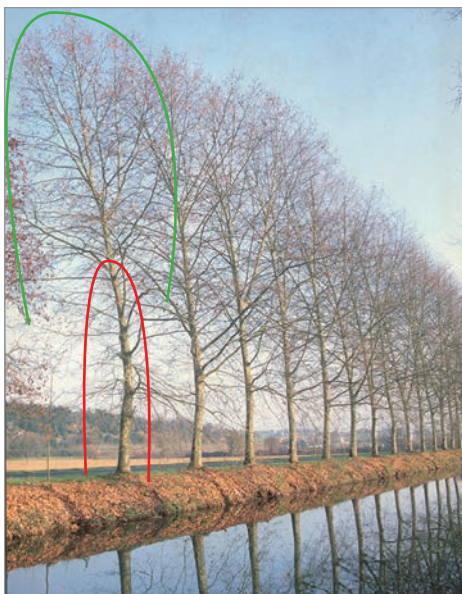
### 4.3 Intercalage, le modèle des Zones de l'arbre et l'architecture. Cas du platane.



**Fig.56 Platane juvénile**  
Seule la Zone I est présente. La première unité architecturale est en voie de développement.



**Fig.57 Platane jeune**  
Platane au début du stade jeune. L'arbre exprime la première unité architecturale. La zone II commence à se manifester, intercalée entre la Zone I et le collet.



**Fig.58 Platanes jeunes**  
Platanes jeunes en voie de pleine expansion de la couronne. La présence des jeux de fourches dans la zone I est due aux phases de réitération séquentielles. Expansion de la Zone II.



**Fig.59 Platane début stade adulte**  
La zone I est composée de nombreuses unités architecturales en voie de développement. Les branches basses commençant à prendre une forme « pleureuse ». La Zone III s'intercale entre la Zone II et le collet.



**Fig.60** Platane adulte  
Platane adulte de la forme « pleureur » des branches basses est bien défini. La zone I est composée d'une multitude d'unités architecturales.

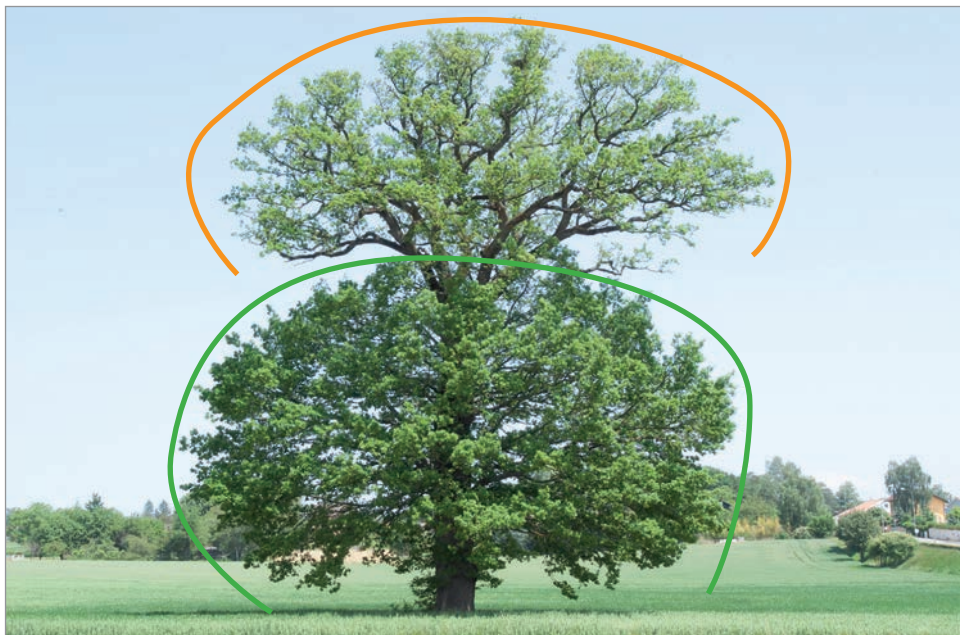


**Fig.61** Platane sénéscent. Photo : Christophe Drénou.  
Platane sénéscent en milieu rural. La Zone I, exprime l'unité architecturale minimale, Fig.52.

#### 4.4 Migration de la Zone I à la suite du stress

Le développement de l'arbre, de l'arbre juvénile à l'arbre sénéscent, est rarement linéaire tel qu'il a été présenté jusqu'à présent. Au cours de sa vie, un arbre peut rencontrer des stress sévères qui ralentissent ou modifient son développement. Un fort stress peut entraîner le dépérissement de la Zone I qui migre et envahit les zones inférieures, la Zone I est alors remplacée par le développement d'une nouvelle Zone I sur les zones II et/ou III. Il s'agit d'une Zone formée par des suppléants (synonymes : réitération traumatique, rejet), **Fig.62**. Tout au long de sa vie, l'arbre peut présenter des périodes d'expansion alternant avec des périodes de régression. Voir DIA partie II.

Le cas des chênes pubescents poussant sur les plateaux calcaires est une bonne illustration de ce phénomène. Sur ces plateaux, l'eau est un des plus importants facteurs limitant la croissance et la masse des arbres. Les arbres juvéniles et jeunes présentent un développement normal. Avec l'augmentation de leur masse, leur besoin en eau augmente. Les plateaux calcaires sont très bien drainés et possèdent une faible capacité de stockage d'eau, les ressources en eau sont souvent très limitées, notamment les années où les précipitations sont faibles. Les stress hydriques sont donc fréquents pour ces chênes. Il est courant d'observer le dépérissement de la zone I, et la production d'une colonie de petits suppléants verticaux dans la zone II, destinées à remplacer l'ancienne zone I lorsque les conditions redeviennent favorables.



**Fig.62** Migration de la Zone I. Trait orange : Zone I dépérissant. Trait vert : nouvelle Zone I.

Un fort traumatisme peut induire le dépérissement de la Zone I. Tout au long de sa vie, l'arbre met en place des méristèmes dormants. Ces méristèmes peuvent être activés pour former des suppléants.

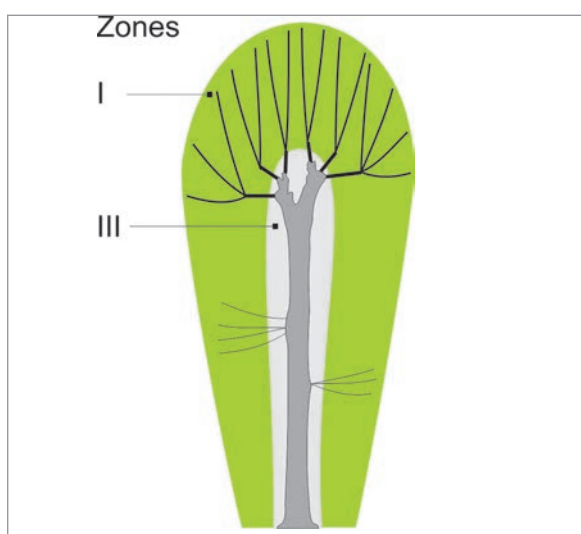
Si l'énergie potentielle de l'arbre est suffisante, chaque rejet peut réitérer l'unité architecturale, il ne fait pas partie de la réitération séquentielle. Si le stress rencontré n'entraîne pas le dépérissement de l'ensemble des organes de l'arbre, ces rejets remplaceront les organes dépérissants.

Les rejets sont comparables à une population de petits arbres colonisant les structures de support, Zones II et III de l'arbre stressé. S'ils persistent, ils rentrent dans une phase de réitération séquentielle et assurent la continuation du développement de l'arbre.

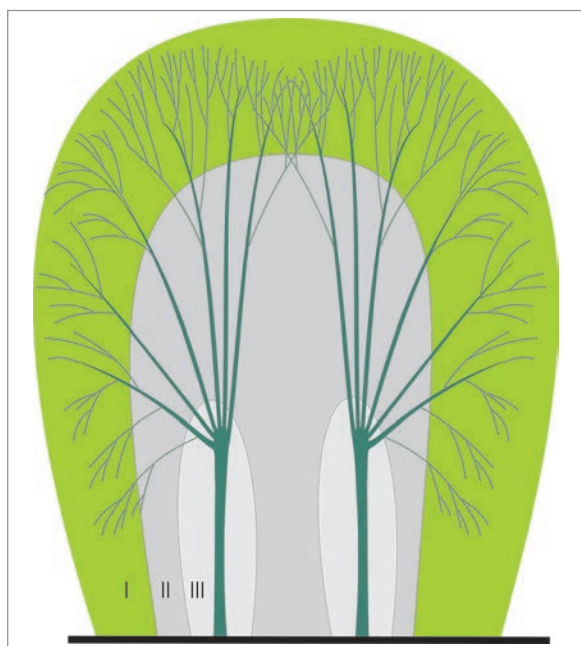
La migration de la Zone I de cette façon est également appelée « descente de cime » ou « croissance vers le bas ».

## 4.5 Ré-intercalation de la Zone II

Un arbre adulte étêté ne présente que les zones I et III, la Zone II étant supprimée par l'intervention d'étêtage. La Zone I, composée de suppléants est assise directement sur la Zone III. Si l'arbre ne meurt pas et si les suppléants se développent, une nouvelle zone II est créée, composée des axes de catégorie 1 de la réitération traumatique. **Fig.63** à **Fig.67**.



**Fig.63** Arbre adulte étêté



**Fig.64** Arbres adultes étêtés, ré-intercalation de la zone II.



**Fig.65** Platanes adultes en milieu urbain. Les Zones I fragmentées présentent des unités architecturales réduites, détail en **Fig.66**.

Les deux platanes adultes en **Fig.65** ont subi des interventions d'élague lourdes, rapprochement sévère en Zone II, suppléants (réitération traumatique) en résulte.

La Zone II est maintenant formée par la base des grosses charpentières et les axes d'ordre 1 des suppléants issus des suites de l'élague.

Les Zones I expriment des unités architecturales simplifiées qui présentent toujours un axe central bien défini **Fig.66** et **Fig.67**



Fig.66 Détail de la cime.

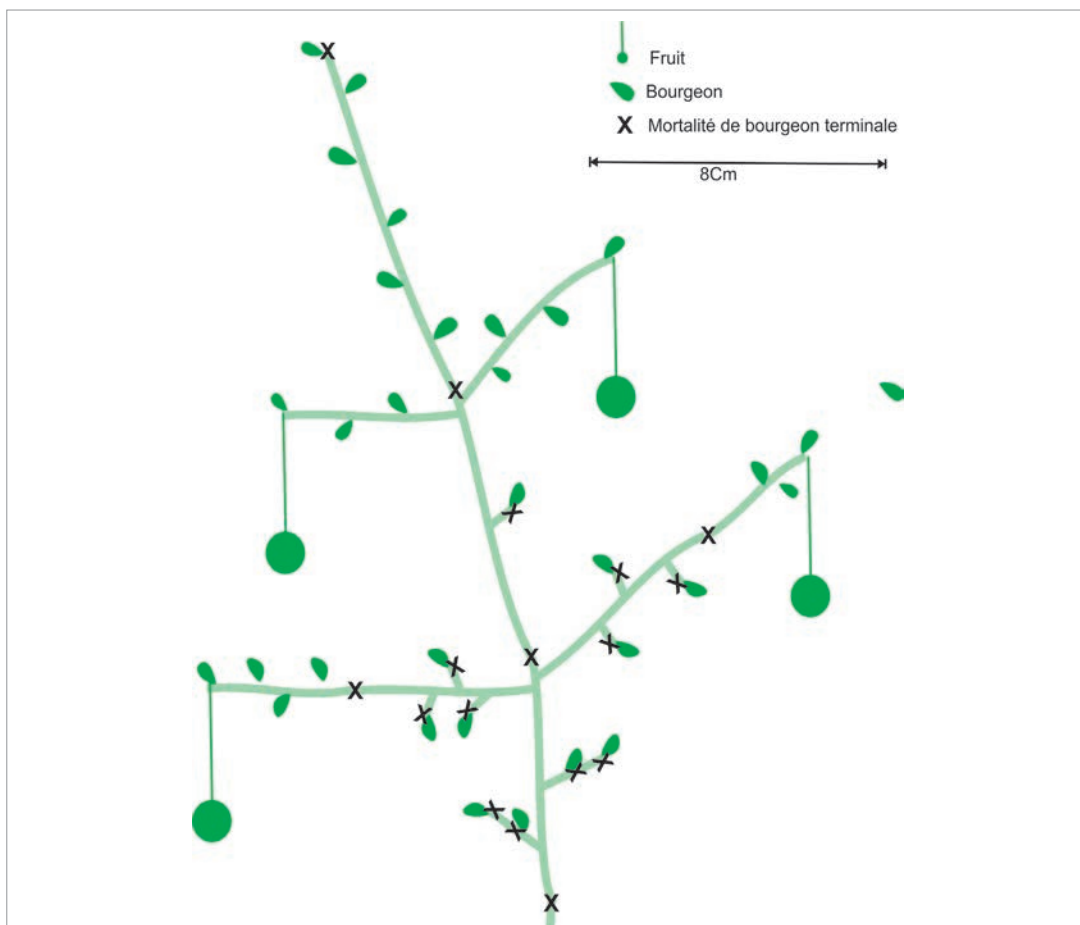


Fig.67 Carré en Fig.66. Unités architecturales réduites. Un axe central portant des structures sexuées. Les croix indiquent la mortalité des bourgeons terminaux.

#### 4.6 L'intercalage et les trognes urbaines (têtes de chat)

Lorsqu'un arbre en forme de tête de chat est pleinement formé (taille de formation), il est constitué d'une charpente qui se termine en tête de chat porteur de suppléants.

Chez ces arbres, la Zone III est formée par le tronc, la zone II par les charpentières et par les têtes de chat et la Zone I par les suppléants. Les têtes de chat sont des organes accumulateurs de réserves d'amidon, Bory et Maczulajtys (1994). En outre, le développement des zones souterraines reste limité. Normalement, la Zone I est supprimée tous les deux à quatre ans. Si l'intervalle entre les tailles d'entretien est trop long, les réserves migrent vers la base de la Zone I, Fig.68.

Si les rejets ne sont pas élagués, (expansion de la Zone I), la Zone II commence à s'agrandir Fig.69, et les têtes de chat perdent leur rôle d'organes de stockage d'amidon, Fig.68 droite. Les réserves d'amidon migrent alors vers les bases des rejets. L'expansion de la Zone I est accompagnée de l'expansion des zones souterraines.

L'élagage des suppléants entraîne un déséquilibre dans le rapport énergie/masse de l'arbre et il en résulte un mauvais état physiologique.

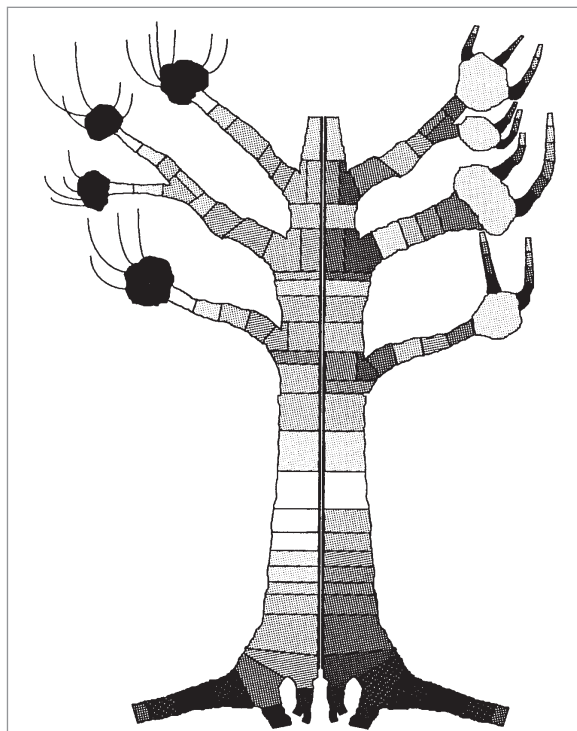


Fig.68 Cartographie synthétique de la distribution d'amidon chez le platane. D'après Bory et Maczulajtys [1994].

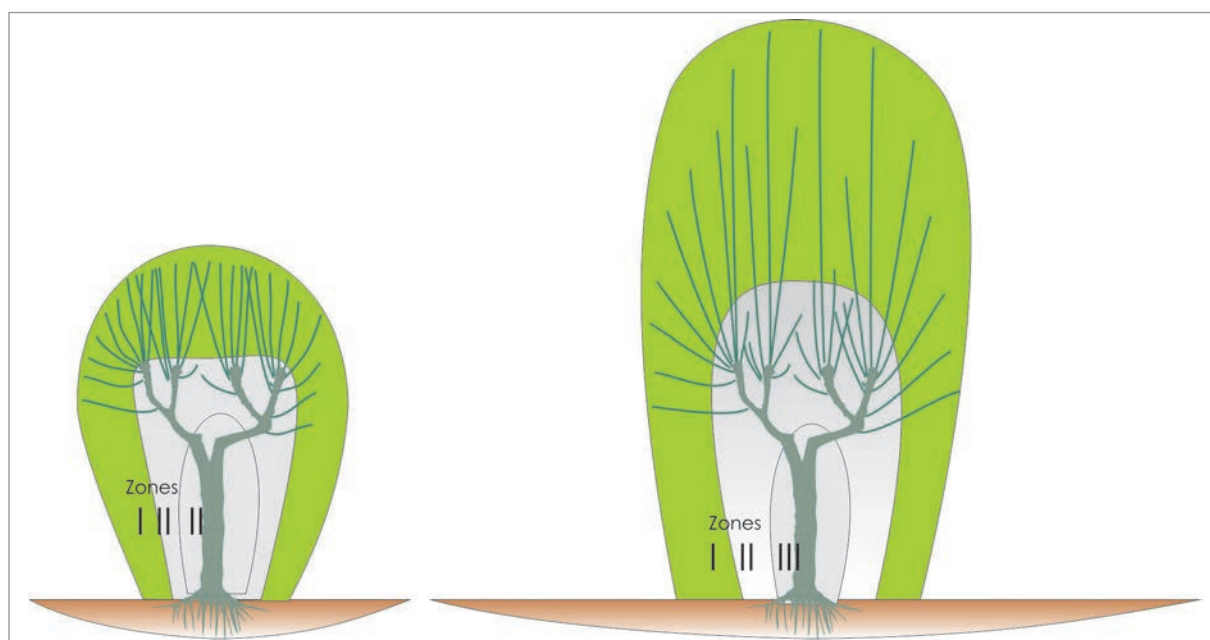


Fig.69 Les zones de l'arbre et la taille architecturée. A gauche, arbre taillé tous les deux à trois ans, à droite, expansion de la Zone II par suite de l'abandon de la taille. mortalité des bourgeons terminaux.

## 5 CONCLUSION

Le modèle des Zones de l'arbre et le processus d'intercalage permet d'avoir une vue d'ensemble du fonctionnement de l'arbre et de son vieillissement, il offre aussi une grille de lecture de l'arbre in situ. Le lecteur est renvoyé aux références citées pour approfondir les préceptes abordés.

A l'heure actuelle, il n'existe pas, à la connaissance de l'auteur, d'approche globale de l'arbre de ce type et la proposition d'un tel modèle, à buts principalement pédagogiques, peut se justifier.

Le modèle permet de rassembler des éléments fondamentaux issus des différents champs de recherche, qui dans le monde scientifique et dans la littérature scientifique ont tendance à être fragmentés (d'où la création en France des Unités Mixtes de Recherche qui tentent de regrouper, dans le domaine de l'arbre, les chercheurs travaillant sur différents aspects de la biologie de l'arbre). Les modèles architecturaux sont, par exemple, basés sur la morphologie de l'arbre. Cette approche permet dans certains cas, de connaître le stade de développement d'un arbre, comme par exemple, certaines caractéristiques morphologiques chez l'homme, permettent de connaître, dans certains cas, son âge. A travers le modèle présenté ici, il est possible de caractériser non seulement la morphologie architecturale, mais de nombreux autres paramètres. Celui-ci pourrait être utilisé

pour l'élaboration d'un arbre « type » pour chaque essence qui tiendrait compte, par exemple, de l'architecture, de l'anatomie, de l'évolution de la masse statique, des caractéristiques des différents types de bois de protection, les zones de réaction, les zones de barrage et les zones de protection ainsi que de la flore et la faune associées. Un tel outil serait extrêmement utile pour la pédagogie et pour le diagnostic de l'état de santé d'un arbre.

Pour terminer, le modèle des Zones de l'Arbre utilise nombre de critères différents afin que le modèle puisse être appliqué à la plupart des arbres rencontrés. Bien entendu, il ne s'agit pas d'utiliser tous les critères pour chaque arbre, mais de choisir dans l'éventail de critères proposés ceux qui permettent au mieux de rendre compte ou d'analyser un arbre précis.

Il est impossible de mettre un système naturel « en boîte ». En raison des innombrables paramètres, pas tous connus ou maîtrisés, et de leurs fluctuations, ces propositions de « lecture » ne sont que des indications. La science seule, non plus, ne peut pas permettre d'arriver à des résultats « vrais » dans l'absolu, pour toujours, K. Popper (1985) ; l'expérience et le sens commun sont les deux facteurs qui, alliés à la connaissance et à la science, permettent d'approcher d'un résultat le plus adéquat possible.

## 6 REMERCIEMENTS

Pour la lecture de la partie I en 2002 :

Yves Caraglio, AMAP Montpellier

Claude Edelin, AMAP Montpellier.

David Lonsdale, Forestry Commission, Grande Bretagne.

Pour la lecture de la partie I en 2023/2024 :

Christophe Dangles, Chef du Service Arbres et Forêts, Mairie de Bordeaux.

Gilles Galopin, Université d'Angers.

Darroch Moore, Atelier de l'Arbre.

Sébastien Painchaud, expert indépendant, gérant Arbo Étude Sarl.

Laura Truffaut, responsable cellule expertise et diagnostic arboricole, Mairie de Bordeaux.

Remerciements aussi à Bernard Guichemere pour l'échantillon en Fig.17.

A Christophe Drénou pour la photo en Fig. 61.

A Naoki Fukazawi, pour l'échantillonnage du chêne en Fig.41.

## 7 RÉFÉRENCES

1. AFNOR 1/11/2003. Structures et équipements sportifs. ISBN 2-12-139011-1. Parcours acrobatiques en hauteur, XP S 52-902-1.
2. Allen, M. J., Ed. (1992). Mycorrhizal functioning: an integrative plant-fungal process. London, Chapman & Hall. 528 pp.
3. Aumeerudy, Y. (1984). Etude de la régénération des arbres par rejet de souche. D.E.A., Ecologie, Univ. Montpellier II, 52 p.
4. Bory G., Clair-Maczulajtys D., (1994), Rapport de synthèse des activités du laboratoire de physiologie de l'arbre. Université de Paris VII.
5. Broad K., (1989), Lichens in Southern Woodlands. Forestry Commission Handbook n° 4. HMSO.
6. Caraglio, Y., Edelin C., (1990), Architecture et dynamique de croissance du platane. *Platanus hybrida* Brot. (Syn. *P. acerifolia* (Aiton) Wild.). Bull. Soc. Fr. 137, Lettres bot. (415), 279-291.
7. Gershenzon J., (1994), Metabolic costs of terpenoid accumulation in higher plants. *Journal of chemical ecology*, Vol.20, n° 6, 1994.
8. Drénou ,C., (1994). Approche architecturale de la sénescence des arbres. Thèse de doctorat, Université de Montpellier II. 263 p.
9. Drénou C., (1999), La taille des arbres d'ornement. IDF. 258 p.
10. Drénou, C. et al., (2006). Les Racines. Face cachée des arbres. 335 p. Institut pour le développement Forestier.
11. Drénou, C., Cantero, A. (2019). Diagnostiquer le dépérissement au-delà des apparences : la méthode ARCHI appliquée dans les Pyrénées. La forêt privée n°365 - Janvier-février 2019
12. Edelin, C. (1984), L'architecture monopodiale : l'exemple de quelques arbres de l'Asie tropicale. Thèse Docteur d'Etat. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France.
13. Engels, J. (1998). Studien zur Besiedlung und Holzzersetzung an ausgewählten Laub- und Nadelbaumen durch wurzelburtige Pilze. FZKA 6068, Forschungszentrum Karlsruhe, Diss. Univ. Freiburg.
14. Forestry Commission Booklet (1971) n° 34. Forest Management Tables. 1971. HMSO. 201p.
15. Garbaye H., (2013). La symbiose mycorhizienne. 280 p. Éditions Quæ.
16. Gershenzon, J. (1994). Metabolic costs of terpenoid accumulation in higher plants. *Journal of chemical Ecology*. Vol.20, N° 6.
17. Green, E., (2001), La croissance vers le bas, Arbres et Sciences, Vol. I, n° 4.
18. Hillis, W. E. (1987). Heartwood and tree exudates, Springer-Verlag. 298pp.
19. Halle, F., (1986), Deux stratégies pour l'arborescence : Gigantisme et répétition. Compte rendu du Colloque International de l'Arbre 9-14 septembre 1985, pages 159-170.
20. Hardwick, R. C. (1987). The nitrogen content of plants and the self-thinning rule of plant ecology: a test of the core-skin hypothesis. *Annals of Botany* 60: 439-446.
21. Kampe, A. Magel, E. (2013). New Insights into Heartwood and Heartwood Formation. In *Cellular Aspects of Wood Formation*. Springer Verlag, 2013. 260 p
22. Landeweert R., Hoffland, E., Finlay, R. D., Kuyper, T. W., van Breemen, N., 2001. Linking plants to rocks: ectomycorrhizal fungi mobilize nutrients from minerals. *Trends in ecology*. Vol.16 N° 5.
23. Last, F.T., Warren, R.C., (1972). Aspects et rôle des microbes non-parasites colonisant sur les feuilles. *Endevour*, vol. XXXI.
24. Lindahl, B., Stenlid, J., Olsson, S., Finlay, R., (1999). Competition and nutrient transfer between ectomycorrhizal and saprotrophic fungi. Second International symposium : Dynamics of Physiological Processes in Woody Roots. Nancy, Sept 1999.
25. Loehle, C. (1988). "Tree life history strategies: the role of defenses." *Can. J. For. Res.* 18: 209-220.
26. Lonsdale, D. (1999). Principles of tree hazard assessment and management. Research for Amenity Trees N° 7, The Stationery Office, London, 388 pp.
27. Margulis, L., (1992). Symbiosis in Cell Evolution. W.H. Freeman. 452 p.

28. McDaniel, A. R. (1988). Tree roots: where are they? *Grounds Maintenance*: 86-88.
29. Mattheck C., Breloer H., (1994), The body language of trees. A handbook for failure analysis. Research for amenity trees n° 4. 239 p. HMSO.
30. Mattheck, C., Kubler H., (1995), Wood- The internal optimisation of trees. Springer Verlag, 129 p.
31. Mattheck, C., Bethge, K., Weber, K., (2015). The Body Language of Trees. Encyclopedia of Visual Tree Assessment. Karlsruhe Institute of Technology. University of Karlsruhe. 548 P.
32. Millet, J., (2012). L'architecture des arbres des régions tempérées. Editions Multimodes. 395 p.
33. Moore, W., (1996 - 2024). Notes de Cours pour l'Atelier, Diagnostic, Traitement, Observation. Non publié.
34. Moore, W., (1997). La compartimentation de la pourriture dans l'arbre, les fissures et les agents pathogènes latents. Groupe d'études de l'arbre, colloque 1997.
35. Moore, W. (2003A). Le modèle des Zones de l'arbre. *Arbres et Sciences* : II (8) : 21-66.
36. Moore, W. (2003B). Diagnostic Intégré de l'Arbre. Partie I. Définition des termes et élaboration des échelles pour l'évaluation de l'état de santé d'un arbre et les risques qui lui sont associés. *Arbres et Sciences*, Vol III, No 10. 23-58.
37. MOORE W., (2013). Autopsie d'un vieux platane commun *Platanus x acerifolia* infecté par *Ceratocystis platani*. AFPP – 3<sup>e</sup> conférence sur l'entretien des espaces verts, jardins, gazons, forêts, zones aquatiques et autres zones non agricoles, Toulouse – 15, 16 et 17 octobre 2013
38. Moore W., (2022)., L'endosymbiose dans « Les cahiers d'Astelle ». [www.arbre.net](http://www.arbre.net).
39. Niklas, K. J. (1997). "Size- and Age-dependent variation in the properties of sap- and heartwood in black locust (*Robinia pseudoacacia* L.)." *Annals of Botany* 79: 473-478.
40. Oldeman R.A.A., (1974), L'Architecture de la Forêt Guyanaise. Mémoires ORSTOM n° 73.
41. Piovesan, G., Franco Biondi, F., (2020), On Tree Longevity. *New Phytologist* (2021) 231: 1318–1337
42. Popper K., (1985), La connaissance objective. Editions complexe, Bruxelles.
43. Raimbault, P (1995). Proc. Second European Congress of Arboriculture, Versailles, Sept. 1995.
44. Rameau, J. C., D. Mansion, et al. (1989). Flore Forestière Française: Guide Écologique Illustré. 1 Plaines et Collines.
45. Regnard J.L., Moore W., (2002). Vigueur. Arbres et Sciences, Vol. II, n° 6, pages 56-59. Initial. publié in Thésaurus de termes de morphologie et morphogenèse des arbres, G. E. A, (soumis mai 2000), INRA, Clermont Ferrand.
46. Sellin, A. (1994). "Sapwood-Heartwood proportion related to tree diameter, age, and growth rate in *Picea abies*." *Canadian Journal of Forest Research* 24: 1022-28.
47. Shigo A.L., (1984), Compartmentalization : A conceptual framework for understanding how trees grow and defend themselves. *Ann. Rev. Phytopathology* 22 : 189-214.
48. Shigo A.L., (1986), A New Tree Biology. Shigo and Trees Associates. 595 p.
49. Shigo A.L., (1991), Modern Arboriculture. Shigo and Trees Associates. 424 p.
50. Schwarze F. W. M. R., Engels J., Mattheck. C., (2000), Fungal Strategies of Wood Decay in Trees. Springer Verlag, 185 p.
51. Strullu, D. G., Ed. (1991). Les mycorhizes des arbres et plantes cultivées. Paris, Technique et Documentation - Lavoisier. 250 pp.
52. Watson, G. W. and D. Neely, Eds. (1994). The Landscape Below Ground, The International Society of Arboriculture.
53. White, J., 2000. Estimation de de l'âge des vieux arbres en Grande Bretagne. *Arbres et Sciences* Vol. 1, N° 1.
54. Zimmerman, M.H., Brown C.L., (1971), Trees, Structure and Function. Springer Verlag, 336 p.