



JB N° 124
2026

Mars – Avril
2026

LE JOURNAL DE BOTANIQUE



REVUE À PARUTION BIMESTRIELLE

Version numérique

ISSN 2741-4884

Version imprimée (annuelle)

ISSN 1280-8202

Dépôt légal à parution

Revue éditée par la Société botanique de France (SBF)

Association type Loi 1901, créée en 1854

et reconnue d'utilité publique le 17 août 1875

PRÉSIDENTE DE LA SBF

Elisabeth Dodinet

SECRÉTAIRE GÉNÉRALE

Agnès ARTIGES

RÉDACTRICE

Florence LE STRAT

COMITÉ DE RELECTURE

Michel BOTINEAU (Plantes médicinales),

Michel BOUDRIE (Ptéridophytes),

Bruno de FOUCAULT (Phytosociologie),

Nicolas GEORGES, Guilhan PARADIS

(Flore méditerranéenne), Guillaume FRIED (Plantes

invasives), André CHARPIN

(Histoire des botanistes)

GESTION DES ABONNEMENTS ET VENTE AU NUMÉRO

Mme Huguette Santos-Ricard,

Trésorière de la S.B.F.

6 place de l'Église, 65120 Betpouey

CORRESPONDANCE

Pour toute correspondance concernant
la publication et l'envoi des manuscrits:

publicationJB@societebotaniquedefrance.fr

EN COUVERTURE

Dendrosenecio kilimanjari subsp. *cottonii*, Tanzanie,
Kilimandjaro

ABONNEMENT À LA VERSION NUMÉRIQUE ET VENTE DES NUMÉROS

Abonnement inclus dans la cotisation annuelle
des adhérents SBF

Abonnement pour les institutions (format numé-
rique et numéro annuel imprimé)

anciens numéros imprimés

Vente au numéro: 20€ (Institution 40€)

Les archives du Journal sont disponibles en ligne
sur le site: <https://www.persee.fr/collection/jobot>

JOURNAL
DE
BOTANIQUE
124

SOMMAIRE

SOMMAIRE

Indigénat des espèces arborées de France à l'échelle des sylvoécorégions

par Maxime BELLIFA, Ingrid BONHEME, Guillaume DECOCQ, Guillaume FRIED,
Bruno FADY, Marc VILLAR, Sylvain ABDULHAK, Jérémie VAN Es, Johanna BONASSI,
Yoan MARTIN, Nicolas SIMLER, Marine COCQUEMPOT, Benoît TOUSSAINT,
Sébastien FILOCHE, Vincent COLASSE, Fabien DORTÉL, Hermann GUITTON,
Laetitia HUGOT, Alain DELAGE, Yorick FERREZ, Benoît RENAUX, Virgile NOBLE,
Marie GORET, Jérôme DAO, Gilles CORRIOL, Kevin ROMEYER, Sylvain BONIFAIT 2

Les « cellules initiales », composantes essentielles des méristèmes racinaires des plantes

par Jean VALLADE 18

Indigénat des espèces arborées de France à l'échelle des sylvoécorégions

par Maxime BELLIFA¹, Ingrid BONHEME¹, Guillaume DECOCQ², Guillaume FRIED³, Bruno FADY⁴, Marc VILLAR⁵, Sylvain ABDULHAK⁶, Jérémie VAN ES⁶, Johanna BONASSI⁷, Yoan MARTIN⁷, Nicolas SIMLER⁷, Marine COCQUEMPOT⁸, Benoît TOUSSAINT⁸, Sébastien FILOCHE⁹, Vincent COLASSE¹⁰, Fabien DORTEL¹⁰, Hermann GUITTON¹⁰, Laetitia HUGOT¹¹, Alain DELAGE¹¹, Yorick FERREZ¹², Benoît RENAUX¹³, Virgile NOBLE¹⁴, Marie GORET¹⁵, Jérôme DAO¹⁶, Gilles CORRIOL¹⁶, Kevin ROMEYER¹⁷, Sylvain BONIFAIT¹⁷.

¹ Institut national de l'information géographique et forestière (IGN), Rue Pierre Ramond - BP 60104, F-33166 Saint-Médard-en-Jalles, maximebellifa@gmail.com, ingrid.bonheme@ign.fr

² Ecologie et Dynamique des Systèmes anthropisés (EDYSAN), CNRS, Université de Picardie Jules Verne, 1 rue des Louvels, F-80037 Amiens

³ ANSES, Laboratoire de la Santé des Végétaux, Unité entomologie et botanique, 755 avenue du Campus Agropolis, F-34988 Montferrier-sur-Lez

⁴ Ecologie des Forêts Méditerranéennes (URFM), INRAE, Domaine de St-Paul, F-84914 Avignon

⁵ INRAE, ONF, BioForA, UMR 0588, F-45075 Orléans

⁶ Conservatoire botanique national alpin, Domaine de Charance, F-05000 Gap

⁷ Conservatoire botanique national Alsace-Lorraine, 2 rue du Couvent, F-67150 Erstein

⁸ Conservatoire botanique national de Bailleul, Hameau de Haendries, F-59270 Bailleul

⁹ Conservatoire botanique national Bassin parisien, 61 rue Buffon, CP53, F-75005 Paris

¹⁰ Conservatoire botanique national Brest, 52 allée du Bot, F-29200 Brest

¹¹ Conservatoire botanique national de Corse, Office de l'Environnement de la Corse, 14 avenue Jean Nicoli, F-20250 Corte

¹² Conservatoire botanique national de Franche-Comté, Observatoire régional des invertébrés, 9 rue Jacquard, BP 61738, F-25043 Besançon Cedex

¹³ Conservatoire botanique national Massif central, 3 rue Adrienne de Noailles, F-43230 Chavaniac-Lafayette

¹⁴ Conservatoire botanique national méditerranéen, 34 avenue Gambetta, F-83400 Hyères

¹⁵ Conservatoire botanique de Normandie, 21 rue du Moulin au Roy, F-14000 Caen

¹⁶ Conservatoire botanique national Pyrénées et Midi-Pyrénées, Vallon du Salut, BP 70315, F-65203 Bagnères-de-Bigorre

¹⁷ Conservatoire botanique national Sud-Atlantique, Domaine de Certes, 47 avenue de Certes, F-33980 Audenge

RÉSUMÉ.

Cet article présente la première caractérisation de l'indigénat des espèces arborées de France hexagonale à l'échelle des sylvoécorégions. Les sylvoécorégions constituent un découpage du territoire particulièrement adapté aux études forestières, basé sur des critères pédoclimatiques. Les taxons traités sont les espèces arborées au sens de l'Inventaire forestier national, c'est-à-dire les espèces ligneuses pouvant atteindre 5 mètres de haut à maturité. Mené par l'Institut national de l'information géographique et forestière, ce travail a été réalisé avec l'expertise des conservatoires botaniques nationaux et de spécialistes des questions d'indigénat. À l'issue de ce travail, 119 espèces sont considérées comme étant indigènes ou cryptogènes dans au moins une sylvoécorégion, et donc indigènes ou cryptogènes en France. Cette nouvelle information est maintenant disponible sur la plateforme de l'État « *recherche.data.gouv* » à l'adresse <https://doi.org/10.57745/DHJHGS>, et peut être utilisée dans les études nécessitant une approche fine de l'indigénat des espèces arborées.

Archéophyte, indigénat, néophyte, sylvoécorégion.

MOTS CLÉS.

ABSTRACT.

French native tree species by sylvoecoregion. This work is a first characterization of the native tree species of mainland France at the scale of sylvoecoregions. Sylvoecoregions are territorial divisions based on pedoclimatic criteria, particularly suitable for forestry studies. The tree species taken into account are, as defined by the French National Forest Inventory, those that can reach 5 meters in height at maturity. Conducted by the French National Institute for Geographic and Forestry Information (IFN), this

work was carried out using the expertise of the National botanical conservatories and of tree biogeography and ecology specialists. As a result, 119 species are considered to be native or cryptogenic in at least one sylvoecoregion, and therefore native or cryptogenic in France. This new database is now available on the French government platform “[recherche.data.gouv](https://recherche.data.gouv.fr)” at the adress <https://doi.org/10.57745/DHJHGS>, and can be used for ecological and forestry studies requiring a spatially detailed understanding of indigeness.

KEY-WORDS.

Native range, France, archeophyte, neophyte

Introduction

Une espèce est dite indigène si elle est présente sur un territoire donné sans que cela soit dû à une intervention anthropique, volontaire ou involontaire (Fried *et al.*, 2024; Essl *et al.*, 2018). La notion d’indigénat se rapporte donc à un territoire, qu’il est nécessaire de définir au préalable. Ainsi, l’indigénat peut être défini à l’échelle d’un pays : par exemple, *Picea abies* (L.) H.Karst., 1881, l’épicéa commun, est indigène en France, puisqu’il est indigène sur au moins une partie du territoire. Mais l’indigénat peut aussi être décliné selon un découpage géographique plus fin, administratif, écologique ou quelconque. L’épicéa commun est par exemple indigène en région Auvergne-Rhône-Alpes (indigène dans une partie des Alpes), mais n’est pas indigène en région Bretagne, où il est planté (il n’y a aucune zone de Bretagne où il est indigène) (Skrøppa, 2003; Plancheron *et al.*, 2007).

Les données sur l’indigénat des espèces arborées sont largement mobilisées pour caractériser les forêts. Elles interviennent dans des rapports internationaux ou nationaux sur les forêts, comme l’évaluation des ressources forestières mondiales (FRA) (FAO, 2020), le *State of Europe’s Forests* (SoEF) (Forest Europe, 2020) ou les indicateurs de gestion durable (IGD indicateur 4.4 : MASA, 2021). Elles sont aussi prises en compte dans les préconisations de plantations (Collectif, 2022; Chammard *et al.*, 2018; Cornier *et al.*, 2011), dans la définition des forêts subnaturelles (European Commission, 2023), dans certaines certifications forestières (FSC, 2024) et dans différentes études, notamment les résultats de l’Inventaire forestier national consultables sur l’Observatoire des forêts françaises. Elles permettent aussi de qualifier l’indigénat de certains taxons de flore, fonge ou faune, associés aux espèces arborées, par exemple dans le cadre de listes rouges des espèces menacées : une espèce de champignon associée à une espèce arborée exogène sur un territoire sera elle aussi considérée exogène sur ce même territoire (UICN Comité français *et al.*, 2024).

Dans le cadre de ces différentes utilisations, trois sources d’information sur l’indigénat des espèces sont actuellement mobilisées. Il s’agit :

(1) de l’indigénat défini à l’échelle nationale et à l’échelle des régions biogéographiques européennes (telles que définies par la Directive Habitats 92/43/CEE). Cette caractérisation de l’indigénat a été réalisée par l’Institut national de l’information géographique et forestière (IGN) et discutée avec les experts de la Commission des ressources génétiques forestières (CRGF, <https://crgf.efno.fr>). Elle concerne 195 taxons arborés de France. Le document à l’échelle nationale constitue une annexe de l’indicateur de gestion durable 4.4 (MASA, 2021), et celui à l’échelle des régions biogéographiques peut être téléchargé en ligne (<https://inventif.ign.fr/biodiversite/>);

(2) de l’indigénat défini sur des territoires plus restreints (régions, départements), concernant un ensemble plus large de taxons floristiques. Il s’agit par exemple des catalogues réalisés par les conservatoires botaniques nationaux (CBN) (entre autres : Vallet et Dahirel, 2024; Leprince, 2023);

et (3), d’articles scientifiques détaillant l’étude d’un taxon, voire d’un groupe de taxons, en définissant l’aire d’indigénat à l’échelle de l’aire de distribution des taxons en question (entre autres : San-Miguel-Ayán *et al.*, 2016 : données accessibles sur le site Euforgen <https://www.euforgen.org/species>; Caudullo *et al.*, 2017). Ces articles ont parfois été utilisés pour réaliser les listes décrites en (1) et en (2).

Cependant, plusieurs limites font que ces données ne sont pas utilisables dans tous les contextes. Si l’échelle nationale et celle des régions biogéographiques peuvent être pertinentes selon les problématiques posées, comme c’est le cas pour les rapports FRA et SoEF, ces échelles d’analyse ne permettent pas une caractérisation très fine de l’indigénat. Reprenons l’exemple de l’épicéa commun, qui bénéficie d’une cartographie de son aire d’indigénat en Europe dont

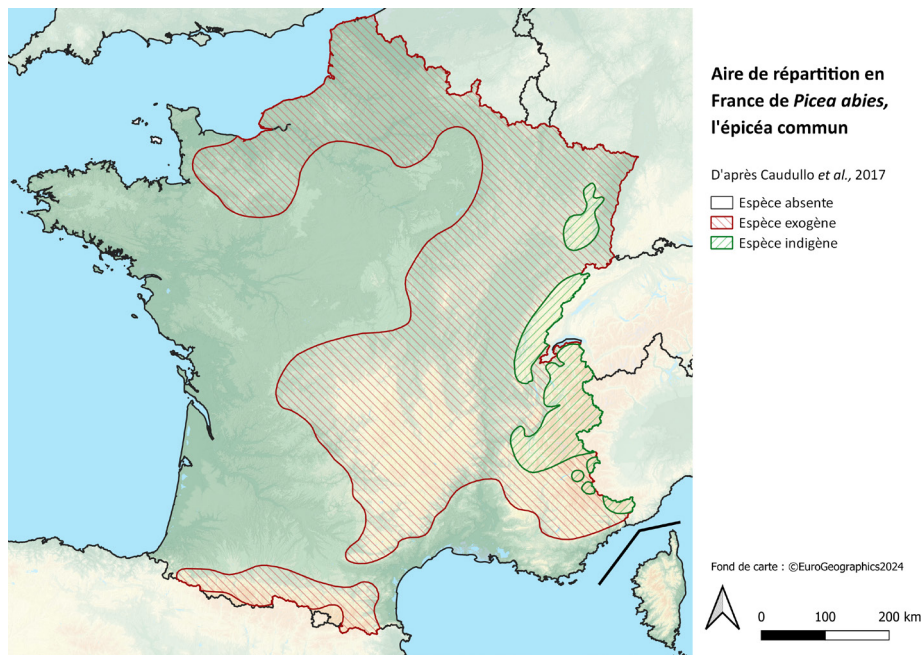


Figure 1. Carte de l'aire de répartition, avec distinction de l'aire d'indigénat, de *Picea abies* (L.) H.Karst., 1881, l'épicéa commun, en France, d'après les données bibliographiques (source : Caudullo *et al.*, 2017).

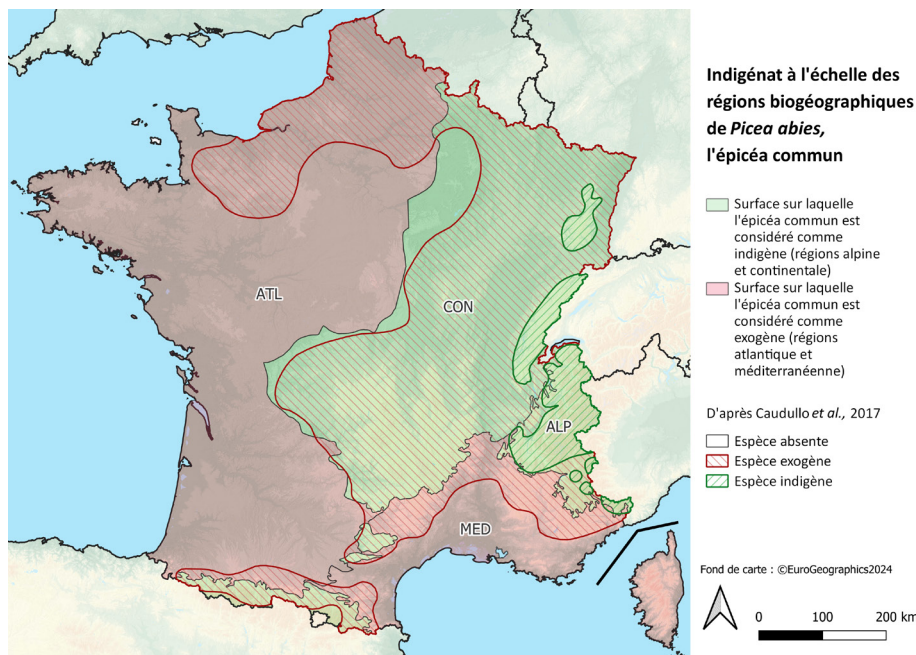


Figure 2. Carte de l'aire d'indigénat de *Picea abies* (L.) H.Karst., 1881, l'épicéa commun, en France, par régions biogéographiques, d'après les travaux IGN-CRGF.

on reprend le contour pour la France dans la figure 1 (Caudullo *et al.*, 2017). Comme l'espèce est indigène sur au moins une partie du territoire (Vosges, Jura, Alpes), elle est considérée comme indigène à l'échelle nationale. À l'échelle des régions biogéographiques, la liste IGN-CRGF la donne indigène en région alpine (qui comprend les Alpes et les Pyrénées) et continentale (figure 2). Dans ces deux cas, cela revient à la considérer indigène sur des territoires où elle ne l'est pas (en

hachurés rouges) : en particulier dans le Massif central et les Pyrénées, et dans le nord du pays.

Les autres sources de données à disposition peuvent présenter ces mêmes limites concernant les échelles d'analyse, d'autant plus lorsque les découpages utilisés sont basés sur des limites administratives. De plus, elles ne permettent pas de bénéficier d'une liste homogène et complète sur les espèces arborées de France hexagonale, car les espèces ne sont pas toutes traitées, et les

définitions et les méthodes utilisées diffèrent parfois selon les sources.

Ainsi, l'objectif de la présente étude est de caractériser l'indigénat des espèces à une échelle plus fine, celle des sylvoécorégions (SER), entités pédoclimatiques homogènes (Cavaignac, 2009), en traitant de manière

homogène toutes les espèces arborées de France hexagonale, Corse comprise. Ce choix permettra de qualifier l'indigénat des espèces selon un découpage plus cohérent que les limites administratives, et plus précis que les limites écologiques actuellement utilisées.

Matériel et méthodes

Éléments préalables de cadrage de l'étude

DÉFINITION RETENUE DE L'INDIGÉNAT

Les travaux existants sur la caractérisation de l'indigénat des espèces en France se basent sur des définitions parfois légèrement différentes de la notion d'indigénat. Par exemple les espèces archéophytes, c'est-à-dire introduites avant l'an 1500 après J.-C., sont incluses soit parmi les espèces indigènes (Decocq, 2021 ; Magnanon *et al.*, 2008), soit parmi les espèces exogènes (Fried *et al.*, 2024).

Les définitions utilisées dans la présente étude sont celles détaillées dans Fried *et al.*, 2024, un travail qui propose une terminologie clarifiée des termes liés aux notions d'indigénat, de naturalisation, et d'invasion des taxons botaniques. Les termes utilisés ici sont définis ainsi dans Fried *et al.*, 2024 :

Indigène (= autochtone) : se dit d'un taxon dont les populations se sont développées sur le territoire concerné sans intervention humaine, ou qui ont migré sur le territoire concerné sans intervention humaine depuis un territoire voisin où le taxon est considéré comme indigène.

Nota bene : cette définition inclut les taxons présents depuis longtemps sur le territoire mais aussi les taxons néo-indigènes arrivés de manière spontanée à n'importe quelle date, par des vecteurs de dispersion naturelle, sans l'aide directe des humains.

Exogène (= allochtone, étrangère, exotique, introduite, non-indigène) : se dit d'un taxon dont la présence sur le territoire concerné est due à une intervention humaine directe (qu'elle soit intentionnelle ou accidentelle) ou qui est arrivé sur le territoire concerné sans intervention humaine à partir d'un territoire où ce taxon était déjà exogène (dispersion/ propagation secondaire naturelle post-introduction).

Archéophyte : se dit d'un taxon exogène dont l'introduction de populations ou d'individus sur le

territoire considéré est antérieure à 1500 ans après J.-C. (pour l'Europe occidentale).

Néophyte : se dit d'un taxon exogène dont l'introduction de populations ou d'individus sur le territoire considéré est postérieure à 1500 ans après J.-C. (pour l'Europe occidentale).

Cryptogène : se dit d'un taxon dont les modalités d'arrivée d'individus ou de populations sur le territoire étudié ne sont pas explicites et pour lequel il n'est donc pas possible d'attribuer un statut d'indigénat sur le territoire étudié.

Dans la présente étude, c'est l'espèce qui est qualifiée d'indigène ou d'exogène, et non la population en place. Ainsi, sur un territoire où une espèce est indigène, il peut aussi y avoir des peuplements plantés issus de matériel allochtone, provenant d'autres régions. La question de la provenance du matériel génétique en place est un sujet complexe, qui n'est pas traité ici.

LISTE DES ESPÈCES ARBORÉES ÉTUDIÉES ET RÉFÉRENTIEL TAXONOMIQUE

La présente étude a été initiée à l'IGN, pour mieux qualifier l'indigénat des espèces pour lesquelles est appliqué le protocole de mesure des arbres par l'Inventaire forestier national (IFN) et pour lesquelles des indicateurs en volume et en surface d'essence principale sont produits. L'IFN est une enquête statistique nationale qui décrit les forêts de France hexagonale et leurs évolutions. Le site internet de l'inventaire fournit plus d'informations sur la méthode et les résultats produits :

<https://inventaire-forestier.ign.fr/>

Dans le cadre de l'IFN, conformément aux recommandations de l'Organisation des Nations Unies pour l'agriculture et l'alimentation (FAO), sont considérées comme « arborées » les espèces ligneuses hors lianes pouvant atteindre à maturité une hauteur d'au moins 5 mètres (IGN, 2024). Une liste de 203 espèces arborées retrouvées en forêt, indigènes et exogènes, est utilisée

par les agents de terrain de l'IFN. Cette liste a servi de base de travail et a été complétée lors des échanges avec les CBN et les experts par 15 taxons supplémentaires. Enfin, 75 taxons exogènes ont été ajoutés, qui correspondent aux espèces citées dans la liste des matériels forestiers de reproduction du programme national de la forêt et du bois (PNFB) 2016-2026 (DGPE, 2020) et dans la liste des espèces pour les îlots d'avenir ONF (Musch *et al.*, 2021; ONF, 2022).

Enfin, les seuls taxons hybrides pris en compte sont ceux considérés comme des hybrides fixés. Il s'agit de *Populus x canescens* et *Salix x fragilis*. Ces cas complexes sont détaillés ci-après.

La liste finalisée comprend 293 taxons étudiés. Elle inclut 281 espèces, 11 sous-espèces ou variétés, et le groupe supraspécifique des peupliers cultivés. Lorsque des taxons infraspécifiques sont caractérisés, l'espèce est toujours aussi caractérisée. Par exemple, *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* (indigène) et *C. s.* subsp. *australis* (non indigène) sont caractérisées, donc la liste inclut aussi l'espèce *Cornus sanguinea*. Cela concerne les espèces suivantes : *Cornus sanguinea*, *Olea europaea*, *Pinus nigra*, *Populus nigra*, *Pyrus communis*, et *Quercus petraea*. Enfin, le groupe supraspécifique des peupliers cultivés comprend les peupliers autres que *Populus alba*, *P. nigra*, *P. tremula* et *P. x canescens*.

Le référentiel taxonomique utilisé dans le cadre de cette étude est le référentiel TAXREF v18.0, mis en ligne le 9 janvier 2025 (TAXREF, 2025). Dans le cas de certains taxons non inclus dans ce référentiel, c'est le nom valide donné par World Flora Online Plant List qui a été utilisé (site consulté le 07/02/2025 à l'adresse <https://www.worldfloraonline.org/>). Dans ce cas, le numéro TAXREF (cdnom) n'est pas renseigné dans la liste (il vaut «NR»). Enfin, le cas particulier de *Pinus nigra* subsp. *laricio* est détaillé ci-après, dans le tableau 1.

CHOIX DU DÉCOUPAGE GÉOGRAPHIQUE

Les sylvoécorégions (SER) constituent un découpage optimisé et de référence pour les études sur le milieu forestier. Une sylvoécorégion correspond à une zone géographique suffisamment vaste à l'intérieur de laquelle la combinaison des valeurs prises par les facteurs déterminant la production forestière ou la répartition des habitats forestiers est originale. Il s'agit d'une partition du territoire en 86 zones, qui a été mise en place pour remplacer les 309 régions forestières, définies antérieurement par l'IFN. Le travail de définition de ces SER est basé sur un ensemble de facteurs abiotiques : il s'agit en particulier de l'altitude, de facteurs pédologiques

(pH, type de roche, réserve utile, etc.) et de facteurs climatiques (températures, bilans hydriques, précipitations, évapotranspiration, etc.). Les données floristiques ont ensuite été mobilisées pour valider le zonage obtenu. La méthodologie appliquée est décrite en détail dans l'étude pilotée par l'IFN (Cavaignac, 2009).

En plus des 86 SER, il existe 5 SER d'alluvions récentes, qui correspondent au lit majeur des principaux fleuves de France. Cependant, comme ces 5 SER se superposent aux 86 autres, elles n'ont pas été utilisées dans la présente étude.

Enfin, l'intérêt de ce découpage réside aussi dans la possibilité de regrouper les 86 SER en 11 grandes régions écologiques (GRECO), permettant ainsi de bénéficier d'une autre échelle d'analyse selon les problématiques posées. La carte de la figure 3 présente ces deux découpages.

Réalisation de l'étude

Le travail a été initié en mettant en place un tableau croisant la liste des 293 taxons en lignes avec la liste des 86 SER en colonnes. Chaque case du tableau caractérise donc l'indigénat d'un taxon dans une sylvoécorégion. Cinq cas différents sont retenus :

- le caractère exogène du taxon dans cette SER est avéré, ou le taxon est absent : la case vaut « 0 » ;
- le caractère indigène est avéré : la case vaut « 1 » ;
- le caractère indigène est fortement suspecté : la case vaut « 2 » ;
- le caractère exogène est fortement suspecté : la case vaut « 3 » ;
- il n'y a pas d'information permettant de conclure quant au caractère indigène ou exogène, le taxon est cryptogène : la case vaut « 9 ».

Dans un premier temps, les taxons exogènes avec certitude à l'échelle nationale ont été mises de côté, puisque la caractérisation de leur indigénat est évidente. Cela a concerné environ 160 taxons. Une précision est cependant apportée sur leur date d'introduction, en les qualifiant soit d'archéophytes, soit de néophytes. Pour les autres taxons, le tableau a été complété en se basant sur des sources bibliographiques variées et sur des données déjà existantes, détaillées ci-dessous :

- les travaux menés à l'IGN à l'échelle des régions biogéographiques ;
- les données disponibles sur Euforgen (San-Miguel-Ayanz *et al.*, 2016 : données accessibles sur le site <https://www.euforgen.org/species> ; Caudullo *et al.*, 2017) ;

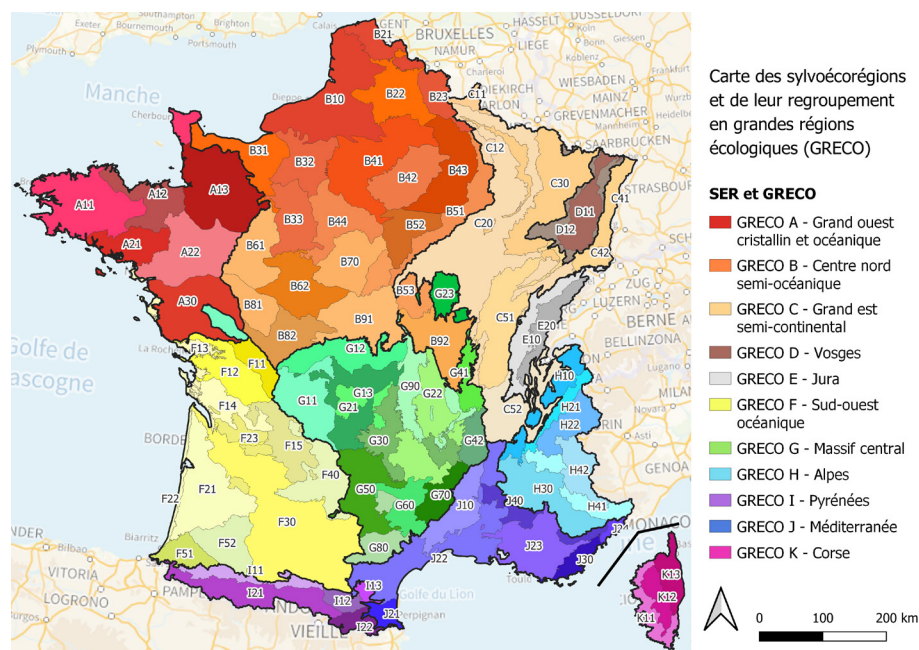


Figure 3. Carte des 86 sylvoécorégions de France et de leur regroupement en grandes régions écologiques.

- les Flores forestières françaises (Rameau *et al.*, 1989, 1993, 2008 ; Dumé *et al.*, 2018) et *Flora Gallica* (Tison et De Foucault, 2014) ;
- le rapport national de la France sur l'état des ressources génétiques forestières mondiales (Richard et Bouillon, 2014) ;
- les descriptifs des SER (données accessibles en ligne sur le site de l'inventaire forestier : <https://inventaire-forestier.ign.fr/spip.php?article773>) ;
- les données de l'inventaire forestier national (téléchargeable sur le site <https://inventaire-forestier.ign.fr/dataifn/>) et les données disponibles sur OpenObs (accessibles sur le site <https://openobs.mnhn.fr/>). Elles ne permettent pas de qualifier l'indigénat, mais elles apportent des informations intéressantes sur la distribution des espèces ;
- selon les territoires, d'autres sources bibliographiques ont aussi été consultées. En particulier la Flore de la France méditerranéenne continentale (Tison *et al.*, 2014), la Nouvelle Flore illustrée des Pyrénées (Saule, 2018), *Flora Corsica* (Jeanmonod et Gamisan, 2007), la Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du nord de la France et des régions voisines (Lambinon *et al.*, 2004), les travaux disponibles réalisés par les CBN (catalogues, bases de données, etc., voir Bibliographie CBN dans les Références) et d'autres articles ou rapports (Cantegrel *et al.*, 2023 ; Wazen *et al.*, 2020 ; Médail *et al.*, 2019).

Dans un second temps, l'expertise des CBN a été sollicitée. Les données ont été envoyées à chaque CBN de France hexagonale, en transmettant les informations

des SER concernant leur territoire d'agrément. Les définitions retenues dans le cadre de l'étude et la méthodologie à appliquer ont aussi été données. Une fois les réponses obtenues, la synthèse des retours a été effectuée. Dans le cas d'une SER à cheval sur plusieurs territoires d'agrément, si l'un des CBN donne le taxon indigène sur la partie le concernant, le taxon est considéré comme indigène sur toute la SER. Ceci est cohérent avec la définition retenue : si un taxon est indigène sur une partie seulement du territoire d'étude, il est caractérisé comme indigène sur l'ensemble de ce territoire. Cette synthèse a aussi permis d'identifier un certain nombre de cas problématiques, pour lesquels soit les avis étaient divergents, soit les retours pointaient la difficulté de caractériser l'indigénat.

Dans un troisième temps, les résultats de la synthèse ont été retransmis aux CBN ainsi qu'à plusieurs experts identifiés par la commission des ressources génétiques forestières (CRGF), pour d'une part parcourir les modifications établies par la synthèse, et d'autre part échanger sur les cas problématiques identifiés. Le tableau suivant (Tableau 1) présente pour chacun de ces cas la bibliographie consultée et l'avis retenu pour la caractérisation de l'indigénat.

Pour les taxons qui ont été traités à l'échelle infraspécifique, l'indigénat à l'échelle de l'espèce résulte de la fusion des SER où au moins un des taxons infraspécifiques est indigène.

Enfin, à la suite de ces retours, le tableau de caractérisation de l'indigénat par SER est modifié et finalisé. Il est décliné à l'échelle des 11 GRECO, en fusionnant les informations disponibles à l'échelle des 86 SER. Lors

de cette fusion, les statuts l'emportent dans cet ordre : « 1 », « 2 », « 9 », « 3 », « 0 ». C'est-à-dire que si un taxon est indigène (« 1 ») dans au moins une des SER d'une GRECO, alors il est considéré comme indigène dans toute la GRECO. Et pour qu'un taxon soit considéré comme exogène (« 0 ») dans la GRECO, il faut qu'il soit considéré comme exogène dans toutes les SER de cette GRECO.

Tableau 1. Détail des cas problématiques identifiés et des traitements effectués.

Espèce	Problème identifié	Référence – experts contactés	Résultat
<i>Abies alba</i>	Indigénat questionné en Normandie : les avis divergent sur son indigénat	Brigitte Musch (ONF), Bruno Fady (INRAE), CBN Brest. Plas <i>et al.</i> , 2008; Pastuszka et Vallance, 1999; Musch, 2011	Espèce considérée comme indigène d'après les dernières études disponibles, et traitée comme telle sur les SER B31, B32 et B33
<i>Castanea sativa</i>	Indigène ou exogène archéophyte en France ? Si indigène, sur quelles SER ?	Rémy Petit (INRAE), Catherine Bodenès (INRAE). Krebs <i>et al.</i> 2019	Les derniers travaux montrent que l'espèce est indigène dans le sud de la France (GRECO I, J, K et sud F, G et H), et exogène archéophyte ailleurs
<i>Celtis australis</i>	Indigène ou exogène archéophyte en France ? Si indigène, sur quelles SER ?	CBN méditerranéen Martinez-Varea <i>et al.</i> , 2023; Mateu-Andres <i>et al.</i> , 2015	Cryptogène en GRECO J et SER K11 et K13. Exogène ailleurs
<i>Ceratonia siliqua</i>	Indigène ou exogène archéophyte en France ? Si indigène, sur quelles SER ?	CBN méditerranéen Baumel <i>et al.</i> , 2022; Viruel <i>et al.</i> , 2020	Cryptogène en SER J24 et J30. Exogène ailleurs
<i>Cercis siliquastrum</i>	Indigène ou exogène archéophyte en France ? Si indigène, sur quelles SER ?	CBN méditerranéen, Frédéric Médail (IMBE)	Cryptogène en SER J10, J20, J22, J23, J24, J30 et J40
<i>Crataegus germanica</i>	Indigène, exogène archéophyte ou exogène néophyte en France ? Si indigène, sur quelles SER ?	Ensemble des CBN : exogène archéophyte dans l'ouest et le nord.	Exogène archéophyte en France
<i>Laurus nobilis</i>	Indigène ou exogène archéophyte en France ? Si indigène, sur quelles SER ?	Ensemble des CBN, Frédéric Médail (IMBE) Rodriguez-Sanchez et Arroyo, 2008; Rodriguez-Sanchez <i>et al.</i> , 2009; Médail <i>et al.</i> 2019	Indigène potentielle (« 2 ») en SER F22, F51, G70, G80, J10, J21, J22, J23, J24, J30, J40, K11 et K13
<i>Phillyrea latifolia</i> et <i>Phillyrea media</i>	Taxonomie encore discutée entre ces deux taxons. Soit traité comme un seul taxon, soit divisé (ce qui est le cas ici, en suivant TaxRef v18.0). La connaissance de la chorologie est réduite.	Ensemble des CBN, Jean-Pierre Demoly, Jean-Marc Tison.	En attente de travaux permettant de clarifier la situation, <i>P. latifolia</i> est considérée comme indigène potentielle (« 2 ») en zone méditerranéenne et <i>P. media</i> indigène potentielle en zone atlantique et méditerranéenne.
<i>Pinus nigra</i> subsp. <i>laricio</i>	Deux variétés considérées par l'IFN et la réglementation forestière française : var. <i>calabrica</i> (exogène) et var. <i>corsica</i> (indigène en Corse). D'après TaxRef v18.0, ces variétés sont synonymes et comprises comme la sous-espèce <i>laricio</i> .	IFN, Ministère de l'Agriculture (Fady & Perret, 2023).	Conserver les deux variétés. Si besoin de caractériser la sous-espèce <i>laricio</i> au sens TaxRef v18.0, se référer à l'indigénat de <i>Pinus nigra</i> var. <i>corsicana</i>
<i>Pinus pinea</i>	Indigène ou exogène archéophyte en France ? Si indigène, sur quelles SER ?	Bruno Fady (INRAE), Frédéric Médail (IMBE), CBN méditerranéen Vendramin <i>et al.</i> , 2008; Mutke <i>et al.</i> , 2019	Cryptogène en SER J21, J22, J23, J24 et J30. Exogène ailleurs
<i>Populus nigra</i>	Caractérisation de l'indigénat hors clone de la variété <i>italica</i>	Marc Villar (INRAE)	Indigénat donné pour l'espèce <i>Populus nigra</i> , hors clone de la variété <i>Populus nigra</i> var. <i>italica</i> Münchh, 1770. La variété est ajoutée comme taxon non indigène, sur une ligne à part
<i>Populus x canescens</i>	Statut confus : indigène, exogène archéophyte ou exogène néophyte ? Si indigène, sur quelles SER ?	Retours des CBN, Flore forestière française tome 1, Flore de la France méditerranéenne continentale, Nouvelle flore de Belgique	En attente de préciser le statut de cette espèce, considérée comme indigène probable (« 2 ») dans la vallée du Rhin, de la Saône, du Rhône et dans les Alpes du nord

<i>Prunus mahaleb</i>	Indigène ou exogène archéophyte en Ile-de-France et Centre-Val de Loire ? Beaucoup planté, difficile de faire la part avec les populations indigènes	CBN Bassin parisien	Considéré comme indigène très probable (« 2 ») compte-tenu de l'indigénat dans toutes les SER adjacentes
<i>Salix euxina</i> et <i>Salix x fragilis</i>	Traitement taxonomique non résolu : une espèce et un hybride avec <i>Salix alba</i> . Soit l'espèce est <i>S. euxina</i> et l'hybride <i>S. x fragilis</i> (Belyaeva, 2009), soit l'espèce est <i>S. fragilis</i> et l'hybride <i>S. x rubens</i> (Marchenko et Kuzovkina, 2022). La position adoptée dans cette étude est la première, qui est celle de TaxRef v18.0.	Ensemble des CBN, Yorick Ferrez (CBN Franche-Comté), Jean-Marc Tison.	<i>S. euxina</i> est considéré comme exogène en France (indigène sur les côtes de la mer Noire) <i>S. x fragilis</i> est considéré comme cryptogène (noté « 9 ») : l'espèce est abondante sur une large part du territoire mais un de ses parents n'est indigène que de la mer Noire : doute sur son origine (planté, colonisation depuis une zone exogène, depuis la mer Noire ?). De manière générale, l'indigénat des espèces de <i>Salix</i> est délicat à établir dû à l'importance de leurs usages historiques.
<i>Salix cinerea</i> et <i>Salix atrocinerea</i>	Distinction délicate entre les deux taxons, rendant la caractérisation de leur indigénat respectif difficile	Ensemble des CBN, Guillaume Decocq (INRAE), Arnout Zwaenepoel	Avis des CBN retenu : <i>S. cinerea</i> a une distribution plutôt continentale, largement présent sur le territoire national ; <i>S. atrocinerea</i> possède au contraire des affinités atlantiques, ce qui restreint son aire d'indigénat aux régions de la façade ouest sous climat eu-atlantique. Mais il existe un net gradient ouest-est dans les caractères morphologiques de ces deux espèces, si bien que dans la plupart des régions françaises, les saules de ce groupe présentent des caractères intermédiaires entre les deux taxons, qui pourraient n'être que deux sous-espèces d'une même espèce (Arnout Zwaenepoel, communication personnelle). Si nous retenons cette dernière considération, <i>Salix cinerea</i> peut être considéré comme indigène sur l'ensemble de l'aire de répartition des deux taxons (<i>Salix atrocinerea</i> devenant la sous-espèce <i>oleifolia</i> de <i>Salix cinerea</i>).
<i>Taxus baccata</i>	Aire d'indigénat délicate à définir	Ensemble des CBN, Cécile Brun (CNRS)	Indigène sur les SER données par les CBN, indigène potentiel sur le reste du territoire d'après les données paléoécologiques réunies par l'expertise de Cécile Brun.

Résultats

Les résultats sont visualisables et téléchargeables sur la plateforme de l'Etat « recherche.data.gouv », au lien suivant : <https://doi.org/10.57745/DHJHGS> (compte-tenu de leur taille, les tableaux ne peuvent pas être diffusés en annexe papier).

Le tableau final est nommé « Synthese_indigenat_SER.tab ». Les cinq premières colonnes renseignent le nom scientifique du taxon considéré, son nom vernaculaire, son identifiant CD_NOM TAXREF v18.0 (s'il existe, voir le paragraphe sur la liste des espèces), sa famille botanique et son synonyme si un autre nom est fréquemment utilisé. La sixième colonne détaille l'indigénat à l'échelle nationale :

- « 0 – A » si le taxon est exogène archéophyte ;
- « 0 – N » si le taxon est exogène néophyte ;
- « 1 » si le taxon est indigène sur au moins une partie du territoire ;
- « 9 » si le taxon est cryptogène (il n'est pas possible de statuer sur son indigénat compte-tenu des connaissances actuelles).

Les 86 colonnes suivantes détaillent l'indigénat du taxon par SER, selon les détails donnés au paragraphe « **Réalisation de l'étude** », et en tenant compte des cas détaillés dans le tableau 1.

Le tableau par GRECO, nommé « Synthese_indigenat_GRECO.tab », suit la même structure, et regroupe les 86 SER en 11 colonnes de détails, correspondant aux GRECO.

Cette étude a pris en compte 293 taxons (dont 281 espèces), dont 120 sont considérés comme indigènes sur au moins une SER de France hexagonale (dont 114 espèces), 168 sont exogènes (dont 162 espèces), et 5 sont cryptogènes (dont 5 espèces).

Dans le cas où une caractérisation binaire « indigène / exogène » est nécessaire, il est conseillé de considérer tous les cas « indigènes – 1 », « cryptogènes – 9 » et « indigènes potentiels – 2 » comme « indigènes », et les autres cas (« exogènes – 0 » et « exogènes potentiels – 3 ») comme « exogènes ». Cette caractérisation binaire est disponible sur le fichier « Synthese_binaire_SER.

tab » (par SER) et « Synthese_binaire_GRECO.tab » (par GRECO).

En plus de ces quatre fichiers, le lien permet d'accéder à deux autres tableaux : le fichier des métadonnées « Metadonnees.tab », et le fichier des noms détaillés des SER et des GRECO « Correspondance_SER_GRECO.tab ».

Discussion

Cette étude a été initiée comme une déclinaison des listes IGN – CRGF (IGN, 2020), qui caractérisent les espèces arborées à l'échelle nationale et à l'échelle des régions biogéographiques. Le travail mené ici traite 16 espèces indigènes supplémentaires, qui n'avaient pas été caractérisées dans les premiers travaux, car non intégrées dans les listes de l'inventaire forestier national. De plus, deux espèces sont aujourd'hui considérées comme indigènes, alors qu'elles étaient classées comme exogènes dans le travail précédent : *Ficus carica* et *Laurus nobilis*. Ce changement est en accord avec les experts consultés et la bibliographie (Médail *et al.*, 2019). Enfin, le statut de « cryptogène », non utilisé dans les travaux précédents, est appliqué pour cinq espèces : *Celtis australis*, *Ceratonia siliqua*, *Cercis siliquastrum*, *Pinus pinea* et *Salix x fragilis*, comme détaillé dans le tableau 1.

Les travaux réalisés par Médail *et al.* (2019) et Fady *et al.* (2025), sur les arbres indigènes de Méditerranée, permettent de caractériser l'indigénat des essences à l'échelle de la France continentale méditerranéenne et de la Corse. Ils incluent plusieurs espèces supplémentaires, non traitées dans le présent travail, car ne correspondant pas à la définition d'arbre retenue ici (au moins 5 mètres), ou car il s'agit de taxons hybrides. Ces espèces sont détaillées dans le tableau 2 ci-dessous. Il serait intéressant de compléter le travail actuel avec ces espèces, ainsi que les autres espèces arborées du territoire français mesurant moins de 5 m de hauteur. De plus, dans certains cas, la caractérisation de l'indigénat diffère entre les travaux : il s'agit cependant d'un nombre de cas restreints, concernant principalement les espèces caractérisées ici comme cryptogènes.

Tableau 2. Liste des espèces non traitées dans ce travail mais prises en compte dans les travaux de Médail *et al.* (2019) ou Fady *et al.* (2025).

Espèces non prises en compte ici, mais présentent dans Médail <i>et al.</i> (2019) ou Fady <i>et al.</i> (2025)	Explication
<i>Acer x martini</i> Jord.	Hybride
<i>Amelanchier ovalis</i> Medik.	Taille inférieure à 5 m
<i>Anagyris foetida</i> L.	Taille inférieure à 5 m
<i>Chamaerops humilis</i> L.	Taille inférieure à 5 m
<i>Colutea arborescens</i> L.	Taille inférieure à 5 m
<i>Crataegus x ruscinonensis</i> Gren. & A.Blanc	Hybride
<i>Cytisus arboreus</i> (Desf.) DC.	Taille inférieure à 5 m
<i>Euonymus latifolius</i> (L.) Mill.	Taille inférieure à 5 m
<i>Genista aetnensis</i> (Biv.) DC.	Taille inférieure à 5 m
<i>Genista florida</i> L.	Taille inférieure à 5 m
<i>Hippophae rhamnoides</i> L.	Taille inférieure à 5 m
<i>Ligustrum vulgare</i> L.	Taille inférieure à 5 m
<i>Lycium europaeum</i> L.	Taille inférieure à 5 m
<i>Nerium oleander</i> L.	Taille inférieure à 5 m
<i>Paliurus spina-christi</i> Mill.	Taille inférieure à 5 m
<i>Pistacia x saportae</i> Burnat	Hybride
<i>Quercus coccifera</i> L.	Taille inférieure à 5 m
<i>Rhamnus oleoides</i> L.	Taille inférieure à 5 m
<i>Rhus coriaria</i> L.	Taille inférieure à 5 m
<i>Salix apennina</i> A.K.Skvortsov	Taille inférieure à 5 m
<i>Sorbus chamaemespilus</i> (L.) Crantz	Taille inférieure à 5 m
<i>Spartium junceum</i> L.	Taille inférieure à 5 m
<i>Tamarix dalmatica</i> B.R.Baum	Taille inférieure à 5 m
<i>Ulmus x hollandica</i> Mill.	Hybride
<i>Viburnum lantana</i> L.	Taille inférieure à 5 m
<i>Viburnum opulus</i> L.	Taille inférieure à 5 m
<i>Viburnum tinus</i> L.	Taille inférieure à 5 m
<i>Vitex agnus-castus</i> L.	Taille inférieure à 5 m

Il est considéré que l'ensemble des espèces arborées indigènes et cryptogènes de France hexagonale, actuellement connues et répondant à la définition retenue ici, sont prises en compte dans ce travail. Ainsi, toutes les autres espèces arborées sont exogènes. Celles qui sont naturalisées, plantées (en dehors des plantations d'agrément) ou citées dans les listes PNFB et îlots d'avenir (voir le paragraphe sur la liste des espèces prises en compte) sont intégrées dans ce travail. Cela représente 168 taxons, dont la distinction entre exogène archéophyte et exogène néophyte est donnée.

L'utilisation des SER comme découpage du territoire permet de préciser l'indigénat des espèces. Dans l'exemple de l'épicéa commun, la caractérisation à l'échelle nationale ou des régions biogéographiques inclut d'importantes surfaces où il est en réalité exogène, dont le Massif central et les Pyrénées (figure 2). Le résultat par SER, carte de la figure 4, montre une caractérisation de l'indigénat à une échelle fine, plus proche de l'aire d'indigénat définie dans la bibliographie. Cependant, de même que dans les travaux à d'autres échelles, le zonage utilisé ici, SER ou GRECO, peut avoir des limites selon les espèces : une espèce est considérée comme indigène dans une zone dès lors qu'elle est indigène dans une partie de cette zone, même marginalement. Ainsi, des cas en limite peuvent exister, dont trois notables sont donnés ci-dessous, pour l'échelle GRECO : (1) *Abies alba* est donné indigène en GRECO J, car indigène marginal dans le sud du massif des Alpes (SER J24 et J40), (2) *Quercus ilex* est donné indigène en GRECO C, car indigène marginal entre

Lyon et Valence (SER C52) et (3) *Laburnum anagyroides* est donné indigène en GRECO C, car indigène marginal en SER C52, et en GRECO J, car indigène marginal en Drôme (SER J22). Dans ces cas-là, s'il est nécessaire de travailler avec plus de précision, l'utilisation de l'indigénat à l'échelle des SER est recommandée, sachant que les mêmes limites d'utilisation existent aussi pour les SER, mais avec un impact plus limité car elles ont une surface plus petite que les GRECO.

La future mise à jour de ce travail est un élément à aborder. Trois cas principaux nécessiteraient une actualisation des listes :

- de nouvelles études pourraient préciser ou réévaluer le statut d'une espèce ;
- des espèces pourraient migrer, sans intervention anthropique, et devenir indigènes sur une SER où elles ne l'étaient pas encore : il s'agit de néo-indigènes (Fried *et al.*, 2024) (voire, hypothétiquement, disparaître d'une SER où elles étaient indigènes). Cette évolution peut notamment être due aux effets du changement climatique ou d'un changement de l'utilisation des terres ;
- des espèces pourraient être importées et donc être nouvellement exogènes (comme précisé précédemment, les espèces non présentes sur la liste sont à priori exogènes).

Une mise à jour tous les cinq ans à dix ans peut être proposée, basée sur les articles de référence ou les études permettant de justifier les changements. Les propositions de modifications seront discutées avant validation et publication d'un nouveau millésime de

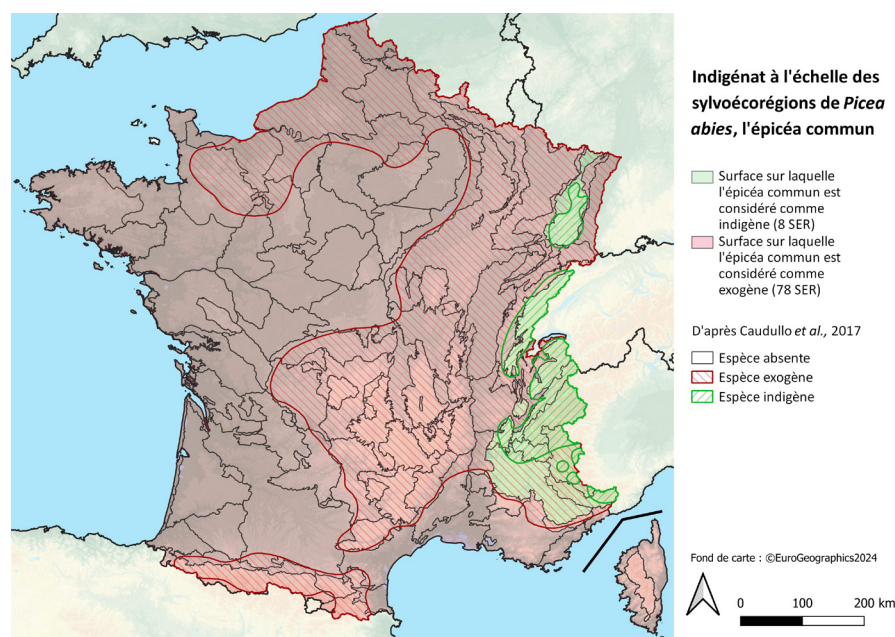


Figure 4. Carte de l'aire d'indigénat de *Picea abies* (L.) H.Karst., 1881, l'épicéa commun, en France, par sylvoécórégions, d'après les résultats de cet article.

la liste. Il semble intéressant de distinguer le cas de l'évolution de l'aire d'indigénat d'une espèce (indigénat nouveau dans une SER) du cas de l'évolution des connaissances (indigénat ancien dans une SER, mais nouvellement mis à jour).

Enfin, des améliorations à ce travail pourront être apportées : il s'agit en particulier de préciser le caractère archéophyte, néophyte ou absent des espèces indigènes, pour les SER où elles ne sont pas indigènes. De même, des précisions sur la répartition des espèces archéophytes et néophytes pourront être apportées.

Conclusion

Cette étude est la première caractérisation de l'indigénat des espèces arborées à l'échelle des sylvoécotons (SER). De plus, sa réalisation a permis d'obtenir des résultats à l'échelle des grandes régions écologiques (GRECO), ainsi qu'une mise à jour de l'indigénat à l'échelle nationale.

Ces nouvelles échelles de caractérisation de l'indigénat seront à utiliser de manière adéquate dans les études à venir, selon les problématiques posées. Elles

viendront apporter des précisions jusqu'ici difficiles à mettre en place de manière homogène sur tout le territoire et pour toutes les espèces arborées.

Les informations mobilisées datent de 2025, et il sera intéressant de compiler les évolutions à apporter à ce travail, en fonction de l'avancée des connaissances et de la migration éventuelle des espèces, afin de mettre à jour les données dans un futur millésime.

Remerciements

Merci à l'ensemble des experts des conservatoires botaniques nationaux et de la commission des ressources génétiques forestières pour leur temps et leur travail. Merci à Brigitte Musch pour la bibliographie transmise sur le Sapin pectiné et son expertise sur l'indigénat de cette espèce ; à Arnout Zwaenepoel pour son expertise sur les saules ; et à Cécile Brun pour les informations apportées sur l'If. Merci à Jean-Marc Tison, Frédéric Médail, Rémy Petit, François Lefèvre et Aurore Desgroux pour les informations transmises et les échanges.

Merci enfin à Sébastien Delhaye pour les discussions sur l'indigénat des essences, en particulier du sud-est, enfin, merci à Olivier Pihou pour le prêt très régulier de l'ensemble des flores de son bureau.

Références bibliographiques

- Baumel A., Nieto Feliner G., Médail F., La Malfa S., Di Guardo M., Bou Dagher Kharrat M., Lakhal-Mirleau F., Frelon V., Ouahmane L., Diadema K., Sanguin H. & Viruel J., 2021 – Genome-wide footprints in the carob tree (*Ceratonia siliqua*) unveil a new domestication pattern of a fruit tree in the Mediterranean. *Molecular Ecology*, **31**: 4095-4111. <https://doi.org/10.1111/mec.16563>
- Belyaeva I., 2009 – Nomenclature of *Salix fragilis* L. and a new species, *S. euxina* (Salicaceae). *Taxon*, **58**(4): 1344-1348. <https://doi.org/10.1002/tax.584021>
- Cantegrel R., Renaux B. & Lathuillière L., 2023 – Le Pin à crochets arverne, ou l'indigénat de *Pinus uncinata* Ram. dans les montagnes d'Auvergne. *Revue forestière française*, **74**(4): 429-448. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2023.7897>

- Caudullo G., Welk E. & San-Miguel-Ayanz J., 2017 – Chorological maps for the main European woody species. *Data Brief*, **12**: 662–666. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2017.05.007>
- Cavaignac S. (chef de projet), 2009 – *Les sylvoécorégions (SER) de France métropolitaine*. Étude de définition. Inventaire Forestier National, 53 pages (accessible à l'adresse : https://inventaire-forestier.ign.fr/IMG/pdf/Parti_rapport_ser.pdf)
- Chammard E. (coord.), 2018 – *Végétalisation à vocation écologique et paysagère en Nouvelle-Aquitaine – Guide pour l'utilisation d'arbres, arbustes et herbacées d'origine locale*. Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique (coord.), Conservatoire Botanique National du Massif Central, Conservatoire Botanique National des Pyrénées et de Midi-Pyrénées, 68 pages + annexes.
- Collectif, 2022 – *Plantons local Provence-Alpes-Côte d'Azur, guide pratique pour les opérations de végétalisation du littoral méditerranéen au massif alpin*. Agence Régionale pour la Biodiversité et l'Environnement Provence-Alpes-Côte d'Azur, 162 pages.
- Cornier T., Toussaint B., Duhamel F., Blondel C., Henry E. & Mora F., 2011 – *Guide pour l'utilisation d'arbres et d'arbustes pour la végétalisation à vocation écologique et paysagère en Région Nord-Pas de Calais*. Centre régional de phytosociologie / Conservatoire botanique national de Bailleul, pour le Conseil régional Nord-Pas de Calais et la DREAL Nord-Pas de Calais, 48 pages.
- Decocq G. (coord.), 2021 – *L'introduction d'essences exotiques en forêt*. Livre blanc. Société botanique de France, Paris, 74 pages.
- DGPE, 2020 – Instruction technique DGPE/SDFCB/2020-656. Mise à jour de l'instruction technique relative aux matériels forestiers de reproduction éligibles aux aides de l'Etat, 27 pages.
- Dumé G., Gauberville C., Mansion D. & Rameau J.-C., 2018 – *Flore forestière française. Guide écologique illustré*. Tome 1 : plaines et collines. 2^e édition. CNPF-IDF, 2464 pages.
- Essl F., Bacher S., Genovesi P., Hulme P.E., Jeschke J.M., Katsanevakis S., Kowarik I., Kühn I., Pyšek P., Rabitsch W., Schindler S., van Kleunen M., Vilà M., Wilson J.R.U. & Richardson D.M., 2018 – Which Taxa Are Alien? Criteria, Applications, and Uncertainties. *BioScience* **68**(7): 496–509. <https://doi.org/10.1093/biosci/biy057>
- European Commission, 2023 – *Commission guidelines for defining, mapping, monitoring and strictly protecting EU primary and old-growth forests*. 62 final, 23 pages.
- FAO, 2020 – Evaluation des ressources forestières mondiales 2020. Rapport Forest Resources Assessments (FRA) – France, 86 pages.
- Fady B. & Perret S., 2023 – *Pinus nigra var. corsicana (Loudon) Hyl., Pinus nigra var. calabrica (Loudon) C.K.Schneid. Caractéristiques générales de l'espèce*. 9 pages.
- Fady B., Farsakoglou A.-M., Caron M., Abulaila K., Aleksic J., Alipour S., Balian D., Bedair H., Bogunic F., Cheikh Albassatneh M., David-Schwartz R., Delgado Clavero C., Dönmez A.A., Fennana M., Gateble G., Gauquelin T., Hachi Illoul M., Khaldi A., Mahfoud-Saad I., Médail F., Mezni F., Jassim Muhammed J., Muys B., Perovic M., Saaed M., Seregin A.P., Stephan J., Vela E., Zhelev P. & Bou Dagher Karrat M., 2025. Native Trees of the Mediterranean Region: Distribution, Diversity and Conservation Challenges. *Current Forestry Reports* **11**(20): 1–20. <https://doi.org/10.1007/s40725-025-00252-w>
- Forest Europe, 2020 – State of Europe's Forests 2020, 394 pages.
- Fried G., Affre L., Albert A., Antonetti P., Bretagnolle F., Caillon A., Chabrol L., Cottaz C., Dao J., Delangue B., Dortel F., Decocq G., Dommanget F., Geslin J., Girod C., Gourvil J., Kessler F., Molina J., Petit Y., Perriat F., Tison J.-M., Toussaint B., Van Es J., Vuilleminot M., Zech-Matterne V. & Brun C., 2024 – Analyse de la terminologie relative aux plantes vasculaires exogènes : application

- à l'inventaire des archéophytes et néophytes de France hexagonale. *Naturae* 2024 (4): 69-97. <https://doi.org/10.5852/naturae2024a4>
- FSC, 2024 – *Référentiel FSC® pour la Gestion Responsable des Forêts de France Métropolitaine*. Forest Stewardship Council®, France, 102 pages.
- Gargominy O., Tercerie S., Régnier C., Ramage T., Dupont P., Daszkiewicz P. & Poncet L., 2025 – *TAXREF, référentiel taxonomique pour la France: méthodologie, mise en œuvre et diffusion*. Rapport PatriNat (OFB-CNRS-MNHN), Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 47 pages.
- Hoff M., 2015 – *Référentiel taxonomique de la flore d'Alsace*. Herbier de l'Université de Strasbourg, Société Botanique d'Alsace, 186 pages.
- IGN, 2011 – Une nouvelle partition écologique et forestière du territoire métropolitain: les sylvoécorégions (SER). *L'IF* 26: 8 pages.
- IGN, 2020 – *Indicateurs de gestion durable des forêts françaises métropolitaines. Liste d'indigénat par régions biogéographiques validée CRGF*. Document accessible sur internet: <https://inventif.ign.fr/biodiversite/>
- IGN, 2024 – *Méthodologie 2024. Pour bien comprendre les résultats publiés 2019-2023*, 44 pages.
- Jeanmonod D. & Gamisan J., 2007 – *Flora Corsica*. Edisud, 1057 pages.
- Krebs P., Pezzatti G.B., Beffa G., Tinner W. & Conedera M., 2019 – Revisiting the sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) refugia history of the last glacial period with extended pollen and macrofossil evidence. *Quaternary Science Reviews*, 206: 11-128. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.01.002>
- Lambinon J., Delvosalle L. & Duvigneaud J., 2004 – *Nouvelle Flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des Régions voisines (Ptéridophytes et Spermatophytes)*. Cinquième édition. Jardin Botanique national de Belgique, Meise, 1167 pages.
- Leprince J.-H., 2023 – Liste des arbres, arbustes, arbrisseaux et sous-arbrisseaux du territoire d'agrément du CBN Massif central. Document Excel, version du 21/11/2023, téléchargé sur le site internet du CBN Massif central (<https://www.cbnmc.fr/33-ressources/90-outils-pratiques/91-listes-et-referentiels>).
- MAAF & IGN, 2020 – Indicateurs de gestion durables des forêts françaises métropolitaines. Site internet accessible à l'adresse <https://foret.ign.fr/IGD/fr/>, consulté le 23/01/2025.
- Magnanon S., Geslin J., Lacroix P. & Zambettakis C., 2008 – Examen du statut d'indigénat et du caractère invasif des plantes vasculaires de Basse-Normandie, Bretagne et Pays de la Loire. Proposition d'une première liste de plantes invasives et potentiellement invasives pour ces régions. *Bulletin du Conservatoire Botanique National de Brest - E.R.I.C.A* 21: 73-104.
- Marchenko A.M. & Kuzovkina Y.A., 2022 – Notes on the nomenclature and taxonomy of *Salix fragilis* (Salicaceae). *Taxon*, 71(1): 721-732. <https://doi.org/10.1002/tax.12685>
- Martínez-Varea C.M., Carrión Marco Y., Raigón M.D. & Badal E., 2023 – Redrawing the History of *Celtis australis* in the Mediterranean Basin under Pleistocene – Holocene Climate Shifts. *Forests*, 14 (779): 1-28. <https://doi.org/10.3390/f14040779>
- MASA, 2021 – *État et évolution des forêts françaises métropolitaines. Indicateurs de gestion durable des forêts françaises métropolitaines. Sixième édition*. Ministère de l'agriculture et de l'alimentation, Institut national de l'information géographique et forestière. 307 pages. (rapport en ligne à l'adresse <https://foret.ign.fr/IGD/fr/>)
- Mateu-Andrés I., Ciurana M.-J., Aguilera A., Boisset F., Guara M., Laguna E., Curras R., Ferre P., Vela E., Felisa Puche M. & Pedrola-Monfort J., 2015 – Plastid DNA homogeneity in *Celtis australis* L. (Cannabaceae) and *Nerium oleander* L.

- (Apocynaceae) throughout the Mediterranean basin. *International journal of plant sciences*, **176**(5): 421–432. <https://doi.org/10.1086/680553>
- Médail F., Monnet A.-C., Pavon D., Nikolic T., Dimopoulos P., Bacchetta G., Arroyo J., Barina Z., Cheikh Albassatneh M., Domina G., Fady B., Matevski V., Mifsud S. & Leriche A., 2019 – What is a tree in the Mediterranean Basin hotspot? A critical analysis. *Forest Ecosystems*, **6**: 1–19. <https://doi.org/10.1186/s40663-019-0170-6>
- Musch B., 2011 – *Observation de la diversité génétique du sapin pectiné (Abies alba) en France*. Office national des forêts, 18 pages.
- Musch B., Paillassa E., Bouttier V. & Fournier S., 2021 – Comment choisir les espèces et provenances à expérimenter pour l'avenir? *Forêt-entreprise*, **260**: 27–31.
- Mutke S., Vendramin G.G., Fady B., Bagnoli F. & Gonzalez-Martinez S.C., 2019 – Molecular and quantitative genetics of stone Pine (*Pinus pinea*). Nandwani D. *Genetic diversity in horticultural plants*, 22, Springer, 2019, Sustainable Development and Biodiversity, 297 pages. https://doi.org/10.1007/978-3-319-96454-6_3
- ONF, 2022 – ESPERENSE. L'expérimentation au service de la forêt de demain. *Rendez-vous techniques*, **74**: 42 pages.
- Pastuszka P. & Vallance M., 1999 – *Analyse de l'origine de quelques peuplements normands de sapin pectiné*. ONF – INRAE, compte rendu d'actions financées par le ministère de l'agriculture de la pêche et de l'alimentation dans le cadre du programme de conservation des ressources génétiques forestières, 20 pages.
- Plancheron F., Valadon A. & Fady B., 2007 – Conserver les ressources génétiques de l'épicéa commun en France: pourquoi, comment? *Rendez-vous techniques de l'ONF*, **18**: 73–80.
- Plas G., Valadon A. & Fady B., 2008 – Conserver les ressources génétiques du sapin pectiné en France (*Abies alba*). Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, DGPAAT, Paris, 4 pages.
- Rameau J.-C., Mansion D. & Dumé G., 1989 – *Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 1: plaines et collines*. 1^{re} édition. CNPF-IDF, 1785 pages.
- Rameau J.-C., Mansion D. & Dumé G., 1993 – *Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 2: montagnes*. CNPF-IDF, 2432 pages.
- Rameau J.-C., Mansion D., Dumé G. & Gauberville C., 2008 – *Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 3: région méditerranéenne*. CNPF-IDF, 2426 pages.
- Richard A. & Bouillon P., 2014 – *L'état des ressources génétiques forestières mondiales. Rapport national France. Tome 1: France métropolitaine*. MAAF, 97 pages.
- Rodriguez F. & Arroyo J., 2008 – Reconstructing the demise of Tethyan plants: climate-driven range dynamics of *Laurus* since the Pliocene. *Global Ecology and Biogeography*, **17**: 685–695. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00410.x>
- Rodriguez-Sanchez F., Guzman B., Valido A., Vargas P. & Arroyo J., 2009 – Late Neogene history of the laurel tree (*Laurus* L., Lauraceae) based on phylogeographical analyses of Mediterranean and Macaronesian populations. *Journal of Biogeography*, **36**(7): 1270–1281. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02091.x>
- San-Miguel-Ayanz J., de Rigo D., Caudullo G., Houston Durrant T. & Mauri A. (Eds.), 2016 – *European Atlas of Forest Tree Species*. Publication Office of the European Union, Luxembourg, 200 pages. <https://doi.org/10.2760/233115>
- Saule M., 2018 – *Nouvelle Flore illustrée des Pyrénées*. Éditions du Pin à crochets, Pau, 1380 pages.
- Skrøppa T., 2003 – Fiche technique d'EUFORGEN pour la conservation génétique et l'utilisation de l'épicéa commun (*Picea abies*). Version française par B. Fady et E. Collin (CRGF) et Technicis-traductions. Bioversity International, Rome, Italie, et Min. Agriculture, Paris, France, 6 pages.

- TAXREF (eds.), 2025 – *TAXREF v18.0, référentiel taxonomique pour la France*. PatriNat (OFB-CNRS-MNHN-IRD), Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Archive de téléchargement contenant 8 fichiers générés le 6 janvier 2025. <https://inpn.mnhn.fr/telechargement/referentielEspece/taxref/18.0/menu>
- Tison J.-M. & De Foucault B. (coord.), 2014 – *Flora Gallica: flore de France*. Biotopie Editions, Mèze, 1196 pages.
- Tison J.-M., Jauzein P. & Michaud H., 2014 – *Flore de la France méditerranéenne continentale*. Naturalia Publications, Turriers, 2080 pages.
- UICN Comité français, OFB, MNHN & AdoniF, 2024 – *La liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Champignons de France métropolitaine: bolets, lactaires et tricholomes*. Paris, France, 12 pages.
- Vallet J. & Dahirel M., 2024 – *Catalogue de la flore vasculaire d'Ile-de-France*. Document Excel, version du 27/08/2024, téléchargé sur le site internet du CBN Bassin Parisien (<https://cbnbp.mnhn.fr/cbnbp/ressources/catalogues.jsp>).
- Vendramin G.G., Fady B., Gonzalez-Martinez S.C., Sheng Hu F., Scotti I., Sebastiani F., Soto A. & Petit R.J., 2008 – Genetically depauperate but wide-spread: the case of an emblematic mediterranean pine. *Evolution*, **62**(3): 680-688. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00294.x>
- Viruel J., Le Galliot N., Pironon S., Nieto Feliner G., Suc J.-P., Lakhal-Mirleau F., Juin M., Selva M., Bou Dagher Kharrat M., Ouahmane L., La Malfa S., Diadema K., Sanguin H., Médail F. & Baumel A., 2019 – A strong east-west Mediterranean divergence supports a new phylogeographic history of the carob tree (*Ceratonia siliqua*, *Leguminosae*) and multiple domestications from native populations. *Journal of Biogeography*, **47**: 460-471. <https://doi.org/10.1111/jbi.13726>
- Wazen N. Garavaglia V., Picard N., Besacier C. & Fady B., 2020 – Distribution maps of twenty-four Mediterranean and European ecologically and economically important forest tree species compiled from historical data collections. *Annals of Silvicultural Research*, **44** (2): 95-101. <http://dx.doi.org/10.12899/asr-1933>

Bibliographie CBN

- CBN Alpin. Export complet du catalogue. Mai 2023. Fichier Excel. (Statut d'indigénat départemental: 01, 04, 05, 26, 38, 73, 74).
- CBN Bailleul. Référentiel digital v3.2b. Fichier Excel. (Statut d'indigénat départemental: 02, 27, 59, 60, 62, 76 et 80).
- CBN Bassin parisien. Catalogue de la flore Vasculaire d'Ile-de-France (rareté, protections, menaces et statuts). Version complète 2a / avril 2014.
- CBN Bassin parisien. Notice pour le choix d'arbres et d'arbustes pour la végétalisation écologique et paysagère en Centre-Val de Loire. Version corrigée de mai 2016.
- CBN Bassin parisien. Catalogue de la flore vasculaire d'Ile-de-France. Version 2020. Fichier Excel.
- CBN Bassin parisien. Catalogue départemental de Bourgogne. Version mars 2024. Fichier Excel. (Statut d'indigénat départemental: 21, 58, 71, 89).
- CBN Bassin parisien. Catalogue départemental de Champagne-Ardenne. Version mars 2024. Fichier Excel. (Statut d'indigénat départemental: 08, 10, 51, 52).
- CBN Bassin parisien. Catalogue départemental du Centre-Val de Loire. Version février 2024. Fichier Excel. (Statut d'indigénat départemental: 18, 28, 36, 37, 41, 45).
- CBN Bassin parisien. Catalogue départemental d'Ile-de-France. Version février 2024. Fichier Excel. (Statut d'indigénat départemental: 75, 77, 78, 91, 93, 94, 95).

- CBN Brest. Annexe A : catalogue des plantes vasculaires de Loire-Atlantique. In : Liste « rouge » départementale des plantes vasculaires rares et/ou en régression en Loire-Atlantique. Mars 2019. (Statut d'indigénat régional).
- CBN Corse. Export complet du catalogue. Février 2023. Fichier Excel. (Statut d'indigénat départemental : 2A, 2B).
- CBN Franche Comté. Statut des trachéophytes en Franche Comté. Fichier Excel. (Statut d'indigénat départemental : 25, 39, 70, 90).
- CBN Massif central. Arbres, arbustes et arbrisseaux du territoire d'agrément. Fichier Excel. (Statut d'indigénat ancienne région : Auvergne, Limousin, Rhône-Alpes).
- CBN Méditerranéen. Export complet du catalogue. Janvier 2023. Fichier Excel. (Statut d'indigénat départemental : 06, 13, 83, 84, 11, 30, 34, 48, 66).
- CBN Pyrénées et Midi-Pyrénées. Catalogue départemental de la flore vasculaire sur le territoire d'agrément du CBNPMP. Version janvier 2023. Fichier Excel. (Statut d'indigénat à l'échelle du territoire d'agrément).

Les « cellules initiales », composantes essentielles des méristèmes racinaires des plantes

The « initial cells », main components of the plants root meristems

par Jean VALLADE

Résidence « Les Jardins Voltaire », 12 rue Colomban, 21000 Dijon
Mail : jeanvallade39@gmail.com

RÉSUMÉ.

Chez les plantes vasculaires l'ébauche de la racine primaire se met en place au cours de l'embryogenèse. Les modalités de formation du méristème racinaire varient en fonction des groupes taxonomiques considérés, mais toutes mettent en jeu une ou plusieurs cellules particulières appelées « *cellules initiales* » dont la position, le rôle et l'activité, font l'objet de discussions depuis plus de cent-cinquante ans. La distinction de deux modèles principaux de méristèmes racinaires fait aujourd'hui consensus : l'un pourvu d'une *cellule initiale tétraédrique* à l'origine de tous les tissus racinaires (chez certaines Ptéridophytes) et l'autre présentant plusieurs *cellules initiales* à fonctionnement *polarisé* et *itératif*, situées autour d'un *centre quiescent* (chez la plupart des Angiospermes et Gymnospermes). L'étude de l'embryogenèse du Pétunia, que nous avons qualifié d'espèce *leptembryée*, nous a permis d'établir un *lignage cellulaire* précis de la formation et de la croissance de la radicule puis de la jeune racine primaire qui met en évidence l'existence de cinq types cellulaires remarquables dont trois types d'initiales à l'origine de la stèle, du cortex et de la columelle auxquelles s'ajoutent les cellules de la base du protoderme, toutes au contact d'un centre quiescent constitué de quatre cellules mitotiquement inactives. L'examen de l'activité mitotique programmée et réitérée des initiales de l'écorce et de la columelle montre que ces cellules jouent un rôle « moteur » lors de la croissance de la radicule tandis que les cellules à la base du protoderme, responsables de la formation de la partie périphérique de la coiffe et de l'épiderme, sont dépourvues d'un programme autonome et ne sont actives que grâce à leur contact avec les précédentes (notion d'*épigenèse structurale*). Sur ces bases, un schéma interprétatif de la cinétique des territoires constitutifs de l'apex racinaire est proposé et devrait pouvoir s'appliquer à d'autres espèces, notamment à la racine primaire d'*Arabidopsis*. La prise en considération d'embryons appartenant à des espèces *leptembryées* de Monocotylédones (*Cyperus*, *Luzula*) montre la présence d'une zone racinaire primordiale pourvue d'initiales présentant une disposition proche de celle reconnue chez les Dicotylédones à la différence près que les cellules de la base du protoderme ne sont pas au contact du centre quiescent. Cette discrète différence est à l'origine de l'existence de deux plans d'organisation du méristème, l'un propre aux Dicotylédones responsable de la structure dite *climacorbize*, l'autre caractérise les Monocotylédones dont les racines présentent une structure *liorhize*. Ces deux plans d'organisation ont été reconnus comme des *caractères dérivés propres* séparant les deux groupes monophylétiques Monocotylédones et Eudicotylédones.

ABSTRACT.

In vascular plants, the primary root primordium develops during embryogenesis. The formation of the root meristem varies depending on the taxonomic group in question, but all involve one or more specific cells called “*initial cells*” whose position, role, and activity have been the subject of debate for over 150 years. There is now consensus on the distinction between two main models of root meristems: one with a *tetrahedral initial cell* at the origin of all root tissues (in certain pteridophytes) and the other with *several initial cells* with *polarized* and *iterative* functioning, located around a *quiescent center* (in most angiosperms and gymnosperms). The study of the embryogenesis of *Petunia*, which we have classified as a *leptembryonic* species, has enabled us to establish a precise *cell lineage* for the formation and growth of the radicle and then the young primary root, highlighting the existence of five remarkable cell types, including three types of initial cells that give rise to the stele, cortex, and columella, as well as the cells at the base of the protoderm, all in contact with a quiescent center consisting of four mitotically inactive cells. Examination of the programmed and repeated mitotic activity of the cortex and columella initial cells shows that these cells play a “driving” role in radicle growth, while the cells at the base of the protoderm, responsible for the formation of the peripheral part of the cap and epidermis, lack an autonomous program and are only active through their contact with the former (concept of *structural epigenesis*). On this basis, an interpretative model of the kinetics of the territories constituting the root apex is proposed and should be applicable to other species, notably the primary root of *Arabidopsis*. The consideration of embryos belonging to *leptembryonic* species of monocotyledons (*Cyperus*, *Luzula*) shows the presence of a primordial root zone with initials arranged in a manner similar to that recognized in dicotyledons, with the difference that the cells at the base of the protoderm are not in contact with the quiescent center. This subtle difference is the reason for the existence of two meristem organization plans, one specific to dicotyledons, responsible for the structure known as *climacorbiza*, and the other characteristic of monocotyledons, whose roots have a *liorhiza* structure. These two organizational plans have been recognized as *derived characteristics specific* separating the two monophyletic groups, monocotyledons and eudicotyledons.

MOTS-CLÉS.

Embryogénie, épigénèse structurale, leptembryé, pachyembryé, climacorbize, liorhize, *Petunia*.

KEY-WORDS.

Embryogeny, structural epigenesis, leptembryate, pachyembryate, climacorbiza, liorhiza, *Petunia*.

Introduction

Chez les plantes pourvues de racines (les rhizophytes) qui englobent les fougères *s.l.*, les gymnospermes et les angiospermes, le méristème racinaire se met en place au cours de l’embryogénèse. L’étude de cette première étape du développement de la plante s’avère donc primordiale pour la compréhension de l’organisation et du fonctionnement de la future racine. Parmi les problèmes en discussion depuis plus de cent-cinquante ans figure celui de l’existence de cellules particulières à l’origine des différents territoires cellulaires assurant la croissance de la racine et qui ont reçu très tôt le nom

d’*initiales*. L’identification de telles initiales a fait l’objet de plusieurs approches différentes. Jusque dans le dernier tiers du *xx^e* siècle les embryogénistes ont privilégié l’aspect topographique pour situer la présence de ces initiales supposées mais se sont peu préoccupés de l’activité mitotique réelle de ces cellules dans leur participation à la construction de l’embryon, portant surtout leur attention sur l’intérêt systématique des différents modèles décrits sur les bases de l’embryogénie classique. Par ailleurs les morphologistes intéressés par la croissance des racines ont longtemps négligé de prendre en

considération le développement embryonnaire, focalisant leurs études, jusqu'au début des années 1960, sur les seules extrémités des racines en cours de croissance. Ces deux approches opposées ont été à l'origine d'interprétations contradictoires quant à l'organisation des méristèmes racinaires, certains auteurs allant jusqu'à nier l'existence de véritables initiales; d'où la proposition, en guise d'introduction, d'un bref historique sur le concept d'initiale visant à clarifier la signification de ce terme et à évaluer sa pertinence.

Les initiales des fougères et les feuilletts histogènes des phanérogames

K. W. Von Nägeli (1817-1891)¹ et H. Leitgeb (1835-1888) consacrent, en 1868, un mémoire à la description anatomique des cryptogames vasculaires (les fougères au sens large) et sont les premiers à noter la présence, au sommet des axes caulinaires et racinaires de ces plantes, d'une cellule terminale unique de forme pyramidale à base courbe soupçonnée de jouer un rôle particulier dans la croissance de ces organes caulinaire et racinaire. Ils pensèrent que ce type d'organisation pouvait être généralisable à l'ensemble des rhizophytes. Mais à la même époque, Johannes von Hanstein (1822-1880)² affirme que le sommet végétatif de ces axes chez les phanérogames ne présente jamais une telle cellule terminale unique. En 1870, par l'étude du développement de l'embryon, cet auteur est amené à proposer, faute de cellule unique, l'existence de *trois feuilletts histogènes* qu'il nomme *dermatogène*, *périlème* et *plérome* respectivement à l'origine de l'épiderme, du cortex et du cylindre central pour ce qui concerne l'extrémité de la racine en particulier. Ces trois feuilletts représentent la version « végétale » des « feuilletts embryonnaires » décrits quelques années plus tôt, à propos de l'embryogenèse animale et mis en place au moment de la gastrulation³. Dans sa description des méristèmes racinaires des phanérogames, Ph. Van Tieghem (1839-1914) admet en 1891 l'existence des trois feuilletts histogènes d'Hanstein

lesquels sont engendrés par l'activité de trois sortes de cellules superposées, spécialisées, nommées *initiales*, les supérieures produisant le cylindre central (plérome), les moyennes sont à l'origine de l'écorce (périlème) et les inférieures de l'épiderme (dermatogène). Van Tieghem précise *qu'il n'y a souvent qu'une initiale pour chaque région et le groupe des cellules-mères se réduit alors à trois cellules superposées. Mais fréquemment aussi, il y en a deux, côte à côte, dans la section longitudinale axiale, c'est-à-dire quatre en réalité, équivalentes et se recloisonnant ensemble comme une cellule unique; le groupe des cellules mères se compose alors de trois tétrades superposées.*

À propos du comportement de ces « initiales » Ph. Van Tieghem précise que chaque cellule-mère se partage par une cloison en deux parties inégales. L'une des deux cellules-filles conserve la forme et la position relative de la cellule-mère, s'accroît de manière à en reprendre bientôt sa dimension, puis elle se cloisonne de nouveau, et ainsi de suite, les divisions se succédant et se répétant suivant une loi régulière. Les choses semblent donc se passer comme si la cellule-mère demeurerait inaltérée, et c'est aussi ce qu'on suppose dans le langage courant, bien que la cellule-mère actuelle ne soit, à parler rigoureusement, que la cellule-fille de la cellule-mère précédente.

Ainsi, dans son fameux Traité de botanique générale publié en 1891, Van Tieghem propose une définition précise de la notion d'« initiales », en insistant à juste titre sur le caractère permanent de ces cellules et leur capacité à se diviser de façon itérative. C'est la définition que nous retiendrons qui nous amène à écarter les termes de « cellules fondatrices » ou de « cellules souches » utilisés actuellement par de nombreux auteurs enclins à retrouver chez les plantes des processus décrits dans le monde animal. Ces termes, en effet, ont une signification trop générale pour ce qui concerne les *cellules fondatrices*, ou franchement inadaptée pour les *cellules souches*. Ils ne traduisent en rien les particularités des « initiales » dont la pérennité et l'activité mitotique itérative constituent les caractéristiques principales de ces cellules singulières sans équivalent dans le monde animal, mais fréquemment

1 Karl Wilhelm von NÄGELI (1817-1891) botaniste suisse est né et mort à Munich; il étudie la botanique auprès de A.-P. de CANDOLLE à Genève. Il soutient sa thèse en 1840, revient à l'université de Zurich et obtient la chaire de botanique de l'université de Fribourg en 1857. Il découvre les anthéridies et les anthérozoïdes chez les fougères. Il introduit le concept de méristème.

2 Johannes von HANSTEIN est né en 1822 à Potsdam et mort à Bonn en 1880. Titulaire d'un doctorat en 1848, il devient professeur de botanique en 1855 à l'université de Berlin, puis professeur à Bonn où il dirige le Jardin botanique et l'Institut de botanique.

3 Chez les mammifères par exemple, trois feuilletts se mettent en place: 1) l'endoderme qui produit le tube digestif et ses glandes annexes (pancréas), 2) le mésoderme qui produit les muscles, le squelette, les vaisseaux sanguins, 3) l'ectoderme à l'origine de l'épiderme et du système nerveux.

rencontrées dans le domaine végétal (algues, bryophytes, ptéridophytes et phanérogames).

La contestation de l'existence des « initiales »

Mais l'existence de telles « initiales » a été contestée par de nombreux auteurs. Dans leur *Traité de cytologie* publié en 1933, Guilliermond, Mangenot et Plantefol écrivent : « *On tend à considérer les notions exposées dans la plupart des anciens ouvrages classiques comme surtout théoriques; les cellules initiales des tiges ou des racines de phanérogames ne se distinguent, en effet, par aucun caractère précis des autres cellules embryonnaires du méristème et celui-ci paraît constituer, à l'extrémité même de l'organe, un ensemble uniforme; la distinction: dermatogène, périblème et plérome, ne devient guère possible qu'à un niveau quelque peu inférieur, quand les cellules ont déjà subi un début de différenciation.*

L'avis formulé par L. Plantefol (1891-1983)⁴ en 1962 est encore plus péremptoire lorsqu'il indique *qu'à part Hanstein et les esprits de bonne volonté, personne ne voit les initiales autrement qu'avec les yeux de la logique. On ne regarde pas l'apex. On remonte sur la coupe axiale des tissus formés vers l'apex, à la recherche des initiales.*

Pour s'en tenir aux racines, R. Buvat (1914-2001) et H. Genevès constatent en 1951 chez *Allium cepa*, une absence de mitoses dans les cellules de la région apicale axiale et concluent à l'inexistence d'initiales apicales à rôle histogène appréciable... ; ils observent qu'à la place se trouvent des cellules douées d'une certaine permanence, ne se divisant pratiquement pas. Cette conclusion est réaffirmée à propos du *Triticum vulgare* par Buvat et Liard (1953). Ces observations sont alors généralisées et annoncent l'affirmation de l'existence d'un centre quiescent (cq) concept largement développé par Clowes⁵ (1921-2016) et son

école à partir du début des années 1960 (Clowes, 1961, 2000). La présence supposée des initiales laisse donc la place à l'existence d'un centre quiescent. Une tentative pour surmonter cette apparente contradiction est formulée par Clowes (1961) qui indique que la présence d'un centre quiescent dans les racines en croissance ne contredit pas le fait que les *initiales topographiques* auraient pu être fonctionnelles pendant l'embryogénie et cessé d'assurer cette fonction ultérieurement pour constituer le centre quiescent. L'idée d'une présence, même temporaire, d'initiales n'est donc pas totalement abandonnée et la nécessité de prendre en compte les données embryogéniques est avancée renouant ainsi avec la démarche originelle de Hanstein en 1870.

Les études embryogéniques de Souèges et de son école.

René Souèges (1876-1967) consacra sa vie à l'étude de l'embryogénie végétale. Elève de Léon Guignard, il sera l'auteur de près de trois cents Notes et Mémoires et est considéré par la communauté scientifique comme un maître incontesté de sa discipline. Malgré un parcours professionnel peu banal⁶, il animera, entouré par plusieurs disciples, « l'école française d'embryogénie » pendant les 56 ans de son activité scientifique.

Souèges et ses collaborateurs consacreront l'essentiel de leurs travaux à la description la plus fidèle possible de la succession des cloisonnements (segmentation) qui caractérise l'embryogénie des Angiospermes à partir de la première division du zygote. Souèges précise, dans un fascicule d'embryologie et de morphologie végétales publié en 1936.: *tout blastomère a son histoire; il s'agit d'écrire cette histoire le plus rigoureusement possible et dans les plus grands détails, si l'on veut acquérir une connaissance parfaite de tous les processus embryogéniques.*

4 Lucien PLANTEFOL (1891-1983) est né à Falaise (14) et décédé à Paris. Il passe sa jeunesse à Montbéliard où il effectue ses études secondaires puis est admis à l'ENS en 1912 dans la section littéraire obtenant une licence de philosophie en 1913, puis se tourne vers les sciences naturelles et la biologie végétale en particulier. Il obtient l'agrégation en 1920, devient assistant au Collège de France en 1937, professeur titulaire en 1942, élu à l'Académie des sciences en 1957, il occupera la chaire de botanique à la Sorbonne en 1961.

5 F.A.L. CLOWES (1921-2016) développe pendant soixante ans le concept de centre quiescent, territoire mitotiquement sub-inactif dans les méristèmes racinaires des Gymnospermes et des Angiospermes dans son laboratoire de botanique de l'université d'Oxford en Angleterre.

6 René SOUEGES débute sa carrière scientifique comme préparateur des travaux pratiques de micrographie à l'Ecole supérieure de Pharmacie. C'est là qu'il rédige une thèse sur les téguments séminaux des Solanacées, thèse qu'il soutient en 1907. Il est alors nommé chef de travaux, poste qu'il occupera pendant 30 ans, jusqu'à sa retraite. Puis ce « jeune retraité » de 64 ans reçoit le titre de maître de conférences honoraire et est élu à l'Académie des sciences (section botanique) le 29 novembre 1943, 3 ans après sa mise à la retraite ! Il publiera près de 300 Notes et Mémoires dont 197 Notes dans les Comptes Rendus de l'Académie des Sciences entre 1907 et 1963.

Cette démarche, à vocation essentiellement systématique, le conduit à formuler en 1937, *les lois de l'embryogénie* (lois des origines, des nombres, des dispositions, des destinées des blastomères) et à établir un *système embryogénique* qu'il considère comme une construction artificielle destinée à comparer les différents types de segmentation. Cette classification, complexe, introduit les notions de *périodes* et de *mégarchétypes* (6 par période) et inspirera l'élaboration d'autres classifications, par exemple celle de Johansen 1950, qui aura l'avantage d'être plus simple et qui sera elle-même reprise par Maheshwari (1950).

On soulignera que ces travaux, souvent d'une grande précision descriptive, offrent un matériau abondant mis à la disposition de l'ensemble des embryologistes. L'utilisation de ces données descriptives est facilitée en particulier grâce à une « nomenclature » basée sur un ensemble de lettres affectées aux différents blastomères produits lors des quatre premières générations cellulaires (par exemple **ca** et **cb** pour respectivement cellule apicale et cellule basale, pour les deux premières cellules embryonnaires, **l**, **l'**, **m** et **ci**, pour les quatre premiers blastomères formés par exemple chez le Pétunia etc.). Cette « nomenclature », fournira un langage quasi universel qui a largement été adopté par les embryologistes en dehors de l'école de Souèges ce qui a facilité les échanges entre les différentes « écoles » d'embryologistes. Parmi ces « abréviations » utilisées, l'une est particulièrement remarquable et est devenue emblématique : Il s'agit des fameuses **iec**, (pour « *initiales de l'écorce* »), constituées, chez la Capselle-bourse-à-pasteur, comme chez l'Arabette des dames ou le Pétunia, de quatre cellules en position circumaxiale à l'extrémité du corps radiculaire et pour lesquelles il sera montré ultérieurement qu'elles correspondent très exactement au *centre quiescent*, mitotiquement inactif, de la radicule embryonnaire. On conviendra que cette absence de divisions cellulaires à ce niveau n'est guère compatible avec la notion d'*initiales* !

Cette situation contradictoire résulte de la non prise en compte par les embryogénistes classiques de la réalité morphogénétique ce qui les a conduits à une interprétation erronée de la fonction de ces cellules considérées, à tort, comme des « initiales de l'écorce ». Ils se sont laissé « abuser » par la situation en effet particulière occupée par ces cellules *en position d'initiales*, sans vérifier leur réelle activité mitotique, s'exposant ainsi à la réfutation de leur rôle supposé en tant qu'*initiales* ce qui n'a pas manqué de se réaliser comme nous l'avons indiqué ci-dessus.

Les premières réactions des embryogénistes classiques sur ces points controversés ont été tardives et

limitées. Un premier tournant est amorcé par la publication de Mestre et Guignard en 1967 (deux « disciples » de Souèges) sur l'embryon du *Cerastium pumilum*. Ils indiquent le « silence mitotique » de ces supposées initiales et reconnaissent l'existence d'un centre quiescent *qui ne participe en rien à l'édification de l'axe hypocotylé*, tout en reconnaissant à cette portion embryonnaire *un rôle d'une importance fondamentale en ce qui concerne la réalisation des stades ultérieurs de l'embryogenèse*. Ces auteurs restent aussi fidèles au concept des trois histogènes d'Hanstein (plérome, périblème et dermatogène) dont ils délimitent les territoires embryonnaires qui leur donnent naissance.

Cette nouvelle approche effectuée par la nouvelle génération d'embryogénistes fait suite aux travaux de Rondet (de l'école de Plantefol et A. Nougarede) qui a remis en cause, par ses études cytologiques et cytochimiques, d'abord sur les embryons de *Lens culinaris* (1957 et 1958) puis de *Myosurus minimus* (1961 et 1965), la présence d'initiales fonctionnelles dans la mise en place du méristème radiculaire chez ces espèces. Cette interprétation confortait la conception « plantefolienne » d'une absence totale d'initiales dans les méristèmes racinaires. Mais la réalité devait s'avérer plus nuancée. Notre propre contribution à ce débat s'est, en premier lieu, appuyée sur l'étude de l'embryogenèse du Pétunia dont nous résumons ci-dessous les premiers résultats.

L'embryogenèse et la formation de la radicule chez le Pétunia

Le choix du Pétunia, plutôt que la capselle ou l'arabette des dames, est à mettre en relation avec notre collaboration avec le laboratoire de mutagenèse de l'INRA-Dijon dont le directeur, P. Dommergues et son équipe, avaient, dans les années 1966-1967, choisi le Pétunia comme plante modèle dans le domaine de la génétique des plantes à fleurs. Or, l'utilisation des techniques de mutagenèse expérimentale nécessitait une bonne connaissance de la chronologie des événements concernant la *fécondation* et le *développement post-zygotique*, autrement dit une étude précise de l'embryogenèse de cette plante. Nous avons entrepris cette étude et publié une première Note en 1970 s'appuyant à la fois sur la description précise des plans de segmentation (conformément aux règles de l'embryogénie classique) et sur les caractéristiques cytologiques et cytochimiques des cellules embryonnaires. Du point de vue embryogénique, la mise en place du futur méristème radiculaire du Pétunia concerne l'étage « **l'** » (second blastomère du proembryon filamenteux) qui

se scinde horizontalement en deux sous-étages (**l**₁ et **l**₂), **l**₂ donnant naissance à 3 types cellulaires (Fig 1) : **a** à l'origine de la partie centrale du futur hypocotyle, **b** à sa partie corticale tandis que les cellules **c** restent indivises durant toute l'embryogenèse constituant le *centre quiescent originel* de la future radicule. L'étage **d** (séparant le globule proembryonnaire du suspenseur) est à l'origine de la columelle (partie centrale de la future coiffe) tandis que les cellules basales du protoderme, **pr** participent à la formation de la zone latérale (périphérique) de la coiffe et à l'épiderme.

Nous avons, par la suite, suivi pas à pas (Vallade, 1972) l'activité mitotique des cellules **b**₁ et **b**₂ et constaté que leur base reste au contact du centre quiescent et que, par croissance distale, elles sont responsables de l'allongement des files cellulaires corticales au cours de l'embryogenèse jouant ainsi le rôle d'*initiales* au sens défini par Van Tieghem. Il en est de même pour les cellules **d** créatrice de la partie centrale de la coiffe (columelle). Les cellules de la base du protoderme **pr** à l'origine de la partie latérale (enveloppante) de la coiffe ont, quant à elles, un comportement très particulier en tant qu'*initiales*. Nous avons, en effet, été amené à considérer qu'elles ne doivent leur activité mitotique que grâce à leur contigüité avec les initiales corticales (et leurs dérivées) et avec les initiales de la partie centrale de la coiffe (et ses dérivées), tout en maintenant leur contact avec le cq. Ce comportement particulier de ces *initiales protodermiques pr* relève d'un processus que nous qualifierons ultérieurement d'*épigenèse structurale* (Vallade, 2024). Ces cellules conservent leurs qualités d'*initiales* puisqu'elles sont à l'origine de toute la partie latérale (périphérique) de la coiffe et manifestent leur permanence du fait de leur contigüité persistante avec le cq. Cependant, leur activité mitotique ne résulte pas de l'expression d'un programme génétique autonome comme c'est le cas pour les autres initiales (**a**, **b** et **d**), mais résulte d'une *sollicitation* des cellules voisines contigües. Cette interprétation de la présence d'initiales non *euactives*, est à mettre en relation avec la faible capacité histogène du protoderme dont l'activité se limite généralement à l'accroissement de sa surface enveloppante par le seul jeu de mitoses anticlines.

Grâce à cette description précise de l'histogenèse de la radicule chez le Pétunia, nous étions alors en mesure

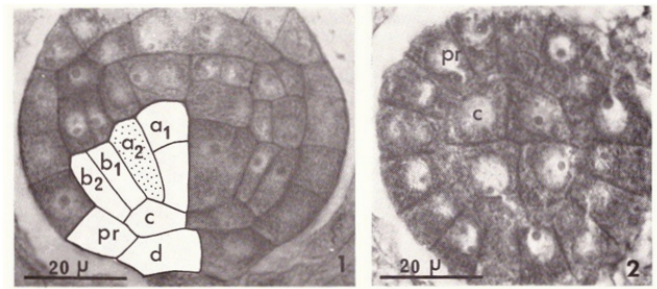


Figure 1. Embryons de *Petunia hybrida*; (1) coupe axiale d'un proembryon à la fin du stade globulaire; à gauche blastomères a1 et a2 à l'origine de la stèle de la radicule; b1 et b2: blastomères à l'origine du cortex radiculaire; c: centre quiescent; d: blastomère à l'origine de la partie centrale de la coiffe (columelle); pr: initiale du protoderme. (2) à droite, coupe transversale du proembryon globulaire passant au niveau des quatre cellules du centre quiescent (c) entouré par le protoderme (pr). (extrait de la Note du *C.R.Acad. Sci., Paris*, 174,1027-1030, 1972).

d'affirmer que le pôle primordial radiculaire de l'embryon est constitué par quatre types d'*initiales* (**a**, **b**, **d** et **pr**) toutes au contact du centre quiescent (**cq**) lequel est formé de quatre cellules mitotiquement inactives (figure 1). Cette interprétation nous a permis de ne plus faire référence au concept d'*histogènes* formulé par Hanstein, devenu selon nous totalement obsolète, le problème à résoudre se situant au niveau de l'activité de ces *cinq types cellulaires* et de leurs interactions.

Ces données morphogénétiques ont été complétées par une étude cytologique (microscopie électronique et cytochimique) du processus de *dédifférenciation cellulaire* lors de la proembryogenèse (Vallade, 1980), et par l'évaluation des niveaux de DNA des noyaux zygotiques et proembryonnaires chez le Pétunia par la technique cytophotométrique permettant d'évaluer indirectement, mais avec une bonne précision, la durée des phases du cycle cellulaire pour les différents blastomères constituant l'embryon (Vallade & Cornu, 1973; Vallade et col., 1978; Vallade, 1980), toutes données qui apportent des précisions indispensables pour une bonne compréhension de la construction de l'embryon.

Par ailleurs, estimant que la comparaison de plusieurs modalités de mise en place du méristème racinaire était favorable à une meilleure connaissance de son fonctionnement, nous avons pensé utile d'élargir notre champ d'étude à plusieurs espèces choisies parmi les Ptéridophytes et les Angiospermes (Vallade et al., 1983).

Les différents modèles de méristèmes racinaires étudiés

Classiquement, on distingue deux types principaux de méristèmes :

1° les méristèmes racinaires dont la croissance est assurée par la présence d'une cellule particulière, de forme tétraédrique, qui se recloisonne par la formation de cloisons parallèles à ses quatre faces et est à l'origine de tous les territoires qui constituent la racine (zone centrale, cortex, épiderme, coiffe) ; ce modèle est *dépourvu de centre quiescent*. Cette structure est caractéristique de nombreuses Ptéridophytes.

2° les méristèmes racinaires pluricellulaires qui présentent, à l'image de ce que l'on a mis en évidence chez le Pétunia, plusieurs types cellulaires mitotiquement actifs répartis *autour d'un centre quiescent* dépourvu ou à faible taux de mitoses. Cette organisation se retrouve chez les Gymnospermes et les Angiospermes.

Autrement dit, on soulignera avec intérêt que l'organisation de l'apex racinaire ne comporte qu'une *seule alternative* : cellule unique à l'origine de toutes les composantes de la racine en l'absence d'un centre quiescent (certaines Ptéridophytes) ou participation de plusieurs cellules nécessairement associées à la présence d'un centre quiescent (la plupart des Gymnospermes et Angiospermes).

Les Ptéridophytes à initiale tétraédrique

La présence d'une *cellule initiale* particulière de forme tétraédrique, observée autrefois par Nägeli, a été retrouvée dans l'extrémité racinaire chez de nombreuses Ptéridophytes. Le rôle de cette *cellule initiale* est classiquement et logiquement considérée à l'origine de cette croissance racinaire. Mais cette fonction a été remise en cause par plusieurs auteurs, notamment d'Amato et Avanzi (1965), Sossountzov, (1969). Cette surprenante affirmation nous a incités à effectuer une étude précise de l'ontogenèse des racines en cours de croissance de la fougère aquatique *Marsilea* (Vallade et Bugnon, 1979) qui nous a permis de rétablir, au moins chez cette espèce, l'exactitude de l'interprétation classique attribuant à cette cellule particulière son véritable rôle d'*initiale* qui reste active de façon permanente lors de la croissance racinaire. Cette conclusion a été confortée ultérieurement (Vallade et Alabouvette, 1985) par l'observation de coenocytes provasculaires linéaires à 2, 4, 8, 16 et 32 noyaux présents dans la partie axiale de la racine

du *Marsilea*. Leur utilisation comme « marqueurs de la croissance » lors de leur formation et de leur évolution au cours de la croissance des racines ne laisse la place qu'à une seule interprétation, celle d'une activité « permanente » de la cellule initiale.

Les autres modèles étudiés

Une étude sur l'origine, l'organisation et l'évolution du méristème radiculaire dans l'embryon et la plantule d'une Monocotylédone (*Cyperus fuscus*) a été réalisée en collaboration avec Juguet (1979). Les apex racinaires de deux autres Monocotylédones *Zea mays* et *Hordeum vulgare* ont été analysés ainsi que ceux de deux Dicotylédones, *Lens culinaris* et *Helianthus annuus* et une Gymnosperme, *Pseudotsuga douglasii* (Vallade *et al.* 1983). Ces différents modèles nous ont permis de conclure à l'existence chez toutes ces espèces, d'un *centre quiescent* autour duquel se situent des *initiales* dont l'activité prolifératrice est à l'origine du corps racinaire côté proximal et de la partie centrale de la coiffe, côté distal. Ces deux activités initiatrices sont spatialement séparées par la présence du **cq** ce qui paraît être une situation favorable leur permettant de fonctionner dans une relative indépendance. On peut alors suggérer que le **cq** représente une zone de stabilité et pourrait avoir comme *première fonction* de jouer le rôle de « zone tampon » propice à une activité autonome des deux « *territoires initiateurs* » producteurs de cellules dans deux directions opposées (« vers le haut » et « vers le bas »). Ces données ont permis d'établir de premiers schémas interprétatifs (figure 2) correspondant aux différentes espèces étudiées (Vallade *et al.*, 1983).

Nous avons en particulier confirmé l'existence des deux modèles principaux chez les Angiospermes, l'un caractéristique des Monocotylédones (structure liorhize) et l'autre caractéristique des Dicotylédones (structure climacorhize) décrits par Ph. Van Tieghem (1891). Nous avons par ailleurs établi un modèle propre aux Gymnospermes dont les *initiales* ne paraissent intéresser que le futur cylindre central, l'ensemble cortex-coiffe en étant dépourvues, constatation en accord avec les observations antérieures de Buchholz et Old (1933).

L'apport majeur de cette publication de 1983 (Vallade *et al.*) est la production d'un premier schéma

Figure 2. Schémas interprétatifs de la croissance racinaire chez six espèces de rhizophytes.
[Planche extraite de la publication
de Vallade *et al.*, 1983].

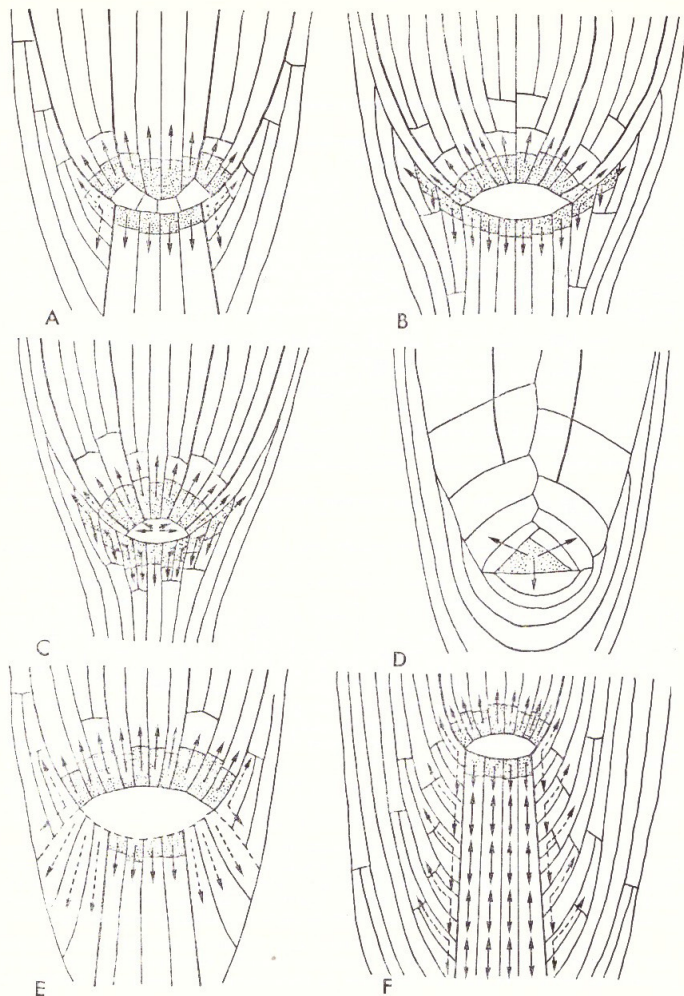


Fig. 9 : Schémas interprétatifs de six types d'apex racinaires. A : *Petunia* ; B : *Zea* ; C : *Hordeum* ; D : *Marsilea* ; E : *Lens* ; F : *Pseudotsuga* (Territoires pointillés : initiales ; flèches en trait plein : zones autoactives ; flèches en tirets : zones actives par entraînement).
Interpretative models of six types of root apices. A : *Petunia* ; B : *Zea* ; C : *Hordeum* ; D : *Marsilea* ; E : *Lens* ; F : *Pseudotsuga* (shaded zones : initials ; arrows with continuous line : autoactive zones ; arrows with broken line : inductive zones).

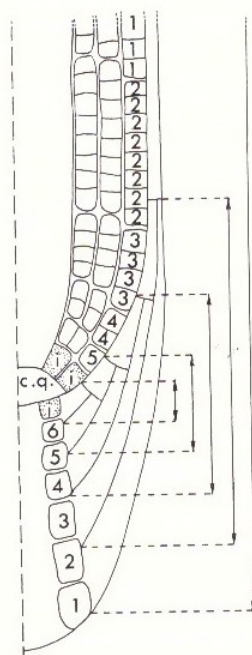


Figure 3. Patterns of growth in the root apex of *Petunia hybrida*.
The numbers indicate the sequence of formation of cells via transverse divisions (proliferative divisions) in columella of the rootcap and in the cortex, where cells of common ancestry occur in packets. The arrows indicate the growth of the lateral rootcap-epidermis complex. Details: cq: quiescent center; i: initial.
(From Vallade *et al.*, 1983). [Reproduction de la figure 6.25, p. 162 dans ESAU'S PLANT ANATOMY, 2006.]

interprétatif des modalités de la croissance de la racine du Pétunia, schéma qui a été repris et figuré dans l'édition 2006 du ESAU'S PLANT ANATOMY (p. 162), ouvrage de référence des botanistes depuis plusieurs décennies (figure 3).

Cette publication dans un manuel de renommée internationale a constitué une reconnaissance d'autant plus appréciée qu'elle faisait suite à un refus de publication dans deux revues françaises⁷. Elle nous a encouragé à poursuivre notre réflexion sur les méristèmes racinaires, notamment par deux publications dans le *Journal de Botanique* (Charbonnier et Vallade, 2011 puis Vallade, 2024).

Le schéma interprétatif de la croissance de la racine du Pétunia

Nous avons en effet repris et détaillé ce premier schéma interprétatif de la formation et de la croissance de la racine de Pétunia en soulignant le rôle moteur des initiales en particulier celles à l'origine de la partie corticale et celles responsables de la partie centrale de la coiffe du fait de leur activité polarisée et itérative. Ces données ont été publiées dans l'article réalisé en collaboration avec M. Charbonnier dans le *Journal de Botanique, Soc. Bot. France*, 54, 3-26, 2011, sous le titre « De l'embryon à la racine des Angiospermes : approche ontophylogénétique ». Nous souhaitons, dans le cadre du présent texte, compléter la légende associée à ce schéma, insuffisamment détaillée, par une description complète des premières étapes qui conduisent à la formation de la racine fonctionnelle à partir de la mise en place du pôle radiculaire dans l'embryon.

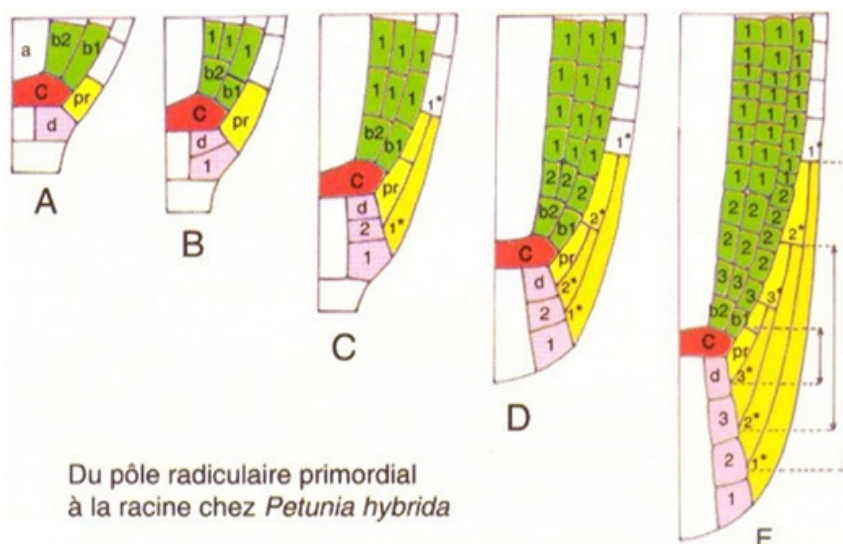


Figure 4. Du pôle radiculaire primordial à la racine chez *Petunia hybrida*. [Extrait de l'article : Charbonnier et Vallade, 2011, Fig. 10]. La légende est détaillée dans le texte.

⁷ Le texte de cette publication (Vallade *et al.*, 1983), à l'état de projet, a d'abord été proposé à deux Revues françaises en 1982 : « *Annales des Sciences naturelles, Botanique et Biologie végétale* » puis « *Revue générale de Botanique* », mais a subi un refus catégorique et sans appel de la part des comités de rédaction de ces deux périodiques, refus justifié pour des raisons de forme (présentation non conforme aux critères des Revues) mais principalement pour un problème de fond : « le fait de replacer les initiales de part et d'autre du centre quiescent paraît difficilement admissible pour les spécialistes » précisera notamment Michel Abadie, secrétaire de rédaction des *Annales*, dans sa lettre de refus du 25 octobre 1982. Les auteurs dijonnais, convaincus de l'intérêt de ce schéma interprétatif pour une meilleure compréhension du processus de croissance des racines, décidèrent donc de publier in extenso le texte par deux fois refusé, dans le *Bulletin scientifique de Bourgogne*, modeste Revue scientifique régionale de l'époque. Peu de temps après cet épisode (de minuscule importance), les deux Revues françaises disparaîtront, mais notre schéma interprétatif de la croissance racinaire du Pétunia subsistera et aura même l'honneur d'être reproduit dans un livre de référence internationale, le « ESAU'S PLANT ANATOMY » (Wiley-interscience, edit. 2006) rédigé par R.F. Evert et S.E. Eichhorn, ces deux auteurs acceptant sans restriction l'existence d'initiales situées autour d'un centre quiescent. Cette interprétation en termes d'initiales situées à la périphérie d'un centre quiescent a d'ailleurs été largement confirmée chez *Arabidopsis*, notamment dans les articles publiés par Dolan *et al.* en 1993, Capron *et al.* en 2009 et De Smet *et al.* en 2010 (cf les références bibliographiques de notre article).

Formation du pôle radiculaire dans l'embryon de *Pétunia* et son développement en une racine fonctionnelle

Les cinq schémas présentés sur la figure 4 (extraits de la publication Charbonnier et Vallade, 2011, Fig. 10) ont été réalisés à partir de coupes longitudinales axiales d'embryons et de jeunes racines. Seules les parties correspondant au cortex (vert), à l'épiderme (jaune), à la partie latérale de la coiffe (orangé) et à la columelle (rose) ont été représentées soulignant leurs relations de proximité avec le centre quiescent (c, en rouge). Seule une moitié de la coupe longitudinale a été représentée par souci de simplification. De même les cellules de la stèle (fig. A, «a») ne figurent pas dans ces schémas considérant que la connaissance précise des modalités de croissance de cette partie centrale du corps racinaire, n'est en réalité pas indispensable à l'établissement du schéma interprétatif souhaité. Les chiffres indiqués dans les cellules correspondent aux générations cellulaires successives produites par l'activité mitotique itérative des initiales dont la base reste au contact du centre quiescent (3 générations, 1, 2, 3 sont ainsi indiquées).

La figure 4.A montre les initiales corticales (**b1** et **b2**) issues de la partition longitudinale du blastomère **b** (§ figure 1) du proembryon globulaire, les initiales de la columelle (**d**) et les initiales du protoderme (épiderme de l'embryon globulaire, **pr**) en contact étroit avec le centre quiescent (**c**) lequel est mitotiquement inactif et constitue de ce fait un «point de fixation remarquable».

La figure 4.B montre les premières divisions des initiales corticales (1) et columellaires (1) : divisions transverses (= anticlines) puis rapidement longitudinales (= péricle) pour **b2** à l'origine de 2 files cellulaires ; l'épaisseur du cortex est alors constituée par 3 files cellulaires parallèles. Chaque initiale columellaire (**d**) ne produit qu'une seule rangée de cellules (par absence de cloisonnement tangentiel). Les files columellaires engendrées par les initiales columellaires se divisent chacune une seule fois, de façon transverse, sans former, comme dans le cortex, de polycytes.

La figure 4.C montre les divisions anticlines des cellules corticales issues des initiales **b1** et **b2** qui concourent à l'allongement des files cellulaires du cortex tandis que l'initiale columellaire (**d**) se divise une seconde fois produisant une cellule de seconde génération (2). Cette double poussée de croissance (vers le «haut» pour la partie corticale et vers le «bas» côté columelle) du fait de l'activité des initiales corticales (et leurs dérivées) et columellaires se répercute nécessairement

sur les cellules protodermiques (**pr**) qui ont la particularité d'être à la fois au contact des premières cellules corticales et columellaires formées mais aussi au contact du centre quiescent. La présence de la paroi de nature glucidique empêche tout «glissement» des cellules en contact les unes avec les autres ; elles demeurent donc solidaires et ne peuvent subir qu'une déformation dans deux directions opposées : étirement «vers le haut» du fait de la contigüité avec les cellules corticales et étirement «vers le bas» par contigüité avec les cellules columellaires, ces deux modifications entraînent secondairement la formation d'un cloisonnement péricle (noté 1*).

La figure 4.D traduit la répétition de la séquence précédente : réitération de l'activité des initiales corticales (**b1** et **b2**) avec formation d'une seconde génération de cellules (2) qui se situent dans le prolongement des cellules de la génération 1, tandis que les initiales columellaires (**d**) forment des cellules de seconde génération (2), par divisions transverses. Dans le même temps la cellule **pr** subit un cloisonnement péricle noté 2* à l'origine d'une deuxième couche de cellules de la partie latérale de la coiffe.

La figure 4.E représente une nouvelle répétition de la séquence précédente avec une troisième génération de cellules columellaires (3) tandis que les initiales corticales (**b1** et **b2**) amorcent la troisième génération de cellules corticales (3). On remarque que les cellules corticales dérivées de l'activité des initiales, produisent par leurs cloisonnements transverses répétés et sub-synchrones, des familles de 8 cellules (polycytes octocellulaires) souvent cytologiquement repérables dans chacune des 3 couches du cortex. Ces familles pluricellulaires résultent de cloisonnements anticlines («proliferative divisions» des anglo-saxons) et correspondent aux «cellular packets» décrits notamment par Barlow (1987), participant à l'allongement du cortex. On notera que les cellules formées par l'activité des initiales columellaires ne se redivisent pas à la différence des dérivées des initiales corticales.

Cette activité du jeune méristème primaire radiculaire du *Pétunia* met donc en jeu :

1 - La présence d'initiales permanentes, columellaires (**d**) et corticales (**b**) à fonctionnement itératif et polarisé répondant à un programme génétique précis ; leur «rôle moteur» dans la production de cellules est primordial pour assurer la croissance racinaire.

2 - La présence de cellules initiales (**pr**) qui ne sont actives que grâce à leur contigüité avec les précédentes et dont l'activité (croissance et divisions cellulaires) dépend des sollicitations mécaniques exercées selon un processus que nous avons qualifié d'*épigenèse structurale*.

3 - La présence d'un *centre quiescent* (territoire à activité mitotique nulle ou très faible) qui constitue un «point de fixation» stable pour les *initiales* adjacentes, une sorte de «point d'appui». Ce territoire «tampon» paraît s'avérer indispensable pour assurer l'indépendance des initiales columellaires et corticales, lesquelles,

bien séparées les unes des autres, peuvent assurer en toute autonomie leur fonction de productrices de nouvelles cellules dans deux directions opposées : basipète pour le cortex et basifuge pour la columelle.

Discussion et conclusion

La compréhension des modalités de croissance de la racine passe nécessairement par l'étude histo-cytologique de la mise en place du méristème radiculaire dans l'embryon et par le suivi de son évolution post-germination. La réussite d'une telle étude est conditionnée par le choix du modèle embryonnaire qui doit présenter les qualités les plus favorables pour établir une description précise des processus de croissance permettant notamment le suivi des séquences mitotiques, autrement dit l'établissement d'un *lignage cellulaire* au plus proche de la réalité. Nous estimons que ce choix doit être effectué parmi les espèces que nous avons qualifiées de *leptembryées*, caractérisées par leur petit nombre de cellules et la régularité de leurs cloisonnements. Le Pétunia comme Arabidopsis appartiennent à cette catégorie privilégiée.

Ces deux espèces ont bénéficié d'études bien documentées. Pour *Arabidopsis*, les travaux de Mansfield et Briarty, 1991, Dolan *et al.* 1993, Capron *et al.* 2009, De Smet *et al.* 2010, Scheres *et al.* 1994, sont parmi les publications qui font autorité et pour le Petunia, nos travaux depuis 1983 (Vallade 1990, 1999) parmi lesquels les plus récents (Charbonnier et Vallade, 2011 et Vallade, 2024) apportent des descriptions nombreuses et précises sur la mise en place d'un proméristème racinaire dès la fin du stade globulaire (cf. Charbonnier et Vallade, 2011, Pl. 1 Fig. 9 et 10, et les compléments descriptifs rapportés ci-dessus).

Les résultats obtenus sur Arabidopsis montrent des convergences importantes avec notre modèle Pétunia notamment par l'existence d'un proméristème racinaire constitué d'un *centre quiescent* tétracellulaire mitotiquement inactif autour duquel se situent des *cellules initiales* à fonctionnement itératif à l'origine du corps racinaire du côté proximal et de la partie centrale de la coiffe (statenchyme) du côté distal. Comme le soulignent Dolan *et al.* (1993) à propos d'*Arabidopsis*: *to understand the process of morphogenesis in roots, both the developmental history of cell files in the root and the ontogeny of the initials cells must be known*. Les schémas représentés dans les figures 1 et 2 contenues

dans notre article de 2011 permettent de comparer les modes de cloisonnement chez l'une et l'autre espèce. Ils montrent, qu'en dépit des différences d'orientation des cloisonnements au cours de la segmentation proembryonnaire, la disposition des cinq types cellulaires remarquables (**a**, **b**, **pr**, **d** et **cq**), est similaire chez les deux espèces mises en comparaison.

Ces *initiales*, qui manifestent un mode de fonctionnement conforme à la définition donnée par Van Tieghem (1891) et rappelée au début de ce texte, peuvent être considérées comme les *éléments moteurs* jouant un rôle majeur dans la croissance racinaire aussi bien chez le Pétunia que chez l'Arabette. A quelques nuances près, un schéma semblable à celui proposé ci-dessus pour *Petunia* doit pouvoir être établi pour *Arabidopsis*. Cette interprétation peut même sans doute être élargie à l'ensemble des espèces des *Dicotylédones leptembryées* et devrait faire consensus parmi les embryologistes.

Le principal point de divergence entre les auteurs qui s'intéressent à la mise en place du méristème racinaire dans l'embryon se situe au niveau des initiales **pr** à la base du protoderme dont l'activité a suscité diverses interprétations. Ces cellules occupent en effet une position particulière étant les seules à la fois au contact des *initiales* indiquées ci-dessus et du *centre quiescent*, situation qui les rend dépendantes du comportement des dites initiales et de leurs dérivées en raison de la solidarité intercellulaire rendue obligatoire par la présence d'une paroi cellulaire glucidique commune aux deux cellules voisines. Pour ce qui concerne le Pétunia, nous avons suggéré que l'interprétation la plus simple est de considérer que ces initiales particulières (**pr**) ne présentent *pas de programme génétique autonome* et qu'elles sont alors totalement soumises à l'activité des cellules initiales et de leurs dérivées contiguës, processus que nous avons qualifié d'*épigenèse structurale*. Cette notion devrait pouvoir être adoptée aussi pour l'embryon d'Arabidopsis. Le fondement de ce choix s'appuie notamment sur le constat de la *capacité histogène* réduite du protoderme, habituellement incapable de produire des cloisonnements périclines («*formative divisions*»

des auteurs anglo-saxons), son activité se limitant à des cloisonnements anticlines (« *proliferative divisions* ») permettant uniquement l'accroissement en surface du protoderme. Mais, chez les deux espèces étudiées, les cellules à la base du protoderme manifestent une activité histogène remarquable puisqu'elles sont à l'origine du rhizoderme (épiderme racinaire) et des parties latérales (périphériques) de la coiffe ce qui se traduit par une alternance sub-régulière de divisions périclines et anticlines. Pour qualifier cette communauté d'origine du rhizoderme et de la périphérie de la coiffe on a conservé le terme ancien de « *climacorhize* », qui caractérise la structure des racines des Dicotylédones, différente de celle des Monocotylédones qualifiée de « *liorhize* » chez lesquelles il n'existe pas de relation ontogénique directe entre la coiffe et l'épiderme racinaire.

On notera que cette dualité des structures primordiales de la radicule embryonnaire est à l'origine de deux plans d'organisation différents de la future racine chez les Eudicotylédones et les Monocotylédones. Cette distinction a été reconnue comme constituant un *caractère dérivé propre* séparant ces deux groupes monophylétiques (Lecointre G. et Le Guyader H., 2016 ; Vallade J., 2024). Elle souligne en outre tout l'intérêt qu'il convient de porter sur la position occupée par chacun des cinq types cellulaires remarquables (**a**, **b**, **d**, **pr** et **cq**) dans le proembryon puisque l'origine de deux plans différents résulte de la contigüité (Eudicotylédones) ou non (Monocotylédones) des cellules **pr** avec le centre quiescent. Il est remarquable, en effet, de retrouver chez les Monocotylédones, parmi des espèces *leptembryées*, par exemple *Luzula* et *Cyperus* (Juguet, 1969, 1970 et Juguet et Vallade, 1979), une organisation très proche de celle des Eudicotylédones avec la présence de quatre types d'*initiales* (**a**, **b**, **d**, **pr**) disposées autour d'un *centre quiescent* (**cq**) à la différence près que les *initiales protodermiques* (**pr**) ne présentent pas dans ce cas de relation directe avec le **cq**. Cette infime différence qui a accompagné l'émergence des Monocotylédones conduira à une structure racinaire du type *liorhize*.

En résumé, de nombreux auteurs reconnaissent l'existence d'un proméristème racinaire formé d'un *centre quiescent* auquel sont associées des *initiales* en précisant comme l'indiquent notamment Laux et Jurgens (1997) que « the root meristem becomes active in the heart-shaped embryo » en se référant au modèle *Arabidopsis*. En fait, l'observation de l'édification progressive du pôle radiculaire du *Pétunia* comme celle d'*Arabidopsis* met en évidence l'existence des *cinq types cellulaires* indiqués ci-dessus dont les positions et les interactions vont être décisives dans le processus de croissance de la radicule.

Cependant, ces dernières années, de nombreux auteurs se refusent à prendre en considération ces données que nous considérons pour notre part comme fondamentales pour une meilleure compréhension de l'organisation et du fonctionnement du méristème racinaire.

Dans un article de J.W. Schiefelbein et Ph. Benfey intitulé « Root development in *Arabidopsis* » (1994) on regrettera l'hésitation des auteurs à qualifier les « quatre cellules centrales » de centre quiescent ainsi que la description topographique approximative du méristème racinaire qui ne montre pas de contact entre l'épiderme et les « cellules centrales » ce qui interdit de comprendre l'origine commune du rhizoderme et de la partie latérale de la coiffe.

Dans leur étude portant sur l'organisation de l'apex racinaire chez *Arabidopsis*, S.F. Baum et T.L. Rost (1996) s'appuient sur le concept ancien des « feuillets histogènes » ; ils restent flous sur l'origine du méristème au niveau de l'embryon et ne citent pas clairement l'existence d'un centre quiescent. Dans son article sur « l'organisation des racines chez les Dicotylédones » T.L. Rost (2010) fait l'impasse totale sur la présence d'un *centre quiescent* et d'*initiales* à son contact dont l'existence a été pourtant largement démontrée. Néanmoins, sa description montrant l'origine commune de l'épiderme et de la partie périphérique de la coiffe (Fig. 12 de l'article cité) est proche de la nôtre sauf que le rattachement des initiales à un centre quiescent est à nouveau oublié.

Dans un article publié en 2012, S. Lau *et al.* abordent, les aspects génétiques du contrôle du développement embryonnaire et citent 70 gènes intervenant au cours de la formation du jeune embryon en privilégiant les données recueillies sur *A. thaliana*. Toutefois, les schémas illustrant l'embryogenèse ne mentionnent pas l'existence d'un centre quiescent.

Cette tendance à s'éloigner des approches classiques pratiquées par les embryologistes s'accroît ces dernières années alors que sont mises en œuvre des techniques nouvelles d'observation parmi lesquelles les modèles en 3D occupent une place importante. Cette avancée technique permet à S. Yoshida *et al.* (2014) d'affirmer que « the recent development of 3D imaging and cellular segmentation approaches has given a more detailed insight in relative arrangements of cells and shape changes during organogenesis. ». Les résultats obtenus grâce à cette technique, souvent complétée par l'ajout de couleurs artificielles, sont en effet d'une grande qualité, en particulier pour les jeunes proembryons avant qu'ils n'atteignent le stade cordiforme. Dans la publication citée, les auteurs citent la présence d'un centre quiescent et d'initiales qu'ils repèrent avec

exactitude au sein de l'embryon représenté dans sa totalité. Cependant rien n'est précisé concernant les modalités de l'activité des initiales.

Dans l'introduction de sa thèse intitulée : « Vers une modélisation des grands plans d'organisation de l'embryon d'*Arabidopsis thaliana* », et soutenue en 2017, Elise Laruelle indique à juste titre que les processus de morphogenèse nécessitent « *d'appréhender le système en 3D pour estimer la forme, la position des cellules ou encore l'orientation de la croissance.* ». Cette technique 3D permet en outre d'évaluer quantitativement le volume cellulaire et d'établir, dans le cas de divisions asymétriques le « *volume ratio* » de la division. Par exemple, pour passer du stade 8 cellules au stade 16 cellules, chaque cellule se divise asymétriquement produisant des cellules filles externes deux fois plus volumineuses que les internes. Cette mise en place d'un protoderme (futur épiderme) entourant un domaine interne se fait donc avec une asymétrie de « *volume ratio 1/3* ». Cette étape de l'embryogenèse mettant précocement en place un protoderme par une *division péricleine asymétrique* se retrouve chez tous les embryons franchement *leptembryés* (Charbonnier et Vallade, 2011).

On rappellera que ce processus de division asymétrique est une acquisition majeure de l'évolution qui a été décrit dans d'autres domaines de la morphogenèse végétale, notamment lors de la formation des appareils reproducteurs chez les embryophytes ⁸.

Plusieurs auteurs signalent l'importance de ce processus et soulignent sa précocité au cours de l'embryogenèse. C'est au stade de 32 cellules que « *body axis and all major tissue types are established. The sufficiency of such a modest cell number together with the high predictability of its division pattern makes Arabidopsis embryogenesis an excellent model for studying plant body pattern formation* » (Y. Harnvanichvech *et al.*, 2021). Mais cette assertion n'est soutenue par aucune référence à l'existence d'un centre quiescent et à la présence d'initiales.

Considérant l'orientation des plans de division, E. Laruelle indique qu'à la fin de la proembryogenèse (fin du stade globulaire) « *les plans de division passent d'une orientation stéréotypée à une orientation variable.* » Pour analyser cette variabilité, l'auteure propose de rechercher « *un modèle stochastique 3D de partitionnement volumique* » [...] et envisage « *l'hypothèse d'une règle stochastique basée sur la géométrie cellulaire.* »

On constate que cette approche « probabiliste » développée dans sa thèse, et complétée par un article récent (Laruelle *et al.*, 2022) dans lequel il n'est fait aucune allusion à l'existence d'un centre quiescent entouré d'initiales, ne débouche sur aucune proposition concernant l'organisation et le fonctionnement du méristème racinaire. Cette absence d'un modèle représentatif permettant d'illustrer la structure et le fonctionnement d'un méristème racinaire y compris pour *Arabidopsis* pour lequel on dispose pourtant d'une conséquente documentation, mérite discussion.

On peut légitimement se poser la question de savoir si la « méthode probabiliste » utilisée est en capacité d'apporter une solution au problème posé ? Ne serait-il pas préférable d'utiliser les techniques performantes citées (analyse 3D, mutants ...) pour préciser le fonctionnement itératif des initiales et le rôle particulier joué par le centre quiescent dans le méristème racinaire, ces éléments constitutifs, selon notre conception, le « *centre moteur* » à l'origine de la croissance racinaire ?

L'utilisation des techniques citées devraient pouvoir permettre également de valider ou de réfuter le concept d'*épigenèse structurale* que nous avons avancé à propos du comportement des cellules basales du protoderme (**pr**). À ce sujet, les travaux qui se préoccupent de rechercher les facteurs contrôlant les processus d'expansion et de division cellulaire à l'intérieur d'un méristème doivent être pris en considération. On retiendra par exemple dans les mises au point de Jacobs, 1997 et de Taylor, 1997, l'hypothèse formulée par ces auteurs selon laquelle le déclenchement de la mitose pourrait être en relation avec la taille des cellules, sans la mise en œuvre d'un programme génétique préétabli, la division cellulaire se produisant dès qu'un seuil d'expansion de la cellule est atteint. Ce type d'explication s'accorderait bien, en effet, avec le comportement des cellules **pr** de la base du protoderme qui manifestent une alternance régulière de cloisonnements anticlines et péricleines malgré l'absence d'un programme génétique les concernant en raison d'une parfaite synchronisation avec les cellules auto-actives contigües.

En conclusion, nous pensons que notre approche *histo-cytologique* demeure la façon à la fois la plus simple et la plus probante pour comprendre l'organisation et la croissance chez les végétaux, dans la mesure où cette description prend en compte et conjugue les

8 On rappellera à ce sujet que ce mode de division tangentielle donnant naissance à deux cellules de taille inégale et créant très tôt une différenciation surface/profondeur, est une acquisition évolutive majeure qui concerne l'ensemble des embryophytes. Ce type de division se retrouve par exemple lors de la formation des gamétanges et des sporanges chez les Ptéridophytes leptosporangées. Par contre, ce mode de cloisonnement n'est jamais réalisé au cours de la formation des appareils reproducteurs chez les Algues.

diverses modalités de croissance mises en évidence : activité de type *initiales auto-actives*, territoires cellulaires uniquement *actifs par sollicitations* et territoires *mitotiquement inactifs* en se souvenant que les cellules végétales en contiguïté restent solidaires du fait de la présence d'une paroi commune de nature glucidique empêchant tout glissement de ces cellules les unes par rapport aux autres.

Références bibliographiques

- Barlow P.W., 1987 – Cellular packets, cell division and morphogenesis in the primary root meristem of *Zea mays* L. *New Phytologist* **105**: 27-56.
- Baum S.F. and Rost T.L., 1996 – Root apical organization in *Arabidopsis thaliana* 1. Root cap and protoderm. *Protoplasma*, **192**: 178-188.
- Bucholz J.T. & Old E.M., 1933. The anatomy of the embryo of *Cedrus* in the dormant stage. *Amer. J. Bot.*, **60**, 657-662.
- Buvat R. & Genevès L., 1951 – Sur l'inexistence d'initiales axiales dans la racine d'*Allium cepa* L. (Liliacées). *C. R. Acad. Sci., Paris*, **232**, 1579-1581.
- Buvat R. & Liard O., 1953 – Nouvelle constatation de l'inertie des soi-disant initiales axiales dans le méristème racinaire de *Triticum vulgare*. *C. R. Acad. Sci, Paris*, **236**, 1193-1195.
- Capron A., Chatfield S., Provart N. and Berleth T., 2009 - Embryogenesis: Pattern formation from a single cell. *The Arabidopsis. American Society of Plant Biologists*. 28 p.
- Charbonnier M. & Vallade J., 2011 - De l'embryon à la racine des Angiospermes : approche ontophylogénétique. *Journal de Botanique*, **54**: 3-26.
- Clowes F.A.L. 1961 – Apical meristems of roots , *Biol. Rev.*, **34**, 501-529.
- Clowes FAL., 2000 - Pattern in root meristem development in angiosperms. *New Phytologist* **146**, 83-94.
- De Smet I., Lau S., Mayer U. and Jürgens G., 2010 - Embryogenesis – the humble beginnings of plant life. *The Plant Journal* **61**: 959-970.
- Dolan L., Janmaat K., Willemsen V., Linstead P., Poethig S., Roberts K. & Scheres B., 1993 - Cellular organisation of the *Arabidopsis thaliana* root. *Development*, **119**: 71-84.
- Essad S., Vallade J. & Cornu A.: Variations interphasiques de la teneur en DNA et du volume nucléaire du zygote de *Petunia hybrida*. *Conséquences métaboliques. Caryologia*, **28**: 207-224, 1975.
- Guilliermond A., Mangenot G. et Plantefol L., 1933 - Traité de Cytologie, Libr. Le François, 1195 p.
- Hanstein J., 1870 - *Die Entwicklung des Keimes der Monokotylen und Dikotylen*. Botanische Abhandlungen aus dem Gebiet der Morphologie und Physiologie. Bonn, Marcus.
- Harnvanichvech Y., Gorelova V., Sprakel J. and Weijers D., 2021 - The *Arabidopsis* embryo as a quantifiable model for studying pattern formation. *Quantitative Plant Biology*, **263**: 1-13.
- Heimsch C. & Seago J.L.Jr ., 2008 - Organization of the root apical meristem in Angiosperms. *Amer. J. Bot.* **95**: 1-21.
- Jacobs T., 1997 – Why do plant cells divide? *Plant Cell*, **9**, 1021-1029.
- Johansen D.A., 1950 - Plant embryology. Embryonomy of the Spermaphyta. Waltham, mass, USA published by Chronica Botanica Company. T 1: 305 p.

- Juguet M., 1969 - Embryogénie des Juncacées. Développement de l'embryon chez le *Luzula pilosa* (L.) Willd. *C. R. Acad. Sc. Paris* **268**: 3036-3039.
- Juguet M., 1970a - Embryogénie des Cypéracées. Développement de l'embryon chez le *Cyperus fuscus* L. *C. R. Acad. Sc. Paris* **271**: 580-583.
- Juguet M. & Vallade J., 1979 - Origine, organisation et évolution du méristème racinaire dans l'embryon et la plantule d'une Monocotylédone (*Cyperus fuscus* L.). *Bull. Soc. bot. Fr. Lettres bot.* **126**: 45-49.
- Laruelle E., 2017 - Vers une modélisation des grands plans d'organisation de l'embryon d'*Arabidopsis thaliana*. Thèse doctorat, 24 mars 2017, Université Paris-Saclay.
- Laruelle E., Belcram K., Trubuil A., Palauqui J.C. Andrey P., 2022 - Large-scale analysis and computer modelling reveal hidden regularities behind variability of cell division patterns in *Arabidopsis thaliana* embryogenesis. *eLife* **2022**:79224, p. 1-31.
- Lau S., Slane D., Herud O., Kong J. and Jurgens G., 2012 - Early embryogenesis in Flowering Plants: Setting Up the Basic Body Pattern. *Ann. Rev. Plant Biol.*, **63**: 483-506.
- Laux T. & Jürgens G., 1997 - Embryogenesis: A new start in life. *The Plant Cell*, **9**, 989-1000.
- Maheshwari P., 1950 - An introduction to the Embryology of Angiosperms (New York: McGraw-Hill).
- Mansfield S.G. & Briarty L.G., 1991 - Early embryogenesis in *Arabidopsis thaliana*. II. The developing embryo. *Can. J. Bot.*, **69**: 461-476.
- Rost, T.L., 2010 - The organization of roots of dicotyledonous plants and the positions of control points. *Annals of Botany*, Review, 1-10.
- Scheres B., Wolkenfelt H., Willemsen V., Terlouw M., Lawson E., Dean C. and Weisbeek P., 1994 - Embryonic origin of the *Arabidopsis* primary root and root meristem initials. *Development* **120**: 2475-2487.
- Schiefelbein J.W. and Benfey P.N., 1994 - Root development in *Arabidopsis*. In "Arabidopsis", **13**, Meyerowitz M. and Somerville edit., Cold Spring Harbor Laboratory Press, p. 335-353.
- Seago J.L. Jr & Fernando D.D., 2013 - Anatomical aspects of angiosperm root evolution. *Annals of Botany* (Review of a special issue on matching roots to their environment, 1-16).
- Souèges R., 1936c - Exposés d'embryologie et de morphologie végétales. V, La segmentation. Hermann & Cie édit., Paris. 80 p.
- Taylor C.B., 1997 - Plant vegetative development: from seed and embryo to shoot and root. *The Plant Cell*, **9**, 981-988.
- Vallade J., 1970 - Développement embryonnaire chez un *Petunia hybrida* Hort. *C. R. Acad. Sc. Paris* **270**: 1893-1896.
- Vallade J., 1972 - Structure et fonctionnement du méristème lors de la formation de la jeune racine primaire chez un *Petunia hybrida* Hort. *C. R. Acad. Sc. Paris* **274**: 1027-1030.
- Vallade J., 1980 - Données cytologiques sur la proembryogenèse du Pétunia: intérêt pour une interprétation morphogénétique du développement embryonnaire. *Bull. Soc. bot. Fr. Actual. Bot.* **127**: 19-37.
- Vallade J., 1990 - Embryogenesis and research of fundamental morphogenetic processes. In *Recent aspects and actual orientation in Plant embryology*, volume dédié au Professeur A. Lebègue. Université de Picardie, Amiens. 171-187.
- Vallade J., 1999 - Structure et développement de la plante; Morphogenèse et biologie de la reproduction des Angiospermes. Dunod édit., Paris. 224 p.
- Vallade J., 2024 - L'organisation histo-cytologique des méristèmes racinaires des Angiospermes: importance sur le plan phylogénétique. *Journal de Botanique*, **115**, 22-29.

- Vallade J. & Cornu A., 1973 - Étude cytophométrique des stades zygotiques chez le *Pétunia*. *C.R. Acad. Sci., Paris*, **276**: 2793-2796.
- Vallade J., Cornu A., Essad S. & Alabouvette J., 1978 - Niveaux de DNA des noyaux zygotiques et proembryonnaires chez le *Petunia hybrida*. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **125**, *Actual. Bot.*, 253-258. Colloque «Cytobiologie de la reproduction sexuée des plantes ovulées» (Reims, 1976)
- Vallade J. & Bugnon F., 1979 -Le rôle de l'apicale dans la croissance de la racine de *Marsilea diffusa*. *Rev. Cytol. Biol. vég., Bot.*, **2**: 293-308.
- Vallade J. & Alabouvette J., 1985 - Croissance des cœnocytes provasculaires dans la racine de *Marsilea diffusa* Lepr.. *Can. J. Bot.*, **63**: 301-308.
- Vallade J., Alabouvette J. et Bugnon F., 1978 - Apports de l'ontogenèse l'interprétation structurale et fonctionnelle du méristème racinaire du *Petunia hybrida*. *Rev. Cytol.Biol.Végét., Bot.* **1**: 23-47.
- Vallade J., Bugnon F., Gambade G. et Alabouvette J., 1983 - L'activité édifiatrice du proméristème racinaire: essai d'interprétation morphogénétique. *Bull. sc. Bourg.* **36**: 55-76.
- Van Tieghem Ph., 1891 - *Traité de Botanique* (2ème édit.) Libr. F. Savy, Paris. 1031 p.
- Yoshida S., Barbier de Reuille, Lane B., Bassel G.W., Prusinkiewicz P. , Smith R.S and Weijers D., 2014 – Genetic Control of Plant Development by Overriding a Geometric Division Rule. *Development Cell*, **29**: 1-13.

Normes de publication dans le Journal de Botanique

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Les manuscrits des articles doivent être fournis **sous format informatique** (logiciel Word) avec les coordonnées de chaque auteur (adresse, téléphone et courriel). Ils sont à adresser à l'adresse suivante : publicationjb@societebotaniquedefrance.fr

Les illustrations, en noir&blanc ou en couleurs, sont à fournir au format Image en .jpeg avec la résolution minimale de 380 dpi. Chaque figure (graphe, photographies, carte...) sera référencée dans le texte (de la figure 1 à n).

Les tableaux de données et tableaux phytosociologiques doivent être définitifs et reproductibles en l'état (Excel ou Word). Une attention particulière sera portée par les auteurs à la comptabilité avec le format d'impression A4.

Le texte des manuscrits doit être parfaitement corrigé et exempt de fautes de français ou d'orthographe.

Les manuscrits sont soumis à un Comité de lecture. Le Rédacteur fait connaître aux auteurs l'avis du Comité sur l'insertion, les modifications souhaitées ou le rejet des manuscrits. Les auteurs conservent l'entière responsabilité de la teneur des textes publiés.

L'auteur doit également retourner le contrat de cession des droits d'auteur signé; il lui appartient le cas échéant d'obtenir l'accord formel de ses co-auteurs, ainsi que celui de son institution si nécessaire. Un modèle est téléchargeable sur le site de la SBF.

PRÉSENTATION DES TEXTES

Le texte doit se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue.

Le manuscrit indique le titre, les auteurs avec leurs coordonnées, les résumés en français et en anglais.

Pour les noms botaniques, la nomenclature utilisée doit être conforme à *APGIV* pour les familles et *Flora Gallica* pour la France métropolitaine. Pour l'Europe et les autres régions, les auteurs indiqueront les *Index* utilisées en référence. La nomenclature doit être homogène dans tout le texte.

Tous les noms latins de plantes seront en italique dans le texte. Les citations bibliographiques, les légendes des figures sont mentionnées dans le texte.

La bibliographie est placée en fin d'article.

La présentation des références doit être identique à celle des numéros parus du journal :

- les noms d'auteurs référencés ou non,
- en minuscules (première lettre en majuscule); le titre entier de la référence bibliographique en minuscules sans enrichissement (gras, souligné, etc. exclus) ni justification ou césures, capitales (majuscules) en début de phrase
- et pour les initiales des noms propres; les noms des périodiques en italique.

EXEMPLES :

Foucault B. (de), 1999 - Nouvelle contribution à une synsystème des pelouses à thérophytes. *Doc. Phytosoc.*, NS, **VI**: 203-220.

Charpin A., 2017 - Dictionnaire des membres de la Société botanique de France (1854-1953). *J. Bot. Soc. Bot. France*, hors-série: 1-604.

TIRÉS À PART

La revue fournit à chaque auteur le fichier en .pdf de sa publication. Ce fichier sera transmis aux auteurs dans un délai de 2 semaines après la parution du numéro.

